

## **TAMMEN (*Quercus robur* L.) KUKINTABIOLOGIA JA –FENOLOGIA**

**KUKINTAHAVAINNOT 1999- 2006, BROMARV FRAMÄS, PARAINEN LENHOLM**

Juha Raisio

Metsänjalostus

Maatalous- metsätieteellinen tiedekunta

Helsingin yliopisto

Lisensiaatintutkimus

2.6.2016



Tiedekunta/Osasto Fakultet/Sektion – Faculty Maatalous-metsätieteellinen tiedekunta Faculty of Agriculture and Forestry		Laitos/Institution– Department Metsätieteiden laitos Department of Forestry Sciences	
Tekijä/Författare – Author Raisio Juha			
Työn nimi / Arbetets titel – Title Tammen ( <i>Quercus robur</i> L.) kukintabiologia ja -fenologia. Kukintahavainnot 1999-2006, Bromarv Framnäs, Parainen, Lenholm Flowering biology and phenology of pedunculate oak ( <i>Quercus robur</i> L.) (in Finnish, abstract in English)			
Oppiaine /Läroämne – Subject Metsänjalostus Forest tree breeding			
Työn laji/Arbetets art – Level Lisensiaatintyö Licentiate thesis	Aika/Datum – Month and year 6/2016	Sivumäärä/ Sidoantal – Number of pages 99 p. + liites.	
Tiivistelmä/Referat – Abstract The phenology and flowering of the pedunculate oak ( <i>Quercus robur</i> L.) in Southern Finland was monitored during 1999-2006, in the Framnäs and Lenholm oak forests, which are mixed with hazels, birches, aspens, rowans, lindens, junipers, spruces, pines. Both stands are about 20 ha and located by the northern limit of natural distribution of oaks. The distance between the groves is about 60 km. A long-term pasture of about 150 years, on both islands has reduced the oak stands, however in recent decades selective cuttings have been made to help the oaks. In the south-western coastal areas degree days ranged from 1405,7 to 1737,7 d.d. in 1999-2006, indicating higher cumulating heat sums than on average over the normal period for the years 1981-2000.  A total of 20 oaks × 3 branches /each tree sits in both stands, which equals 120 branches that were surveyed. The cork oak flowering model was modified to common oaks. Phases: 0-7 in male flowering were specified: from the dormant period (0) to swelling of the buds, from the onset of flowering to withering of the inflorescences (6). During the female flowering similar phases were found - from the rest period of apex buds (0) to the development of auxiliary buds on same year shoots. Further from the onset of first tiny female flowers to the withering of stigmas on the latest ones (6). The common oak flowering model was accurate enough and easy to apply in the survey.  Male flowering began in 1999-2006 between 17 <sup>th</sup> May and 6 <sup>th</sup> June. Anthesis followed a few days later, when most of the staminate inflorescences had ripened. The catkins in the full length turned from green to bright yellow just before pollen release. Ripening was equal to phase 5 in the model of staminate flowering. Onset of the first female flowers began when the phase for stamens was about 3-4. Pollen receptivity of the first glossy reddish stigmas began when male flowering was about 5-5,5. The peak for female flowering took place a few days later than the anthesis, indicating protandry in common oak flowering.  The period from pollination to fertilization is still a competition sequence for the pollen tubes. The stigmas, the developing female flower organs in gynoecium and the pollen tube cell tissue interact at the cell level. The self-incompatibility system acts on preventing selfing. Hence the loss of female flowers is huge, in some trees and in some years about 50% of the flowers fall down by the time of fertilization. Only 0-7,5% of the female flowers of the peak blossom period developed into acorns, which was less than in many other investigations.  The suitable period for the common oak reproduction is very limited in the northernmost parts of its natural distribution. If the onset of the male flowering was delayed to early June, the number of female flowers was consequently low (years 1999, 2003, 2005). The detected linear regression is a topic for further studies. It remains unclear in this current scrutiny how the regulatory process acts on limiting the seed set and preventing extra ecological costs of any failing reproduction.  In 2004-2006 a new potential pest, the black-dotted groundling, <i>Stenolechia gemmella</i> L. attacked the common oaks in many parts of Southern Finland. The moth larvae hollowed out new, same year shoots by length of few centimeters. Slightly afterwards shoots with their leaves and flowers turned brown. In July 2005 hundreds of withering shoots appeared in large oak crowns and of the monitored 1500 shoots in Framnäs 249 were infested by the moth larvae. Larvae and pupae are present in shoots in July, the adults emerge later in August or September.			
Avainsanat – Nyckelord – Keywords Quercus robur, common oak, phenology, heat sums, male flowering, female flowering, anthesis, protandry, flowering models, reproduction, selfing, acorn crop			
Säilytyspaikka – Förvaringställe – Where deposited Electronic publication at: <a href="http://ethesis.helsinki.fi">http://ethesis.helsinki.fi</a>			
Muita tietoja – Övriga uppgifter – Additional information			

**SISÄLLYS:**

1	JOHDANTO	6
2	TAMMEN LEVIÄMINEN JÄÄKAUDEN JÄLKEEN	9
2.1	Lämpökausien jälkeinen taantuminen	10
2.2	Istutustammet leviävät metsäluontoon	11
3	SYSTEMATIikka, TAKSONOMIA, INTROGRESSIO JA EVOLUUTIO	12
3.1	Systematiikka ja taksonomia	12
3.2	Risteytyminen ja introgressio	13
3.3	Tammien evoluutiosta	14
3.31	Tammet ja äkämäpistiäiset	16
3.32	Tammet ja tammenhärmä	17
4	LISÄÄNTYMISJÄRJESTELMÄ TAMMIPOPULAATIOISSA	18
4.1	Efektiivinen populaatiokoko	18
4.2	Perimän monimuotoisuus ja geenivirta	19
4.3	Potentiaalinen geenivirta	21
4.4	Toteutunut geenivirta	23
5	TAMMEN LISÄÄNTYSMISBIOLOGIAN ERITYISPIIRTEET	24
5.1	Lisääntymisen vuosisykli	25
5.2	Hede- ja emikukinnan kehitys	27
5.21	Tammen kukintojen initiaatio	27
5.22	Hedekukinta	28
5.23	Hedekukinnan malli	30
5.24	Siitepölyhiukkanen	30
5.25	Emikukinta	32
5.26	Emikukinnan malli	33
5.3	Pölytys ja hedelmöitys	33
5.31	Pölytys	33
5.32	Siiteputken kasvu	34
5.33	Itsepölytys, itsesiitos ja estomekanismit	35
5.34	Hedelmöitys	37
6	TERHOTUOTON VAIHTELU	39
6.1	Puiden väliset erot	
6.2	Terhojen kypsyminen ja variseminen	40
6.3	Kukintojen ja terhojen hävikki	41
6.31	Defoliaattorit tammen lehvästössä	42
6.32	Äkämäpistiäiset tammen kukinnoissa	42
6.33	Tammenhärmä	43
7	KUKINTAENNUSTEET JA KUKINNAN MALLINTAMINEN	44
7.1	Allergiat ja hedekukinnan ajankohta	44
7.2	Puiden kukinnan ja terhotuoton mallintaminen	45

KUKINTAHAVAINNOT 1999-2006	FRAMNÄS JA LENHOLM	46
8.	TUTKIMUKSEN TAVOITTEET	46
8.1	Tutkimushypoteesi	46
9	AINEISTO JA MENETELMÄT	47
10	TULOKSET	53
10.1	Tutkimushypoteesin testaaminen	53
10.2	Hedekukinta	53
10.2.1	Hedekukinnan aikaisuuden vaihtelu	55
10.3	Emikukinta	58
10.3.1	Kasvukausien ajoittumisen vaihtelu	58
10.3.2	Kasvukausien lämpösummien vaikutus	59
10.4	Kukinta ja terhotuotto, Lenholm 2004	60
10.4.1	Emikukkien hävikki kasvukauden aikana	60
10.4.2	Terhoperien lämpösummaan suhteutettu hävikki	61
10.4.3	Terhoja keskimäärin terhoperissä kasvukaudella	62
10.5	Tuholaiset	64
10.5.1	Tammenversojäytjäkoi -lyhytversot 2005-2006	64
10.5.2	Äkämät hedekukinnoissa 2004-2006	65
10.6	Siemensatojen vaihtelu ja vakaus	66
10.6.1	Havaintotammien terhotuoton vaihtelu	67
10.7	Siemensadon riippuvuus hedekukinnan ajankohdasta	68
10.7.1	Suhteellinen emikukinta ja hedekukinnan alkaminen	68
10.7.2	Suhteellinen terhosato ja hedekukinnan ajoittuminen	70
10.7.3	Suhteellinen terhosato ja saman vuoden hedekukinta-aika	71
11	TULOSTEN TARKASTELU	72
11.1	Seurantamenetelmän käyttökelpoisuus ja luotettavuus	72
11.2	Hedekukinnan aikaisuus	74
11.3	Emikukinnan jälkeinen kehitys	75
11.3.1	Emikukinta pölytyksen – hedelmäityksen välillä	75
11.3.2	Terhojen kehitys hedelmäityksen jälkeen	76
11.4	Terhosato	77
11.4.1	Terhojen koko, värimuutokset, irtoamissolukko	77
11.4.2	Lämpösomma, kehitysrytmi ja terhosato	78
11.5	Kukinnasta riippumaton hävikki	80
11.5.1	Versojen hävikki	80
11.5.2	Tuholaiset	80
11.5.3	Errordata	82
12	JOHTOPÄÄTÖKSET	84
13	TUTKIMUSTARPEET	87
	LÄHTEET	89
LIITE 1	Bromarv, Framnäs, Parainen, Lenholm: puustokartat	100
LIITE 2	Havaintotammet 1999-2006	101
LIITE 3	Hede- ja emikukinnan mallikuvat	102

## 1 JOHDANTO

Tammet (*Quercus* spp.) ovat monimuotoisuuden avainlajeja esiintymisalueillaan maapallon lauhkeilla kasvillisuusvyöhykkeillä. Myös eurooppalainen metsätammi (*Q. robur* L.) on tästä syystä arvokas. Meilläkin sillä asustaa runsaasti muita lajeja sen rajallisesta esiintymisestä huolimatta ja lehdoissa on suuri joukko pelkästään tammea habitaattiin pitäviä eliölajeja (Suomen lajien uhanalaisuus 2010). Puulajina tammi ei ole Suomessa erityisen uhanalainen, mutta monet yksittäiset esiintymät ovat vähitellen taantuneet (Alapassi ja Alanen 1988, Vakkari ym. 2006). Esimerkiksi viime vuosien kuivuusjaksoilla on havaittu olleen tammen taantumiseen osuutta (Helama ym. 2009, Helama ym. 2014, Sohar ym. 2013). Myös jalopuustoa elvyttävien riittävien hoitotoimien puutetta ja sattuman tavoin lehtoihinkin kohdistuvaa ympäristörakentamista on pidetty riskinä esiintymien säilymiselle elinvoimaisina (Koski ja Raisio 1994).

Tammien kukinta on monimuotoinen ekologinen ilmiö, joka toistuu runsaan tuhlailevana lähes joka vuosi. Sen perimmäinen tarkoitus on geenien vaihto puuyksilöiden välillä. Geenivirta voidaan erityistapauksissa näkyvien merkkiominaisuuksien perusteella havaita suoraan jälkeläisissä ja puupopulaatioissa (esim. Lowe ym. 2006). Sitä voidaan tarkastella myös geneettisten molekyyllitason analyysien avulla, mutta usein tulosten tulkinta kaipaa tuekseen myös maastossa tehtyjä havaintoja kukinnan runsaudesta ja muista yksityiskohdista.

Puiden vähäinen määrä ja esiintymien hajanaisuus ovat keskeisimmät pienten tammi-populaatioiden menestymistä rajoittavat tekijät. Siitepölyn tai siementen kulkeutuminen pienten esiintymien välillä vaikuttaa niiden muuntelun säilymiseen. Kukkivien puidenkin niukkuuden vuoksi geenivirtaa, siemeniä ja siitepölyä, kulkeutuu metsiköstä toiseen ehkä vain satunnaisesti (Mattila ym. 1994, Vakkari ym. 2006). Puiden ja esiintymien kukinnan keskinäisellä ajoittumisella on siksi merkitystä geenien vaihdon ja populaatioiden säilymisen kannalta.

Geenivirran niukkuus aiheuttaa populaatiogeneettisen teorian mukaisesti sisäsiitoksen kasvua ja haitallisten resessiivisten alleelien yleistymistä. Puupopulaatioiden ajautuessa eri syistä pullonkaulavaiheisiin perintötekijöitä menetetään, mutta samalla saattaa eliminoidua homotsygoottisina haitallisia alleeleja (esim. Lowe ym. 2006). Geenivirran kapeutuminen voi johtaa vähitellen esiintymien väliseen erilaistumiseen. Tuulipölytteisten valtapuulajien: kuusten, mäntyjen ja koivujen lähes jatkuvien esiintymien sisällä muuntelun erot ovat vähäisiä, jos eroja verrataan toisistaan eristyneiden pienten tammistojen välisiin (Mattila ym. 1994, Vakkari ym. 2006). Siitepölyn osuus tammien geenivirrasta on arvioitu siemeniä paljon merkittävämmäksi (esim. Ennos 1994).

Huoli esiintymien pirstoutumisen aiheuttamasta puulajien taantumisesta koskee monia taksoneita ainakin osissa niiden levinneisyysaluetta. Taantumisen syinä geneettisiä tekijöitä painotetaan ehkä liikaa ja ekologian osuutta aliarvioidaan tai se on jäänyt tutkimuksissa käsittelemättä (Kramer ym. 2008). Arviota perustellaan siitepölyn kaukokulkeutumisen ja siemeniä kuljettavien agenttien yleisyydellä, mikä takaa tammen lisääntymisjärjestelmän toiminnan (esim. Craft ja Ashley 2010). Näkemyksellä voi olla oikeutuksensa ainakin tammen esiintymisen keskeisillä alueilla.

Monien tammilajien kasvisolukoissa tapahtuva mikroanatominen ja fysiologinen kukinnan kehitys, initiaatiosta mikro- ja megasporogeenin kautta pölytykseen ja hedelmöitykseen, tunnetaan tutkimusten pohjalta melko hyvin, joskin yksityiskohdiltaan tulokset voivat olla keskenään ristiriitaisia (Borgardt ja Nixon 2003, Sogo ja Tobe 2006, Deng ym. 2008). Kehitystapahtumien yhteys metsätammen näkyvään kukintaan on monilta osin todentamatta. Esimerkiksi Etelä-Suomessa tammen luontaisella levinneisyysalueella kukinnan riippuvuus lämpötilojen kehityksestä tunnetaan puutteellisesti.

Ilmastonmuutoksen aiheuttama keskilämpötilan nousu saattaa lisätä tammen terho-tuottoa; kukinta on ehkä säännöllisempää ja terhoja kehittynee aiempaa enemmän. Kukintafenologiasta ei ole systemaattisesti kerättyä tietoa, satunnaisia lehteentulo- ja kukkimishavaintosarjoja lukuun ottamatta (Bondestam 1997, Lappalainen ym. 1992). Tammi on myöhäinen sekä keväällä että syksyllä, joten se voi ehkä hyötyä etenkin leu-dontuvista syksyistä. Ilmastonmuutos aiheuttanee entistä tiheimmin evolutiivisia paineita myös tammille. Luvassa on sopeutumista yhä nopeammin muuttuviin ympäristö-

olosuhteisiin, jotka vaikuttavat lisääntymiseen, kilpailuun muiden puulajien joukossa ja tasapainoon tammen potentiaalisten tuholaisten kanssa (Bertin 2008).

Tammen lisääntymisbiologian, fenologian ja monimuotoisuuden yhteyttä voidaan arvioida seuraavista näkökulmista:

- a) ovatko tammipopulaatiot, joissa lisääntymisprosessit: kukkiminen, siementuotto, leviäminen ja taimettuminen ovat käynnissä, lisääntymiseltään ja fenologialtaan toimivia ja tasapainoisia?
- b) ovatko ne tulevaisuudessa vaihtelevissa ilmasto-olosuhteissa geneettiseltä pohjaltaan riittävän monimuotoisia ja mahdollistavat yllämainittujen prosessien toimivuuden myös tästä eteenpäin?
- c) onko tammiesiintymillä edellä mainituista syistä erityistä arvoa monimuotoisuuden ylläpitäjinä?

Tammen populaatorakenteiden ja geenivirran hahmottaminen auttaa ymmärtämään monimuotoisuuden yhteyttä tammen lisääntymisbiologiaan ja havaittavien lisääntymisprosessien tasolle (Lowe ym. 2006). Vain riittävä geenivirta säilyttää populaatioiden geneettisen mekanismin toimintakuntoisena. Riittääkö satunnainen uudistuminen vai tarvitaanko täydennystä pitämään tammipopulaatiot elinvoimaisina? Uusien taimikoiden syntyminen on uudistumisen mittari. Myös tammen lisäysmateriaalin saatavuuteen ja laatuun on kiinnitettävä huomiota (Mattila ym. 1996, Bonner ja Vozzo 1987).

Tutkimuksessa havainnoitiin tammen kukintaa, sen fenologiaa ja runsautta. Kukinnan ajoittumista, määrällistä vaihtelua ja kasvukausien vaihtelevien sääolosuhteiden yhteyttä selvitettiin vuosina 1999-2006 Bromarvin Framnäsissa ja Paraisten Lenholmissa tehtyjen kukintahavaintojen ja lämpötiladatan avulla. Kirjallisuuden pohjalta tarkasteltiin tammen lisääntymisen keskeisiä piirteitä:

- d) lisääntymisen erityispiirteitä initiaatiosta kukintaan ja siementen varisemiseen
- e) kukinnan ajoittumista ja sen vaikutusta siementuottoon
- f) suhteellista lisääntymismenestystä kukinnasta terhojen kypsymiseen asti



## 2 TAMMEN LEVIÄMINEN JÄÄKAUDEN JÄLKEEN

Metsätammet levisivät takaisin kohti pohjoista viimeisen jääkauden jälkeen refugioista Välimeren alueelta, esimerkiksi Iberian ja nykyisen Italian niemimailta sekä Balkanilta, joissa niiden perimä säilyi ilmeisen elinvoimaisena (Petit ym. 2002). Tammet etenivät takaisin kohti pohjoista varsin nopeasti, matka edistyi parhaimmillaan keskimäärin jopa useita satoja metrejä vuodessa, huolimatta poikkisuuntaisten vuoristojen aiheuttamasta alkuvaiheen hidastuksesta (Petit ym. 2002, Ferris ym. 1998). Nopeus selittyy terhojen tärkeimmillä vektoreilla, linnuilla (esim. Bossema 1979, Ouden ym. 2005).

Ensimmäisinä etäämmälle levinneiden yksittäispuiden ympärille kohosi vaihtelevasti vähitellen laajempia metapopulaatioita siementen jälkileviämisen kautta (Ouden ym. 2005). Siitepölyn osuus geenivirrasta lienee kasvanut vähitellen tammipopulaatioiden tiivistyessä. Ehkä välillä sisäsiittoistenkin tammien pariutuminen tuotti heteroottisia jälkeläisiä, mikä kohensi paikallisesti niiden elinkelpoisuutta leviämiskilpailussa (esim. Ledig 1986). Suurilatvaisten ja runsasversoisten tammien pitkäikäisyys altistaa niitä toisaalta ehkä monia muita puulajeja enemmän päätesilmujen mutaatioille, joilla saattoi olla vaikutuksensa myös ”ylimääräisen” perimän vaihtelun syntyyn. Aivan harvinaista ei ole, että yksittäiseltä puulta löydetään useita mutaatioita (Zobel ja Talbert 1984).

Leviämistä ja sen suuntia on voitu selvittää kasvisolujen kloroplastien avulla keräämällä näytteitä populaatioista eri puolilta Eurooppaan. Viherhiukkasten DNA säilyy konservatiivisena vain pienin muutoksin puusukupolvien ajan, sillä siihen ei kohdistu rekombinaatiota. Se periytyy tammilla äiti-linjoissa ja mahdollistaa leviämisen selvittämisen geneettisin menetelmin. Vuoteen 2002 mennessä oli tunnistettu jo 32 cpDNA -haplotyyppiä 12000 puusta ja 2600 populaatiosta Euroopassa (Petit ym. 2002).

Haplotyyppeihin nojaavan käsityksen mukaan nykyisen Suomen alueelle tammi levisi sekä lännestä että idästä (Ferris ym. 1993, Ferris ym. 1998, Jensen ym. 2002). Haplotyyppien raja voidaan vieläkin löytää aivan Tammisaaren länsipuolelta. Läntinen haplotyyppi 1 kuuluu linjaan C ja levisi suunnilleen nykyisten Saksan ja Ruotsin alueiden kautta tänne ja itäinen haplotyyppi 5 kuuluu linjaan A ja levisi itäisen Euroopan ja Baltian läpi (Petit ym. 2002). Tammen läntinen reitti muinaisten vesistöjen yli herättää

kysymyksiä, itäisen haplotyyppin kulkeutuminen Baltian ja Karjalan Kannaksen kautta on helpompi ymmärtää (esim. Aalto ja Uusinoka 1978).

Helsingin läheltä Lammaslammen sedimenteistä 5,1 m syvyydeltä löytynyt tammenlehti on vanhimpia Suomesta löytyneitä makrofossiileja, mahdollisesti lähes n. 8000 vuotta vanha (Aalto ja Uusinoka 1978). Suunnilleen samaan aikatasoon oli aiemmin päästy myös n. 15 km kauempaa, Vakojärven sedimenteistä löytyneen tammen siitepölyn suunnilleen 2 % osuuden perusteella (Donner 1972). Sen iäksi saatiin radiohiiliajoituksella 7000 vuotta. Tammen katsotaan suhteellisen luotettavasti kuuluneen paikkakunnan flooraan, jos sen siitepölyosuus on vähintään tuo 2 %. Vakojärveltä löytyy lisäksi pienempiä määriä hajanaisia pölyjä, joista vanhimmat edellisiä 1000 vuotta vanhempia eli noin 8000 vuotta nekin. Tuolloisella Ancyclus-kauden ajanjaksolla Lounais-Suomen ja sen saariston nykyiset päälevinneisyysalueet olivat vielä veden peitossa. Tammen leviäminen tuolloin tapahtui todennäköisesti pikemminkin Karjalan kannasta pitkin kuin meren yli lännestä (Aalto ja Uusinoka 1978). Tosin esimerkiksi Ferris ym. (1998) pitävät hydrokoriaa periaatteessa mahdollisena leviämistapana.

## 2.1 Lämpökausien jälkeinen taantuminen

Metsätammen levinneisyys oli laajinta jääkauden jälkeisten lämpökausien loppupuolella, ennen kuusen (*Picea abies* (L.) Karst.) leviämistä lounaisimpaan Suomeen asti. Nykyisin tammea on harvakseltaan luontaisina pieninä metsiköinä lounaisrannikolta Uudestakaupungista, Laitilan, Turun, Salon ja Lohjan kautta Porvooseen asti ulottuvalla kapealla tammivyöhykkeellä, joka jatkuu Viipurin, Johanneksen seuduilta Karjalan kannakselta Pietariin ja siitä edelleen kaakkoon Venäjällä (esim. Skult 1965).

Tammi taantui kylmenemisen seurauksena, mutta nykyinen esiintymisen hajanaisuus on pääosin ihmistoiminnan aiheuttamaa. Satoja vuosia jatkunut lehtojen laiduntaminen ja raivaus pirstoi ja kavensi tammistojen elinmahdollisuuksia (Skult 1965). Viime vuosikymmenet ovat olleet tammen uudelleen leviämiselle suotuisia. Pienet sekametsiköt mukaan lukien luontaista tammea kasvanee meillä alle tuhannen hehtaarin alalla (kirjoittajan arvio). Ruotsissa jo pelkästään tammivaltaisia on metsiä noin 50 000 ha. Myös eteläisimmässä Norjassa tammia on suhteellisen runsaasti (Skult 1965).

## 2.2 Istutustammet leviävät metsäluontoon

Tammia on istutettu yksittäispuiksi puuryhmiksi ja jopa pieniksi metsiköiksi eri puolille maata. Eteläisen Suomen kartanopihoihin tammia alettiin tuoda vähitellen aivan 1700-luvun lopulta lähtien ja kaupunkien puistoihin viimeisten 100-150 vuoden aikana. Tammen viljely saattaa vähitellen muuttaa levinneisyyttä, sillä suotuisa ilmastokehitys näkyy paikoin ympäröiviin metsiin levinneinä taimikoina Oulun seutua myöten (esim. Skult 1965). Tilanne muistuttaa paikoin alkuperäistä jääkauden jälkeistä lämpökausien leviämistä. Helsingissä istutettujen esiintymien välistä geenivirtaa tutkittaessa havaittiin sen olevan pienempää kuin keskimäärin luontaisten esiintymien välinen (Elshibi ym. 2015).

Uusia tammilajeja on kokeiltu arboretumeissa, kasvitieteellisissä puutarhoissa ja harrastajien istutuksissa (Fagerholm 2012), mutta niiden selviämisestä meillä ei vähittäisestä ilmaston lämpenemisestä huolimatta ole takeita. Jo Tukholmassa menestyviä lajeja ovat mm. suotammi (*Q. palustris* Münchh.), nukkatammi (*Q. pubescens* Willd.) unkarintammi (*Q. frainetto* Ten.) ja takiaistammi (*Q. cerris* L.). Viime mainittuun liittyy vaara hankalan äkämäpistiäislajin ja siementuholaisen leviämisestä edelleen metsätammelle (esim. Redfern 2011).

### 3 SYSTEMATIikka, TAKSONOMIA, INTROGRESSIO JA EVOLUUTIO

#### 3.1 Systematiikka ja taksonomia

Tammilajeja tunnistetaan noin 400-600 lähteestä riippuen (esim. Camus 1934-54, Schwartz 1936, Manos ym. 1999). Tammien nykyinen ryhmittely perustuu osaltaan lisääntymiselinten kehityksen ja morfologian eroihin (esim. Deng ym. 2008, Borgardt ja Nixon 2003). Lajien välisiä suhteita ja taksonomista luokittelua on tarkasteltu myös geneettisin menetelmin (esim. Manos ym. 1999). Tammien systematiikka on herättänyt aika ajoin paljon keskustelua (esim. Mayr 1970, van Valen 1976, Burger 1975).

Tammen sukua sinänsä voinee pitää vanhana: Pohjois-Amerikassa fossiileja on jo vanhemmalta tertiäärikauteen kuuluvalta oligoseenialjalta (Nixon 1993). Euroopassakin metsätammen ryhmää voi seurata tertiäärikauden mioseenialjalle (Skult 1965). Balttilaisesta meripihkasta löytyneiden hedekukintojen, siitepölyn ja tähtikarvaisten lehtien jäänteet saattavat olla varhaisimpia tammifossiileja Euroopasta, mutta niitä ei kuitenkaan ole voitu ajoittaa tai määrittää tarkasti (Nixon 1993). Ongelmia tuottavat myös löytyneet hedelmät, joilla on *Trigonobalanus* -sektion piirteitä (Nixon 1993).

Tunnettuja pyökkikasvien (Fagaceae) keskuksia ovat Pohjois- ja Väli-Amerikka, Välimeren ja Mustanmeren seudut, sekä myös eräät Kiinan ja Kaakkois-Aasian trooppiset alueet, joissa kaikissa on paljon sukuja ja lajeja. Mannerten liikkeistä ja laattatektoniikasta saattaa löytyä vastaus moniin avoimiin tammen levinneisyyttä, evoluutiota ja taksonomiaa koskeviin kysymyksiin (esim. Axelrod 1983, Manos ym. 1999).

Seuraavassa seurataan Nixonin (1993) laatimaa ryhmittelyä, joka pohjautuu pääpiirteissään Camus'in (1938-54) työhön, mutta nimistöllisin parannuksin. Tammet jaotellaan useisiin eri piirteisiin perustuen kahteen alasuukuun: *Cyclobalanopsis* (Oersted) Scneider (cycle cup oaks) ja *Quercus* (*Euquercus*) Hickel & Camus (scale cup oaks), joka viedään edelleen eri sektioihin (esim. Trelease 1924, Schwartz 1936, Camus 1934-1954, Nixon 1993, Manos ym. 1999). *Cyclobalanopsis* esitetään joissakin julkaisuissa myös omaksi suvukseen, sen levinneisyys rajoittuu itäiseen Aasiaan ja Malesiaan.

Sektio *Lobatae* Loudon (*Erythrobalanus*, *Rubrae*) käsittää pohjoisamerikkalaiset punatammet (red oaks), jotka jaetaan kuuteen alasektioon (Nixon 1993). Ne poikkeavat lisääntymisbiologialtaan valkotammista erityisesti kaksi kasvukautta kestävän siemen kehityksen osalta. Sektio *Protobalanus* (Trelease) sisältää kehitykseltään alkeellisimpina pidetyt Pohjois- ja Väli-Amerikan tammilajit (intermediate oaks, golden cup oaks), joilla on fylogeneettinen yhteys trooppisiin, pääasiassa Aasiassa esiintyviin *Lithocarpus* Bl. ja *Castanopsis* (D. Don) Spach-sukuihin (Nixon 1993).

Nixon (1993) jakaa sektorin *Quercus* (white oaks) useaan alasektioon, joiden asema on osin vielä keskustelun alla. Luokittelussa mm. eurooppalainen metsätammi kuuluu alasektioon *Robur* Loudon ja pohjoisamerikkalainen valkotammi (*Q. alba*) toiseen alasektioon *Albae* Loudon. Valkotammien yhteys lienee peräisin Lauraasian mantereelta ennen Euroopan ja Pohjois-Amerikan mannerlaattojen eroamista. Valko- ja metsätammi kykenevät yhä risteytymään keskenään. Alasektio *Cerris* kattaa mm. euraasialaiset korkki- (*Q. suber* L.) ja takiaistammen (Nixon 1993).

Nykyään ollaan taipuvaisia pikemminkin vähentämään, kuin lisäämään tammilajien määrää. Mayrin (1970) biologisen lajin määritelmä: siihen kuuluvat yksilöt risteytyvät vain keskenään ja geneettinen isolaatio muihin on riittävä, ei tammien kohdalla ole pitävä. Monet saman sektorin tammilajit, kuten metsä- ja talvitammi risteytyvät suhteellisen vaivattomasti, mikä viittaa lajiutumisen olevan vielä kesken. Ehkä tammien (*Quercus* spp.) kohdalla lajikäsitystä olisi väljennettävä, se saattaa niiden osalta olla liian ahdas (esim. van Valen 1976). Pohjoisamerikkalainen *Q. macrocarpa* Michx. risteytyy tunnetusti ainakin seitsemän muun tammilajin kanssa (Burger 1975). Sen hybridit esimerkiksi *Q. bicolor* Willd. -lajin kanssa tunnistaa helposti lehtien muodosta.

### 3.2 Risteytyminen ja introgressio

Introgressiolla tarkoitetaan seuraavassa lajin geenien kertymistä toisen geenipooliin. Metsätammen lähilaji, jo Etelä-Ruotsissa esiintyvä talvitammi (*Q. petraea* Matt.) Liebl.), ei meillä kasva luontaisena. Talvitammia ja lajiristeymiä saattaa löytyä istutetuina puistopuina, vaikka niitä on toistaiseksi tunnistettu vasta harvakseltaan sieltä täältä. Esimerkiksi Länsi-Helsingistä on löydetty kaksi nuorehkoa tammea tätä risteytymäl-

kuperää (*Q. × rosacea* Bechst., *Q. petraea × robur*) (Fagerholm 2012). Luontaisissa metsätammisamme näkee myös yksittäisiä piirteitä, jotka voisivat olla peräisin introgressiosta talvitammelta: kartiomaisen suippokärkiset silmut, tähtikarvoitus lehtien alapinnoilla, ja erityisesti pitkälle kevääseen nuoriin puihin kiinni jäävät lehdet. Skultin (1965) mukaan tähtikarvoitus on suhteellisen yleistä myös meikäläisillä tammilla. Talvitammille tunnusomaista ovat lisäksi pitkähköt lehtiruodit (10-30mm) ja lyhyet hedelmäperät (0-10mm). Metsätammen tunnistaa pikemminkin lyhyehköjen lehtiruotien ja pitkien hedelmäperien perusteella. (Hämet-Ahti ym. 1992). Introgressiota lajien välillä tapahtui ehkä jääkauden jälkeen lämpökausilla, jolloin talvitammiakin on voinut täällä luontaisesti kasvaa (esim. Skult 1965).

Piirteillä saattaa olla merkitystä myös ekologiselle menestymiselle. Geeninvaihto lajien välillä niiden sympatrisilla, yhteisillä alueilla on suhteellisen tavallista, sujuvammin metsätammen suuntaan. Tosin kukinta-ajoissa voi esimerkiksi Pohjois-Ranskassa ja Belgiassa olla 10-15 päivän ero, mikä rajoittaa niiden risteytymistä (Bary-Lenger ja Nebout 1993). Metsätammi on pidemmän kukintoperänsä (jopa 60mm) vuoksi alttiimpi talvitammen siitepölylle. Lyhyiden hedelmäperien vuoksi närhet eivät ehkä huomaa lehvästön seasta talvitammen terhoja yhtä helposti kuin metsätammen (Streiff ym. 1998). Talvitammen lehdet ovat myös keskimäärin kooltaan suurempia (Jones 1959).

Talvitammen terhojen siirtyä emopuun luota saattaa siksi olla keskimäärin lyhyempi, mikä pitää sen populaatorakenteen metsätammea tiiviimpänä. Yhteisillä kasvupaikoilla valoa vaativa metsätammi on pioneerilaji, jonka varjoa sietävä talvitammi vähitellen syrjäyttää myös risteytymisen kautta (Streiff ym. 1999). Selitys, miksi lajit kuitenkin säilyvät erillisinä on valinta, joka jossakin vaiheessa karsii niiden välisiä hybridejä. Siemenistä havaittu lajien välinen geenivirta ei ehkä siten vielä kerro aivan lopullista introgression astetta.

### 3.3 Tammienvoluutiosta

Fagaceae -heimon sukujen, kuten tammienvoluutiosta ja evoluution kulku on vielä monilta osiltaan selvittämättä. Kaakkois-Aasiassa sukulaisiin kuuluvat mm. *Lithocarpus* ja *Castanopsis* -sukujen lajit. Yhteistä Fagaceae -heimossa on erityisesti kukintojen perus-

rakenne, erillään kehittyvät tähkämäiset emikukinnot ja norkkomaiset pitkät roikkuvat heteet, jotka viittaavat jaettuun kehitystaipaleeseen. Samoin myös painava siemen, joka yhdessä lajityypillisten kovien kehtojen kanssa muodostaa terhon (Kaul 1986).

Yhteistä kosketuspintaa näillä kaikilla on nykyisinkin esimerkiksi tropiikin vuoristoalueilla Borneossa tai Malesiassa (Kaul 1986). Alue on yhä yksi pyökkikasvien monimuotoisuuskeskuksista. Miten pyökkikasvien heimon puulajit ovat sitten nykyisille levinneisyysalueilleen päätyneet? Miten saman seksion eri puolille maailmaa ajautuneet tammilajit yhä kykenevät risteytymään keskenään? Tammien ja pyökkikasvien levinneisyshistoriaa ja biogeografiaa on selvitetty monissa tutkimuksissa (Axelrod 1983, Crepet ja Nixon 1989a, Crepet ja Nixon 1989b, Manos ym. 1999). Mannerten liikkeet ja niiden väliset aiemmat yhteydet ovat ehkä vaikuttaneet myös tammien leviämiseen.

Lauhkeiden vyöhykkeiden tammet ovat tuulipölytteisiä, mutta trooppisen Kaakkois-Aasian *Lithocarpus* -lajit ovat hyönteispölytteisiä, mikä tropiikin kosteudessa on siitepölyn leviämisen kannalta tehokkaampaa. Niiden kukinnot ovat tuoksuvia, väritykseltään vaaleita ja sekä rakenteeltaan näyttäviä ja haaroittuneita (Kaul 1986, Kaul ym. 1986). Ominaisuuksia, jotka tammien kukinnoista ovat evoluution myötä karsiutuneet tai geneettisesti sammuneet surkastuen terhon tyveä ympäröivän kovan kehdon pintarakenteiksi. Tammien emit ja heteet ovat selkeämmin toisistaan eriytyneet tuulipölytyksen vuoksi ja niitä pidetään siksi *Lithocarpus* ja *Castanopsis* -sukuja kehittyneempinä (Kaul 1986). Tammet eivät ole kuitenkaan kehitykseltään ole vielä edenneet pidemmälle kaksikotisuuden suuntaan (taulukko 1).

Punatammien siementen kehitys vaatii kaksi kasvukautta; pölytys tapahtuu kukintakeväänä, mutta hedelmöitys ja terhon kehittyminen viiveellä vasta seuraavana vuonna. Myös korkkitammen lisääntymisykli kestää yleensä kaksi kasvukautta, mutta siemeniä voi muodostua jo yhdessäkin. Korkkitammen seksion lajeilla esiintyy yleisesti myös hermafrodiitteja, kaksineuvoisia kukkia. Nämä metsätammille epätyypilliset piirteet ovat kuitenkin hyvin yleisiä *Lithocarpus* ja *Castanopsis* -suvuissa (Kaul 1986). Etenkin fenologiapoikkeamat voivat tropiikin leveysasteiden lähes jatkuvan kasvun olosuhteissa olla tavanomaisia. (Kaul ym. 1986). Myös yksittäisten metsätammien kehityspoikkeamat voivat olla kuin muistumia pitkän evoluutioreitin varrelta.

**Taulukko 1.** Fagaceae –heimoon kuuluvien *Lithocarpus* sp., korkkitammen ja metsätammen kasvuun ja lisääntymiseen liittyviä eroja ja samankaltaisia piirteitä (tiedot: Kaul 1985, 1986, Corti 1955, Boavida ym. 1999, Elena-Rossello 1993 ym., Jones 1959, Skult 1965).

<i>Lithocarpus</i> spp., Borneo	<i>korkkitammi</i> , Portugali, Italia	<i>metsätammi</i> , Suomi
hyönteispölytys	tuulipölytys	tuulipölytys
hermafrodiitit kukat yleisimpiä	kaksineuvoiset tavallisia	kaksineuvoiset poikkeamia
kukinnoissa 3. asteen kukintohaaroja	muunnos kehdon pintasuomuiksi	muunnos pintasuomuiksi
uusia kukintoja lähes koko ajan	2-3 kukintakertaa vuodessa	kukkii kerran kevätkesällä
useita eri lisääntymisvaiheita yhtäaikaan	vaihtelevasti eri vaiheita	yksi vaihe kerrallaan
siemen ja sen kova kehto (terho)	siemen ja sen kova kehto (terho)	siemen ja sen kova kehto
siemen leviää irtoavan oksan mukana	eläin levittää irtoavan siemenen	närhi levittää siemenen
oksien irtoaminen, (cladogenesis) jatkuvaa	oksien irtoaminen tavallista,	säännöllisen satunnaista
useita kasvupyrähdyksiä vuodessa	useita kasvupyrähdyksiä	"2nd flash" keskikesällä
jatkuva kasvu – kuiva kausi säätelee	jaksottainen kasvu–kuivuus, talvi	talvi keskeyttää

### 3.31 Tammet ja äkämäpistiäiset

Pelkästään tammilla elää noin 1000 niihin erikoistunutta äkämäpistiäislajia (Cynipidae) ja ryhmällä on pitkä yhteinen evoluutiotaiival (Redfern 2011). Kummankin monimuotoisuuskeskuksia ovat Meksikon ohella Välimeren alue, Turkki ja Iran. Niiltä löytyy moninkertaisesti enemmän kätköpistiäislajeja kuin keskimäärin muualta. Himalajan vuoristo-seutujen valkotammet olivat ehkä ensimmäisiä tunnettuja isäntiä. Sieltä ne yhdessä levisivät n. 5 miljoonaa vuotta sitten laajemmalle Välimeren ympäristöön (Redfern 2011). *Andricus* -äkämäpistiäiset levisivät ensin metsä- ja talvitammille, mutta sittemmin myös takiaistammille. Suvuton ja suvullinen polvi kätköpistiäisiä ovat ehkä jo useasti vaihtaneet isäntiä.

Jotkut pistiäissuvut, kuten *Andricus*, ovat runsaslajisia ja aiheuttavat monimuotoisen äkämien kirjon isäntäkasvillaan. Niitä esiintyy eri kasvinosissa, kuten silmuissa, kukissa, hedelmissä, lehdissä tai varsissa. Äkämien koko vaihtelee vaatimattomista yksikammioisista näyttäviin monikammioisiin. Isäntien vaihto on ehkä kuitenkin ollut harvinaista, tavallisempaa on, että loisittu kasvinosa on vaihtunut toiseksi. Äkämäpistiäiset (Cynipidae) ja tammet on malliesimerkki koevoluutiosta, jossa lajien väliset suhteet vaikuttavat valintapaineeseen vastavuoroisesti (Redfern 2011).

Tammille tyypillisiä ovat lisääntymiselimissä: heteissä, emikukinnoissa ja terhoissa tavattavat äkämäpistiäislajit. Äkämän seinämissä on toukan indusoimia ja isäntäkasvin itsensä muodostamia puolustusaineita, jotka suojaavat kehittyviä kätköpistiäistoukkia. Muotokirjon laajuus suojaa lajeja isäntäkasvin fenologian vaihteluilta ja lisää turvaa



myös vihollisilta, joita voivat olla esimerkiksi kehittyviä toukkia vaanivat loispistiäiset (Redfern 2011). Takiaistammia alettiin istuttaa Brittein saarille 1700-luvun puolivälin jälkeen. Myös monet äkämäpistiäiset (esimerkiksi *A. kollari* Hartig, *A. lignicolis* Hartig) seurasivat vähitellen perässä. Viimeisimpiä tulokkaita 1950-luvulla oli *A. quercuscalicis* Burgsdorf, jonka suvullinen vaihe elää takiaistammilla ja suvuton metsä- tai talvitammilla. Se on hankala vieraslaji ja paha siementuholainen Britanniassa. Sen vainoamat metsätammen terhot ovat epämuodostuneita ja itämiskelvottomia. Toisaalta alkupe- räiset loispistiäiset ovat löytäneet myös uudet vieraslajit (Schönrogge ym. 2000).

### 3.32 Tammet ja tammenhärmä

Euroopassa tammenhärmä (*Microsphaera alphitoides* Griff. ja Maubl.) tunnistettiin ensikerran Alsassissa 1907 ja jo seuraavana vuonna sitä tavattiin lähes koko mantereel- la (Jones 1959). Näillä tiedoilla sen leviämisenopeus on ollut huima. Todennäköisesti se on alun perin tullut Pohjois-Amerikasta. Sen rihmasto talvehtii usein silmusuomujen väleissä ja keväällä sen kehittyvistä periteekkioista leviävät konidiot saastuttavat uudet lehdet. Ensi vaiheen infektio jää usein piiloon, mutta jatkoinfektio taimitarhoissa tai- milla tai vanhempien tammipuiden kesällä syntyneillä versoilla on usein ankara.

Sieni vähentää taimien elinvoimaa tuhoamalla lehtipinta-alaa tai kuihduttamalla vesi- versoja ja myös isompien puiden nuoria oksia (Jones 1959). Härmä iskee erityisesti keskikesällä syntyviin uusiin versoihin ("second flash") tai esimerkiksi hallamittarin pal- jaaksi syömien puiden uusiin kehittyviin lehtiin. Joskus puu kuolee toistuviin syönteihin ja seuraaviin härmäinfektioihin (Jones 1959). Härmäsieni ja hyönteiset kuihduttavat runsaasti nuoria oksia ja niillä on vaikutuksensa latvusarkkitehtuuriin (Weinreich 1995).

Roslin ym. (2007) infektoivat koeympäristössä eri härmäkannoilla paikallisia ja muualta tuotuja isäntiä. Härmä levisi tehokkaammin paikallisiin, kuin muualta tuotuihin tam- miin. Toisaalta härmistä valikoituivat loppukesää kohti mentäessä parhaimmin paikalli- siin olosuhteisiin adaptoituneet kannat. Isännän ja taudin molemminpuolinen adaptaa- tio on evoluution luomaa pelivaraa nopeisiin ympäristömuutoksiin sopeutumisessa.

## 4 LISÄÄNTYMISJÄRJESTELMÄ TAMMIPOPULAATIOISSA

Populaation geneettisen lisääntymismekanismien toimivuus riippuu geenien vaihdosta puuyksilöiden välillä. Tammen lisääntymiseen liittyy runsaasti yksityiskohtia, kuten ristipölytys, yksikotisuus ja aikaisheteisyys, jotka ratkaisevat mekanismin toimintakyvyn ja tehokkuuden (taulukko 2). Järjestelmän menestyksekkäs toiminta edellyttää riittävää määrää kukkivia puita, jotka eivät ole liian läheistä sukua keskenään.

Lisäksi tarvitaan mielellään ainakin ajoittain ulkopuolelta tulevaa geenivirtaa, jolla tarkoitetaan tässä populaation geenipooliin äskettäin sen ulkopuolelta saapuneita alleleleja (esim. Lowe ym. 2006). Puiden välistä, populaation sisäistä geenivaihtoa ei ole syytä, ainakaan suoraan, pitää synonyyminä geenivirralla. Nopeimman arvion geenivirrasta ja lisääntymisjärjestelmän toimivuudesta voi saada vertailemalla kohorttien, ts. lisääntyvien puiden ja taimien, välisiä perimän monimuotoisuuden eroja. Ulkopuolelta tulleet geenipoolin alleelien kanssa samanlaiset tai –kaltaiset variantit voivat aiheuttaa harhaa tuloksiin (cryptic gene flow) (Lowe ym. 2006).

### 4.1 Efektiivinen populaatiokoko

Efektiivinen populaatiokoko tarkoittaa seuraavassa kunakin vuonna lisääntymisen osallistuneiden puiden lukumäärää. Yksittäisten puiden todellinen osuus vaihtelee niiden ominaisuuksien perusteella. Siihen vaikuttaa latvuksen koko, puun korkeusasema, ympäröivä tila, ja kukinta-ajan olosuhteet. Puiden keskinäisten perherakenteiden ja siäsiittoisuuden sekä toisaalta niiden keskinäisen risteytyvyyden vaikutus tunnetaan puutteellisesti (Lowe ym. 2006).

Siemenviljelmillä voidaan ainakin teoriassa eri puolilta esiintymisaluetta kerättyjen, noin 30-40 genotyypin avulla saada hallittua puulajin geneettisestä vaihtelusta merkittävä osa. Harvinaisten alleelien saaminen mukaan kattavasti voi vaatia paljon lisäponnisteluja. Risteytyksissä 1995-1996 tammen siemenviljelmällä Inkoossa löydettiin viitteitä yksittäisistä keskimääräistä paremmista risteytymispareista (Raisio 1998).

**Taulukko 2.** Tammien lisääntymismekanismiin ja geenivirtaan vaikuttavia biologisia ja ekologisia tekijöitä

ominaisuus	tila	tammipopulaation sisällä	populaatioiden välillä
lisääntymistapa	seksuaalinen vegetatiivinen	geenivirran edellytys poikkeustilanteissa voi pelastaa genomien	geenivirran edellytys poikkeustilanteissa voi pelastaa genomien
lisääntymisjärjestelmä	ristiinpölytys itsepölytys	voimistaa heikentää	voimistaa heikentää
kukinto- morfologia	yksikotisuus	itsepölytyksen aste vaikuttaa	itsepölytyksen aste vaikuttaa
kukintojen ajoitus	aikaisheteisyys aikaisemisyys	eriaikaisuus lisää eriaikaisuus lisää	eriaikaisuus lisää eriaikaisuus lisää
pölytystapa	tuuli	tehostaa	tehostaa
terhojen leviäminen	lähelle kauas	yksityiskohdat ratkaisevat	tehostaa tehostaa
siemenen dormanssi	puuttuu	yksityiskohdat ratkaisevat	yksityiskohdat ratkaisevat
fenologia	synkroninen	lisää potentiaalia	lisää potentiaalia
elinmuoto	monivuotinen	lisää potentiaalia	lisää potentiaalia
sukcession vaihe	myöhäinen	yksityiskohdat ratkaisevat	lisää potentiaalia
levinneisyys	rajoittunut laaja	ei vaikutusta ei vaikutusta?	heikentää lisää potentiaalia
populaation koko	suuri pieni	yksityiskohdat ratkaisevat	yksityiskohdat ratkaisevat
populaation tiheys	suuri pieni	yksityiskohdat ratkaisevat	yksityiskohdat ratkaisevat

Taulukon muoto, rakenne ja tiedot ovat soveltaen: Lowe ym. 2006.

## 4.2 Perimän monimuotoisuus ja geenivirta

Etelärannikon luontaisten, toisistaan eristyksissä olevien, pienten tammimetsiköiden perimässä vaihtelua havaittiin vähemmän kuin Keski-Euroopassa ja esiintymissä oli merkkejä erilaistumisesta (Mattila ym. 1994, Vakkari ym. 2006). Tuulipölytteisten valtapuulajien jatkuvissa populaatioissa erot ovat paikallisesti yleensä vähäisiä verrattuna tammien toisistaan eristyneiden pienten populaatioiden välillä havaittuihin (Mattila ym. 1994, Vakkari ym. 2006).

Geenivirran todentaminen pääpuulajien jatkuviissa populaatiossa edellyttää hyvin suunniteltua näytteenottoa (isolation-by-distance). Se on ehkä helpompi havaita, kun harvinaisempien lajien, kuten meillä metsätammen, esiintyminen on hajaantunut pienemmiksi saarimaisiksi esiintymiksi. Pelkästään populaation sisäisen geneettisen rakenteen (adultit/ juveniilit) tutkiminen ei välttämättä anna selkeätä kuvaa geenivirrasta (Lowe ym. 2006).

Geenivirta vaikuttaa keskeisesti puupopulaatioiden muuntelun säilymiseen, ja toisaalta käänteisesti sen ollessa vähäistä, erilaistumiseen. Tutkimusmenetelmien kehityksen myötä myös sen yksityiskohtaisempi selvittäminen on mahdollistunut (esim Lowe ym. 2006). Geenivirrassa on kaksi liikkuvaa komponenttia: siitepöly, siemenet (Ennos 1994). Siitepölyn osuus metsä- ja talvitammien risteymäpopulaation geenivirrassa on arvioitu siemeniä paljon merkittävämmäksi, niinkin selvästi kuin suhteessa 200:1 (Ennos 1994). Lähtökohta sopii vakiintuneiden esiintymien tarkasteluun keskeisillä levineisyysalueilla. Selityksenä tulokseen on tammien lähes ehdoton ristipölytteisyys, korkeiden puiden vuoksi pitkä siitepölyn kantama ja painavan siemenen heikohko kulkeutuvuus eläintenkin auttamana (Ennos 1994).

Pohjoisamerikkalainen, suurisiemeninen *Q. macrocarpa* –tammi esiintyy pieninä toisistaan eristyneinä metsiköinä myös mantereen keskiosissa laajoilla viljelystasangoilla ja ruohosavanneilla (Craft ja Ashley 2010). Metsiköiden välillä ei ole havaittu merkkejä geneettisestä erilaistumisesta ja ovat perimältään monimuotoisia, mikä viittaa pölytyksen tehokkuuteen avoimessa ympäristössä, jossa on vain vähän siitepölyn kulkeutumista estävää muuta puustoa (Craft ja Ashley 2010).

Toisaalta esimerkiksi tammen levitessä jääkauden jälkeen takaisin pohjoiseen se saavutti nopeasti uusia pääteasemia tärkeimmän vektorin, närhen kuljettamien terhojen avulla (Ferris ym. 1998). Siementen osuus geenivirrassa saattoi korostua suhteessa nykyisen kaltaiseen staattiseen tasapainotilaan. Leviämishistoriaa voidaan varsin tarkasti jälkikäteen selvittää esimerkiksi kloroplastien DNA:han perustuen. Näissä DNA säilyy sukupolvia vain pienin muutoksin, sillä se ei altistu rekombinaatiolle (esim. Ferris ym. 1998).

Vanhempien selvittäminen (parentage analysis) antaa suoran viitteen mahdollisesta geenivirrasta. Havaitut pölyttäjät saattavat käytetyllä tutkimusmenetelmällä osoittautua geneettiseltä rakenteeltaan identtisiksi ja siksi vanhempien aukoton selvittäminen saattaa vaatia monipuolisia analyysyjä (Lowe ym. 2006). Pluess ym. (2009) havaitsivat, että pääosa *Q. lobata* -tammilajin pariutumista tapahtuu lähipuiden välillä.

Geenivirtaa voidaan tutkia tietyn hedepuun tunnetun poikkeavan alleelin leviämisenä emipuiden jälkeläistöissä (unique allele analysis) (Slatkin 1985). Emipuun yksittäisten terhojen pölyttäjät voidaan potentiaalisten puiden joukosta etsiä (paternity analysis). Tietyn siementaimen vanhemmat voidaan yrittää selvittää (parentage analysis) ja myös pelkästään äitipuu voidaan kartoittaa (maternity analysis) (Lexer ym. 2000, Lowe ym. 2006, Knapp ym. 2001).

#### **4.3 Potentiaalinen geenivirta**

Siitepölyn kulkeutumista voidaan havainnoida esimerkiksi siitepölymittauksin allergia-seurannassa tai selvittää myös suoraan sen leviämistä maastossa. Terhot voi merkitä ennakoita ja seurata niiden kulkeutumista ympäristöön (esim. Sork 1984). Luotettavan yksiselitteisen arvion saaminen geenivirran suunnasta ja määrästä maastossa on työlästä ja vain tukee geneettisin menetelmin saatuja tuloksia.

Siitepölyn leviämistä voidaan tutkia myös keräinlaitteita käyttämällä. Burkard –laitteessa näyte kerätään kerran viikossa vaihdettavalle nauhalle (Haahtela ja Sorsa 1997, Hirst 1952). Sijoittamalla Rotorod -siitepölykeräin sopivalle paikalle maastoon, jossa etäisyys lähitammiin tunnetaan, voidaan leviämispotentiaalia tutkia. Siitepölyn määrä voidaan selvittää arvioimalla hedekukintojen lukumäärä tai siitepölykertymä /cm<sup>2</sup>, maastossa passiivisten Tauber –keräinten avulla (Andersen 1974, Nielsen ym. 2010). Tehoisa lämpötilasumma, sade, tuulidatan liittäminen vanhojen aineistojen käsittelyyn voi avata uusia tulkintamahdollisuuksia. Yksittäisten puiden hedekukinnan osuuden arviointiin tarvittavat puunlatvuksen komponentit voidaan periaatteessa määrittää, mutta arvio voi osoittautua työlääksi (taulukko 3).

**Taulukko 3.** Siitepölymäärän arvioinnissa tarvittavat hedekukinnan satokomponentit.

- a. siitepölyn määrä /hede
- b. heteiden lukumäärä/ hedekukka
- c. hedekukkien lukumäärä/ hedenorkko
- d. hedenorkkojen määrä/ silmu
- e. hedesilmujen määrä / edellisen kesän ja kuluvan kevään vuosiverso
- f. kukintaversojen lukumäärä/ puu / ja sen kokoluokka  
-----
- g. kukkivien puiden lukumäärä /tutkittava alue

Raskas siemen tarvitsee liikkumiseen agentin, tuulen ja painovoiman avulla se kykenee leviämään vain metrejä latvuksen alta. Terhoja levittävät jyrsijät tai linnut, kuten närhi (*Garrulus glandarius* L.). Se on tammen levittäjästä spesialisoitunein, niillä on miltei symbioottinen yhteys, josta molemmat hyötyvät (Bossema 1979, Mosandl ja Kleinert 1998 Ouden ym. 2005). Vain osa närhien ja pikkueläinten levittämistä terhoista pääsee taimettumaan. Närhi sijoittaa osan siemenistä tammen kannalta optimaalisesti reheviin havumetsiin, pienten latvusaukkojen reunamille. Lintu käyttää pääosan piilottamistaan, jopa tuhansista terhoista, ravinnokseen (Bossema 1979). Osan se syö jo syksyllä, mutta paljon jää keväeseen, jolloin siemen ehkä ehtii itää.

Taimi voi säästyä, jos närhi taittaa juurenniskasta vain pullean siemenen ravinnokseen. Jotkut terhoista lintu epäilemättä myös unohtaa ja joskus kätkijä menehtyy ennen varastojen käyttöä ja suuri määrä siemeniä jää itämään. Tammen kannalta pelin henkeen kuuluukin, että osa vektoreista kuolee ja jättää paikallisesti laveamman perinnön maastoon (esim. Bossema 1979).

Ouden ym. (2005) mukaan metsähiiren (*Apodemus sylvaticus* L.) ja tammien yhteiselo tulisi yhtä oikeutetusti kuin närhen tapauksessa kutsua symbioosiksi. Hiiri kuljettaa 10 terhoa/yö ja 50 päivän satokauden aikana se ehtii siirtää 500 siementä. Joten kymmenen metsähiirtä voi levittää terhoja yhtä paljon kuin yksi närhi eli noin 5000.

Närhi vie niitä pääosin sadoista tuhansien metrien etäisyyksille, ehkä 10-100 ha alueelle, hiiri 0,1-1ha lähialueelle keskimääräisten etäisyyksien ollessa 10-50 metriä. Yksittäisessä kätkentäpaikassa närhi peittää siemenet 0.5- 15 metrin välein, keskimäärin matka on 0,5-1 m. Närhen ja hiiren kätkentä on sopivasti toisiaan täydentävää (Ouden ym. 2005).

Istutetut punatammet tekevät joinakin vuosina Etelä-Suomessa runsaasti terhoja, joita taimettuu paikoitellen runsaasti emopuiden lähistölle. Mutta ne eivät näytä leviävän juuri kauemmaksi (kirjoittajan havainto). Mitä ilmeisimmin metsätammen tärkein vektori, närhi ei ehkä kykene hyödyntämään punatammen terhoja yhtä hyvin, kuin sen pohjoisamerikkalainen serkku sininärhi (*Cyanocitta cristata* Linnaeus), jolloin levintä jää ehkä enemmän pienjyrsijöiden varaan (esim. Ouden ym. 2005). Vaikka punatammen siemenissä olisi merkkejä kaukaisestakin geenivirrasta, niin tehoton paikallinen levintä voi estää geneettisen potentiaalain täysmääräisen hyödyntämisen koko populaation geenipoolin hyväksi.

Steelen ym. (2005) mukaan vanhan mantereen oravat ilmeisesti valikoivat terhoja muodon ja koon ohella myös niiden tanniini- ja lipidipitoisuuksien perusteella. Oravat arvostavat enemmän eurooppalaisten metsä- ja talvitammien vähätanniinisia terhoja lipidipitoisuuden kustannuksella verrattuna pohjoisamerikkalaisen punatammen siemeniin, joissa on runsaasti rasva-aineita mutta myös tanniineja, jotka vaikuttavat terhojen lipidien hyväksikäyttöön ja sulavuuteen.

#### 4.4 Toteutunut geenivirta

Siemenet voidaan merkitä ennakoita ja seurata niiden kulkeutumista kohteissa (Sork 1984). Luotettava arvio toteutuneen geenivirran suunnasta ja määrästä on kuitenkin työlästä ja parhaimmillaankin tukee geneettistä tutkimusta. Taimettuminen on lisääntymismenestyksen tärkein välitesti, jota seurataan esimerkiksi ympyräkoealamittauksin maastossa ja arvioimalla taimiaineksen käyttökelpoisuus (taulukko 4). Taimiaineksesta voidaan jälkikäteen mahdollisesti selvittää sekä emopuu että isäpuu (esim. Lowe 2006).

#### **Taulukko 4.** Taimiaineksen arvioinnissa käytettäviä ominaisuuksia (esim. Ståål 1986)

- kokoluokat / ikäluokat / taimien pituus
- taimien kunto/ vauriot/ elinvoima
- taimiryhmät/ tilajaukauma, ryhmittäisyys
- vallitseva puusto/ sen koko/ latvusaukot
- etäisyys lähimmästä siemenpuusta

## 5 TAMMEN LISÄÄNTYMISBIOLOGIAN ERITYISPIIRTEET

Metsätammet ovat yksikotisia, tuulipölytteisiä puita, joiden emi- ja hedekukat ovat eri kukinnoissa. Kukkimisjärjestykseltään metsätammi on aikaiseteinen (protandry), joskin myös yksittäisiä aikaisemisiä (protogyny) puita voi löytyä. Tammet ovat yleensä diploideja ja kromosomiluku on  $2n=24$ . Kromosomit ovat pieniä: metafaasissa havaittujen bivalenttien koko vaihtelee 1.5-4 mikrometrin välillä (Stairs 1964, Tucovic ja Jovanovic 1970). Meioosin häiriöiden seurauksena voi harvakseltaan syntyä triploideja yksilöitä (Butorina 1993).

Yksittäisten puiden kukinta lienee heteiden ja emien suhteen määrällisesti jonkinlaisessa tasapainossa, mutta lisääntyminen voi olla myös voittopuolisesti toista. Hermafrodiitteja, kaksineuvoisia kukkia tai kukintoja havaitaan harvoin ja niitä voi pitää kehityshäiriöinä. Tucker ym. (1980) raportoivat syyskesällä Utahin vuoristossa havaittua *Q. gambelii* Nutt. –tammien poikkeuksellisista hermafrodiiteista –kukinnoista, joita oli edeltänyt hedekukinnan tuhoutuminen kevätthalloihin. Välimeren alueen lajien, kuten korkkitammien (esim. Corti 1955, Elena-Rossello ym. 1993, Boavida ym 1999) tai *Q. coccifera* L. –tammien (Scaramuzzi 1960, Bianco ja Schirone 1985) kaksineuvoisuus on osa niiden lisääntymisstrategiaa. Fagaceae -heimon sisällä kaakkoisaasialaisilla *Lithocarpus* -lajeilla sitä voi luonnehtia tavanomaiseksi (Kaul 1986).

Tammen hedekukinnot ovat tuulipölytteiselle lajille ominaisesti pitkät ja roikkuvat ("amentiferae"). Siitepölyä muodostuu tarpeeseen nähden suunnattoman paljon, ja yksittäisen pölyhiukkasen todennäköisyys pölyttää ja hedelmöittää emi on äärimmäisen pieni. Pääosa pölystä vajoaa suoraan puun lähiympäristöön. Pölymäärään vaikuttaa ymmärrettävästi lähipuiden määrä ja tiheys. Esimerkiksi tuulettomissa olosuhteissa Dravedin metsässä Jyllannissa Tanskassa siitepölyä 20m päässä tammipuista havaittiin n. 30000-40 000 hiukkasta/cm<sup>2</sup> (Andersen 1974). Sieltä Tauber- keräimillä kerätystä 32 vuoden aineistosta selvitettiin, että heinä- ja elokuun lämpötiloilla oli vaikutusta vuosittaiseen siitepölyn määrään (PAR, pollen accumulation rate) (Nielsen ym. 2010).



Ympäröivä kasvillisuus voi suodattaa merkittävän osan ilmaan nousseesta siitepölystä (esim. Beckett ym. 2000). Tammi tulee täyteen lehteen usein viivästyneesti hedekukinnan kehitystä seuraten. Mutta emikukintojen ilmestyminen hankasilmuista kehittyviin uusiin vuosiversoihin edellyttää toisaalta myös tammen lehtien kasvua.

Kukinnan alussa emikukinnan pysty tai hieman esiin työntyvä kukintoperä edesauttaa siitepölyn kerääntymistä emin luottien pinnalle. Kolmiliuskainen luotti muuttuu kiiltävän tahmeaksi, kun vastaanottavuus on suurin (Varela ja Valdivieso 1996). Luontaisen tammiston kukkiessa siitepölyä on yleensä runsaasti ilmassa, kun emikukintojen vastaanottokyky on keskimäärin suurimmillaan. Mutta fenologialtaan äärimmäiset puut eivät välttämättä kykene risteytymään keskenään, eivät ainakaan kaikkina vuosina.

### 5.1 Lisääntymisen vuosisykli

Tammen lisääntymiskiertoon kuuluvia kukinnan keskeisiä näkyviä vaihteita ovat: hede- ja emikukinta sekä siemenen ja sen kovan kehdon kasvu. Siihen kuuluu myös vararavinnon kerääntyminen sirkkalehtiin loppukesällä.

Tammien edellisen kasvukauden hede- ja emikukintojen initiaatio ja sitä seuraava kukintakevään mikro- ja makrosporogeneesi etenee piilossa kasvisolukossa (Merkle ym. 1980, Jovanovic ja Tucovic 1975). Toisiaan seuraavien kahden meioosin kautta syntyvät siitepölytetradi ja alkion emosolu. Näkyvän kukinnan keskeisin vaihe on pölytys. Sitä seuraa siiteputken kasvu ja viikkojen viiveellä hedelmöitys sekä tsygootin kasvu (taulukko 5). Tammilajit voivat poiketa toisistaan solukkotason yksityiskohdissa ja tietoja käytetään niiden taksonomisen erottelun apuna (Borgardt ja Nixon 2003, Deng ym. 2008, Stuessy 2009).

Metsätammi käy pohjoisrajallaan läpi lisääntymisen vaiheet nopeammin ja tiivistyneemmin kuin Keski-Euroopassa. Lehteen tulo ja kukintojen puhkeaminen ei riipu täysin suoraviivaisesti tehoisan lämpötilasumman kertymisestä. Tammen lisääntymisfenologiasta on vain vähän seurantatietoa. Allergiaseurannan siitepölydatan avulla voidaan ehkä selvittää kukinnan alkamista lähimenneisyydessä (esim. Bondestam 1997).

**Taulukko 5.** Metsätammen lisääntymisen keskeiset vaiheet (tiedot: Jovanovic ja Tucovic 1975, Tucovic ja Jovanovic 1970, Shaw 1974, Ducouso ym. 1993).

**Edellinen alkukesä**

1a. *initiaatio* *hede* hedekukintojen aiheet alkavat kehittyä vuosiversojen lehtien hankasilmuissa (yleensä viimeisissä)

**Edellinen kesä**

1b. *initiaatio* *emi* emikukintojen aiheet kehittyvät versojen kärkisilmuissa

**Kukintakevät**

2. *mikrosporogeneesi* meioosien kautta siitepölytetradit → siitepölyhiukkaset

**Kukintakevät touko-kesäkuu**

3a. *hedekukinta* siitepöly varisee heteiden ponsista  
3b. *emikukinta* emin luotit tahmeita ja vastaanottavia

4. *pölytys* siitepölyhiukkanen tarttuu, kostuu, itää emin luotilla

5. *siiteputken kasvu* pölyhiukkanen kasvattaa siiteputken emin luotin pinnan läpi ja edelleen välittäjäsolukon kautta luotin tyvelle, jossa tauko

6. *makrosporogeneesi* alkiorakon kehitys alkaa viivästyneesti pölytyksen jälkeen yksi neljästä makrosporista jatkaa kasvua, muut surkastuvat makrosporista kehittyä alkiorakko

**Alkukesä noin kuukausi pölytyksen jälkeen**

7. *alkiorakko* emiön sikiäimessä munasolut ovat valmiita hedelmöitykseen

8. *hedelmöitys* siiteputken genaratiivinen tuma yhtyy yhteen alkiorakon kuudesta munasolusta (2n), joka estää muiden viiden jatkokehityksen tai hedelmöittymisen, toinen diploidinen tuma yhtyy siemenvalkuaisen emosolun tumaan (3n)

8b. *abortoituminen* yleensä muut alkiorakon alkioita tai munasolut abortoituvat

9. *tsygootti* hedelmöityksen jälkeen alkaa tsygootin kasvu siemeneksi

**Keskikesä-syysy**

10. *terhon näkyvä muotoutuminen* vararavinto alkaa kerääntyä sirkkalehtiin → terho kasvaa ja kypsyy

## 5.2 Hede- ja emikukinnan kehitys

### 5.21 Tammen kukintojen initiaatio

Tammen lisääntymiskierto alkaa edeltävänä kasvukautena kukintojen initiaatiolla. Tällä tarkoitetaan uusien kasvavien versojen sivu- ja kärkisilmujen solukkojen erilaistumista ja virittäytymistä seuraavan vuoden kukinnoiksi. Hedekukinnan initiaatio alkaa ilmeisesti varsin pian alkukesällä sivuversojen silmujen ja uuden verson tyviosien sivusilmujen muodostuttua. Emikukkien aiheet syntyvät myöhemmin versojen kärkisilmuissa.

Hedekukinta virittyy kesällä ja jatkuu alkusyksyyn. Emikukintojen aiheet muodostuvat uuden verson meristeemin aiheiden kanssa ennen syksyä ja jäävät lepotilaan päätesilmuihin (Jovanovic ja Tucovic 1975). Pohjoisamerikkalaisten valkotammien hedekukinnan aiheet ovat näkyvillä jo alkukesällä ja emikukinnan loppukesällä (Merkle ym. 1980).

Initiaation käynnistyminen voi olla sidoksissa säteilyyn, sen määrään ja tulokulmaan. Säteily kohdistuu pääosin latvuksen uloimpaan lehvästövaippaan ja versonkärkiin (esim Nikinmaa ym. 2003, Grant 1997). Hedekukinnan initiaatio alkaa ehkä syvemmällä versostossa pääversorangan tyvillä, edellisen vuoden sivuversoissa ja sivusilmuissa tammen lehvästön ollessa vielä paremmin valoa läpäisevää. Emikukinnan virittyminen ohjautuu uusien kuluvan kevään versojen kärkisilmuihin. Myös metsämäntyjen (*Pinus sylvestris* L.) niissä latvuksen osissa, joihin osuu niukalti valoa, on vähemmän kukkia ja siemeniä (Koski 1991).

Lehvästön varjostuksen vuoksi säteily määrä vaihtelee eri puolilla latvusta ja varjostus ehkä estää sisempien versokärkien ja sivuversojen initiaatiota. Se voi ehkä liittyä myös sisempien oksien ja lehtien heikompaan yhteyttämistasoon tai niiden kärkisolkoiden pienempään hormonitasapainoon. Latvuksen sisempiin lyhytversoihin kohdistuu myös suurempi taipumus irtoamissolkon muodostuttua varista maahan (Rust ja Roloff 2004).

Metsätammien initiaatio pysähtyy edellisen loppukesän tai alkusyksyn aikana ja verson kärjen vegetatiivinen meristeemi muuntuu lisääntymissoluksi myöhemmin (Tucovic ja Jovanovic 1970). Rauduskoivun (*Betula pendula* Roth.), tervalepän (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.), ja pähkinäpensaän (*Corylus avellana* L.) mikrosporogeneesi etenee elokuun kuluessa meioosien kautta tetradi -vaiheeseen (Luomajoki 1986). Monen tammi-lajin hedekukinnan initiaation ja täyden hedekukinnan välinen on aikaa 8-10 kuukautta, mutta se voi joillakin lehtipuulajeilla olla jopa pidempi (Sedgley ja Griffin 1989).

Kukintakeväänä, metsätammen hedesilmujen alkaessa turvota, jatkuu siitepölyhiukkasten emosolujen (*PMC, pollen mother cell*) meioosi ja samalla syntyy meristeemisoluissa anatominen kehityksen kautta koirasalkeisvarsi eli mikrogametofyytti (Tucovic ja Jovanovic 1970). Alkionrakon emosolujen (*EMC, embryo mother cell*) megasporogeenin tuloksena muodostuu naarasalkeisvarsi eli megagametofyytti, mutta vasta pölytyksen jälkeen (Tucovic ja Jovanovic 1970). Silmujen puhkeamista seuraa myös hede- ja emikukkien näkyvä kasvu (Sharp ja Chisman 1961).

## 5.22 Hedekukinta

Tammen hedekukinta tarkoittaa tässä sen näkyvää ilmenemistä, hedenorkkojen kasvua ja niiden pölyämistä. Hedekukinnot ovat yksinkertaisia harsuja, rentoja norkkoja, jotka kehittyvät edellisvuoden versojen ylimmistä sivusilmuista. Niitä ilmestyy myös kasvavan, uuden vuosiverson alimpiin lehtihankoihin. Metsätammen yksittäisessä hedekukassa on 6-12 hedettä ja vaihtelevasti liuskoittunut kehä (Skult 1965, Hämet-Ahti ym. 1992). Kehäliuskat ovat kapeita, tasakärkisiä ja pitkäkarvaisia. Norkot muuttuvat kellertäviksi ennen tyhjentymistään siitepölystä.

Pohjoisamerikkalaisen valkotammen hedenorkot venyvät täyteen mittaansa 1-2 viikon kuluessa silmujen aukeamisesta ja niiden pölyäminen kesti 2-4 vuorokautta. Hedekukinnan ajaksi lehtien kasvu hidastuu tai tyrehtyy lähes täysin varmistaen pölytyksen onnistumista. Hedenorkot (3-10/ silmu) kehittyvät ryhmiin versonkärkiin. Ensimmäiset ilmestyvät latvuksen yläosiin ja viimeiset alimpiin oksiin (Sharp ja Chisman 1961).

Tammi kukkii Suomen etelärannikon tuntumassa yleensä touko-kesäkuun vaihteessa. Helsingin Iho- ja Allergiasairaalan siitepölyseurannassa vuosina 1991-95 kerääntynyt tammen siitepöly osoittaa hedekukinnan lyhyen huipun osuneen keskimäärin toukuun lopulle, vaihdellen 23.4.-10.6. välillä (Bondestam 1997). Keski-Euroopassa kukinnan on vähitellen aikaistunut vuosien mittaan (Haahtela ja Sorsa 1997). Vanhoja kotimaisia havaintoja on vain vähän, mutta yksittäisiä tietoja löytyy jopa 1700-luvulta.

Lämpötila selittää kukinnan ajankohtaa ja ehkä myös runsautta. Balkanilla silmusuomujen alkaessa raottua ennen hedekukinnan alkamista kehitys on silmussa edennyt meiosisivaiheen alkuun (Tucovic ja Jovanovic 1970). Isossa Britanniassa noin viikkoa ennen lehtien puhkeamista ja kukintaa käynnistyy kevätpuun isojen putkilosolujen kasvu (Longman ja Coutts 1974).

Tammien aikaisheiteisyys on vallitseva ja aikaisemisyys lienee poikkeus (Jovanovic ja Tucovic 1975). Luoteis-Ranskassa kesä- ja talvitammien välillä oli useiden päivien ero hede- ja emikukinnan alkamisessa ja myös kukintojen huipun ajoittumisessa. Tosin yhtenä vuonna kolmesta kummankin lajin kukinnat ajoittuivat lähes täysin päällekkäin ja kukinnasta tuli lähes kaksihuippuinen. Metsiköiden ääripäiden puut voivat kukkia varsin eriaikaisesti, jolloin kukinta-ajankohtien erot saattavat estää risteytymisen.

Myös alueelliset erot kukinnassa voivat olla suuria, vaikka yleensä jonkinlainen synkronia vallitseekin. Keski-Euroopassa metsätammesta tavataan aikainen (*Q. robur* var. *praecox* Czern.) ja myöhäinen (*Q. robur* var. *tardiflora* Czern.) kanta, joiden kukinnassa voi olla jopa 20-30 päivän ero (Jovanovic ja Tucovic 1975, Camus 1938-39). Näin selkeään erilaistumiseen johtaa vain merkittävä ympäristöpaine ja se todistaa osaltaan muuntelun laajuudesta ja selittää myös menestymistä ääriolosuhteissa.

Myös sääolosuhteet, kuten sade, voivat viivyttää hedekukkien avautumista ja pölyämistä (Sharp ja Chisman 1961). Jatkuva kosteus ja kylmyys hedekukinnan aikaan voi estää ponsien avautumisen kokonaan, jolloin pölyämättä jääneet, ylikypsyneet hedenorot, varisevat maahan (Cecich 1994). Sade voi myös heikentää siitepölyn leviämistä.

Eri tammipuiden siitepölyn itämiskelpoisuus voi merkittävästi vaihdella, eroja on myös lento-ominaisuuksien ja UV-B säteilyn siedossa (Schueler ym. 2005).

### 5.23 Hedekukinnan malli

Hedekukinta voidaan kuvailla toiminnallisesti toisiaan seuraavina fenologisina vaiheina. Varela ja Valdivieso (1996) kukintamallissa korkkitammen kukinta jaksotettiin silmujen lepotilasta, ponsien tyhjenemiseen (A-H). Runsaimmin siitepölyä varisee F-vaiheessa. Ohjeistuksessa sovellettiin Portugalissa saksanpähkinän (*Juglans regia* L.) ja kastanjan (*Castanea sativa* L.) kukinnan seurantamallia. Metsätammen hedekukinta on sopivan samankaltainen ja mallia voidaan soveltaa myös sille.

Useiden tammilajien hedekukinta etenee pääpiirteissään edellä esitetyllä tavalla. Sharp ja Chisman (1961) erottivat valkotammien hedekukinnassa lähes vastaavia, mutta harvempia vaiheita: 1. silmujen avautuessa norkot pystyjä, 2. norkot pystyjä - puolitaipuneita, 3. norkot puolitaipuneita, 4. norkot täyspitkiä ja ensimmäiset hedekukat alkavat tyveltä lähtien kypsyä, 5. siitepöly leviää hedekukkien kellastuessa. Hedekukinta eteni yksittäisissä norkoissa akropetaalisesti tyvestä kärkeen ja pölyäminen alkoi norkon saavutettua 80-90% lopullisesta pituudestaan. Hedenorkon pituus ei sinänsä ollut luotettava ennuste, se vaihteli 7-14 cm eri puuyksilöiden välillä. (Sharp ja Chisman 1961).

### 5.24 Siitepölyhiukkanen

Tammen siitepölyhiukkasten kypsyminen erillisiksi ajoittuu hedenorkon pitenemisvaiheeseen. Ovaalin muotoinen pölyhiukkanen on n. 30 µm läpimitaltaan ja siinä on symmetrisesti kolme rakoa ekvaattorisuunnasta tarkasteltuna. Eksiini on noin yhden 1 µm paksuinen ja pinta on epäsäännöllisen nystyinen. Noin puolet tammen siitepölystä on 2-3 hiukkasen ryppäinä, mikä rajoittaa leviämistä. (Olsson 1975ab, Haahtela ja Sorsa 1997). Yhdessä hedenorkossa voi olla yli 550 000 pölyhiukkasta (Jovanovic ja Tucovic 1975). Valkotammilla norkkoja on yhdessä silmussa 3-10 (Sharp ja Chisman 1961).

Tammen siitepölylaskeuma vajoaa alaspäin tuulettomissa olosuhteissa, normaali-ilmanpaineessa 2.9 -4.0 cm /sekunnissa. Kaukokulkeutumisen on arvioitu olevan 60-70 km, maksimissaan enintään 200 km (Jovanovic ym. 1975, Haahtela ym. 1997). Ruissalossa havaittu levintä, potentiaalinen geenivirta, oli tätä vaatimattomampaa (Lahtinen ym. 1997). Schueler ym. (2006) mallinsivat tammen siitepölyn leviämistä aina 200 km

etäisyydelle: tehokas levintä rajoittuu paljon pienemmälle alueelle, siitepölyn elinkel-  
poisuuden alentuessa 75-100 % auringon UV-B –säteilyn vuoksi noin 9 tunnin kuluessa.  
Ilman kosteuden ollessa alhainen auringonsäteily kuivattaa hiukkasia tehokkaasti, mikä edistää  
aluksi siitepölyn irtoamista, mutta vaikuttaa jatkuessaan itämiskykyyn (Schueler ym. 2005).  
Koirasgameettien määrä supistuukin leviämisen aikana huomattavasti (taulukko 6).

Tammen siitepölyä on Helsingin Allergiasairaalan seurannassa havaittu vähän, kukinta-  
aikaankin pitoisuus jää keskimäärin alle 50 hiukkasta/ilmakuutio. Pölyä 1989 oli Turus-  
sa noin puolet Tukholman arvoista, Kreikassa tammien osuus on noin neljännes koko  
vuoden pölyistä (Haahtela ja Sorsa 1997). Turussa ja Helsingissä havaitut tammen siite-  
pölyt voivat keräinlaitteiden sijoituksen vuoksi olla mahdollisesti peräisin suhteellisen  
pienestä puujoukosta. Alhainen pitoisuus johtuu myös siitepölyn huonosta kulkeutu-  
misesta, pääosan laskeumasta varistessa puiden latvuksen tuntumaan. Esimerkiksi  
Ruissalossa leijuu ilmeisesti suhteellisen vähän siitepölyä tammimetsiköiden välillä,  
mutta metsiköiden sisällä sitä voi kukinta-aikaan olla runsaasti (Lahtinen ym.1996).

**Taulukko 6.** Koirasgameettien määrä supistuu tammen lisääntymissyklin eri vaiheissa. Sattuman osuus  
korostuu siitepölyn ajautuessa passiivisesti ilmassa. Silti koirasgameettien välinen kilpailu ja aktiivinen  
sopivimpien genomien valinta vaikuttaa keskeisesti lopputulokseen: uuden siemenen perintötekijöihin.  
Kasvunsa alkavista terhoista vain pieni osa on jäljellä enää syksyllä niiden kypsyyssä (tiedot: Boavida ym.  
2001, Cecich 1997, Jovanovic ja Tucovic 1975, Ducouso ym. 1993 Sedgley ja Griffin 1989, Sharp ja Chis-  
man 1961).

#### **lisääntymissyklin vaihe**

#### **siitepölyn määrä eri tasoilla**

hedekukinta	kymmeniä tai satoja miljoonia siitepölyhiukkasia /puu leijuu ilmassa, auringonsäteily vie elinvoiman suurelta osalta niistä
pölytyks	enimmillään ehkä satoja hiukkasia /emin luotti voi itää. Emejä yhteensä ehkä n. 30-100 / 50 cm oksassa sivuversoineen
siiteputken kasvu	ehkä korkeintaan kymmeniä siiteputkia kasvaa luotin läpi
pölytyksen ja hedelmöityksen väli	emin sikiäimen kehittymiseen kuluu 4-5 viikkoa pölytyksestä. Jakso vaikuttaa näennäisesti lisääntymiskilpailun tauolta, mut- ta lienee kuitenkin luonteeltaan aktiivista genomien valintaa.
hedelmöitys	muutama harva siiteputki kilpailee hedelmöityksestä alkiorakossa, ja vain yksi niistä yhtyy munasoluun
alkionkehitys	yleensä vain yksi alkiorakon hedelmöityneistä alkioista alkaa kasvaa, muut (5) abortoituvat, vain harvoin joku muukin alkio- ista voi hedelmöityä
tsygootti	yksi koirasgameetti/ siemen, hyvin harvat siemenet ovat monialkioisia. Tammipuissa terhoja yleensä sadoista kor- keintaan tuhansiin

## 5.25 Emikukinta

Emikukinta tarkoittaa seuraavassa näkyvien emikukintojen kasvua, muotoutumista ja kehitystä, joka päättyy niiden pölyttymiseen. Metsätammen vaatimattomat emikukat ovat tähkämäisissä kukinnoissa (Skult 1965). Myös Kaul (1986) käyttää systemaattisesti tähkö –nimitystä tammien (*Quercus* spp.) emikukinnosta ja pölytyksen jälkeen kukintovartta voikin morfologisesti kutsua tähkälapakoksi. Metsätammen kukintoperän koko pituus voi olla 1-10 cm. Talvitammen emikukinnot ovat lähes perättömiä (0-10 mm) ja terhot kehittyvät tiiviiksi ryppääksi kuluvan kesän verson päähän.

Pohjoisamerikkalaisten valkotammien ensimmäiset emikukat ilmestyvät pieninä punertavina pisteinä kuluvan vuoden uusien versojen lehtihankoihin (Sharp ja Sprague 1967). Ne ilmaantuvat 5-10 päivää hedekukintojen jälkeen, tuossa vaiheessa heteet olivat jo alaspäin taipuneita ja 40-60 % lopullisesta pituudesta (Sharp ja Sprague 1967).

Reseptiivisyyden alkaessa metsätammien kolmiliuskainen luotti pistää esiin emikukasta ja on kärjistään kiiltävän punaiseksi muuttunut. Lehtihangoista lähtevät kukintoperät ovat tuolloin vielä lyhyitä, usein vain 2-3 cm mittaisia. Sikiäimen kärkipuolessa on 6 pientä kehäliuskaa ja sen ulkopintaa peittävät alussa pienet suomumaiset, säännöllisesti järjestäytyneet lehdet. Niistä alkaa vähitellen kehityksensä terhon alaosa ympäröivä maljamainen kupu, kova kehto (Skult 1965).

Metsätammen lyhyessä parin sentin sivuversossa voi olla useita emikukintoja, kun pääversoon niitä tulee joskus vasta 10-15 cm kasvun jälkeen. Pohjoisamerikkalaisilla valkotammilla havaittiin ensimmäinen emikukinto kun uuden verson pituus oli noin 6 cm (Sharp ja Sprague 1967). Metsätammen versoissa emikukintoja kehittyy usein vasta 4:teen tai 5:teen lehtihankaan. Versossa voi olla esimerkiksi 4-5 kukintoa ryhmänä, joista lopulta jää vain 1-3. Emikukia syntyy vuoroittaisesti kukintoperän vastakkaisille puolille, emikukinto venyy hedenorkon tapaan akropetaalisesti tyveltä kärkeen.

Schueler ym. (2005) arvioivat suuren tammipuun emikukintojen maksimimääräksi n. 5000 /m<sup>2</sup> latvusprojektion alla. Näin runsaasti iso puu voi kukkia avoimella, valoisalla paikalla. Metsikön sisällä lukumäärä voi pienemmän latvusprojektion vuoksi jäädä 100-1000 /m<sup>2</sup>.



## 5.26 Emikukinnan malli

Varela ja Valdiviesson (1996) korkkitammen kukintamallissa näkyvä kukinta jaetaan toisiaan seuraaviin vaiheisiin (A-G): lepotilaisista silmuista luottien reseptiivisyyden loppumiseen ja niiden ruskettumiseen. Vaiheessa F saavutetaan täysi vastaanottavuus (Varela ja Valdiviesso 1996). Kukintoperän yksittäiset kukat voivat olla eri vaiheissa ja usein vain osa niistä on reseptiivisiä yhtäaikaan. Fenologinen seuranta tarkentuu kun vaiheet kuvaillaan riittävän selkeästi. Myös tulosten vertailukelpoisuus kasvaa lisääntyneen tarkkuuden myötä.

Emikukat ilmestyvät sarjassa joidenkin päivien kuluessa, lisäten pölyttymisen todennäköisyyttä. Yksittäisen emikukan luottien reseptiivisyys voi kestää jopa 6 vuorokautta ja koko kukinnan 10-14 päivää. Hedekukinnan pölyämisen kesto on lyhempi, mikä lisää ehkä useamman puun todennäköisyyttä olla pölyttäjänä (Ducouso ym. 1993). Kukintoperän kasvu jatkuu riippumatta yksittäisten kukkien pölyttymisestä. Ensimmäiset emikukat eivät aina ala kehittyä, eivätkä myöskään viimeiset, mikä voi viitata niiden jääneen pölyttämättä. Usein hedelmäperässä on vain 1-3 terhoa, harvoin useampia. Pölyttämättä jääneet kukinnot voivat alkaa varista kuihtuneina, joskus niitä on vielä syksyllä hedelmäperissä (kirjoittajan havainto).

## 5.3 Pölytys ja hedelmöitys

### 5.31 Pölytys

Metsätammen pölytyksessä vastaanottavan emin luotin reseptorisoluille ajautuvat siitepölyhiukkaset tarttuvat niiden pinnoille, kostuvat ja itävät yleensä noin 24 tunnin kuluessa (Jovanovic ja Tucovic 1975, Cecich 1997). Hiukkanen kasvattaa siiteputken emin luotin vartalon läpi vähitellen 2-3 viikon kuluessa (Jovanovic ja Tucovic 1975). Hedelmöitys tapahtuu viiveellä 4-5 viikon kuluttua, sillä siemenaiheet alkavat kehityksensä ehkä 2-3 viikkoa pölytyksen jälkeen.

Tammien reseptiivisten luottien pinnoille ajautuu runsaasti siitepölyhiukkasia, joiden välillä kilpaillaan hedelmöityksestä. Emien luottien vastaanottavuus kestää useita päi-

viä, jolloin luotille ehtii kerääntyä runsaasti eri genotyyppejä. Joidenkin havaintojen mukaan itäminen ei ala heti ensimmäisten siitepölyjen myötä, vaan käynnistymiseen tarvitaan riittävästi luotin pinnalle tarttuneita hiukkasia, mikä ehkä vasta takaa riittävän kilpailun itävien genotyyppien kesken (Boavida ym. 2001). Toisaalta myös liian paljon luotille ajautunutta siitepölyä voi tukkia pintasolukon ja estää siiteputkien kasvun.

Jos tammi on eristynyt muista lähimmistä lajin yksilöistä, niin seurauksena voi olla tuntuva itsepölytys. Joskus yksittäinen kukka, kukinnan osa tai koko kukintolapakko voi jäädä pölyttymättä, jolloin se kuihtuu ja varisee. Itsepölytys on ehkä syynä emikukkien runsaaseen varisemiseen kukinnan jälkeen ja pääosin ennen fertilisaatiota. Schueler ym. (2005) arvion mukaan kukintamaksimien: 5000 emikukkaa/latvusprojektion/m<sup>2</sup> aikana tarvitaan vähintään 300 siitepölyhiukkasta pölytykseen, jotta lopputuloksena olisi edes yksi kypsä terho.

### 5.32 Siiteputken kasvu

Metsätammien siiteputken kasvu, ehkä 2-3,5 millimetrin matka emin luotin läpi alkiorakkoon, kestää noin kuukauden. 4-5 viikon aika pölytyksestä hedelmöitykseen on keskeinen jakso, jossa vähintään kymmenet koirasgameetit kilpailevat lisääntymisestä monilla tasoilla (Cecich 1997). Kilpailu pysähtyy näennäisesti parin viikon etene-  
misen jälkeen vasta kehityksensä alkaneen alkiorakon porteille odottamaan meioosien käynnistymistä noin kahdeksi-kolmeksi viikoksi. Ilmeisesti myös tämäkin vaihe on osa aktiivista kilpailua, jossa solukoissa tapahtuu luottien ja siiteputkien välisiä keskinäisiä tunnistamisreaktioita (Cecich 1997). Juuri ennen syngamiaa ja hedelmöitystä siiteputkia on yleensä jäljellä enää 1-2 (Cecich 1997, Boavida ym. 1999).

Itämisen tuloksena muodostuva siiteputki työntyy luotin pinnan läpi välittävillä soluille. Nämä ovat pitkänomaisia ja suuritumaisia, ja ne tukevat erityksellään siiteputkien kasvua. Solukon rakenne on samankaltainen kuin emissä (Cecich 1997). Siiteputki voi haara-  
rautua lateraalisesti useaan kertaan kasvaessaan ennen kuin se ylittää välittävien solujen ytimeen. Useita siiteputkia voi kasvaa yhdessä. Yksittäiseen putkeen voi muodostua kallustulppia (callose-plugs), joihin kasvu seisahtuu jatkuakseen mahdollisesti edelleen. Tulppien tehtävää ei tarkalleen tunneta, mutta arvellaan, että ne ovat joko osa aktiivis-

ta itsepölytyksen torjuntaa tai ne syntyvät fysiologisesta tarpeesta alentaa tiiviin kilpailun aiheuttamaa turgorpainetta siiteputkien kärjissä (Cecich 1997).

Korkkitammien siiteputki kasvaa noin 5-6 päivässä luotin puoliväliin ja pysähtyy 10-12 päivän kuluttua saavutettuaan luottien haarakohdan (Boavida ym. 1999). Siitä kasvu jatkuu joko edelleen luotin tai ilmeisesti useammin kolmen yhdistyneen luotin keskustan (compitum) kautta kohti emiä. Jokainen emin luottien johtosolukoista johtaa yhteen kolmesta lokerosta, mutta siiteputken kasvu ei ole sidottu pelkästään siihen luottiin, mistä kasvu on käynnistynyt. Compitum saattaa siiteputkille olla myös jonkinlainen oikotie johonkin näistä kolmesta lokerosta (Cecich 1997).

Noin kahden viikon kasvun jälkeen siiteputki jää luottien yhtymäkohtaan/ tyvelle odottamaan alkiorakon ja munasolun kehitystä ja meioosien käynnistymistä. Hedelmöityksen alkuun kuluu edelleen noin kaksi viikkoa (esim. Cecich 1997, Boavida ym. 1999). Näennäisestä pysähdyksestä huolimatta kilpailu siiteputkien välillä jatkuu erilaisten tunnistusmekanismien muodossa tauon aikana. Pohjoisamerikkalaisten valko- ja punatammien megasporogeneesin alkaminen kuitenkin ei riipu suoraan pölytyksestä (esim. Cecich 1997). Siiteputken pituuskasvun avulla eri *Cerris*-alasektion tammilajien välissä risteyksissä todennettiin risteytymismenestys (Boavida ym. 2001).

### 5.33 Itsepölytys, itsesiitos ja estomekanismit

Itsepölytyksessä puun oma siitepöly itää ja kasvattaa siiteputken luotin läpi, mutta itsesiitoksessa se myös hedelmöittää siemenaiheen. Ristisiittoisten tammien itsesiitos on poikkeuksellista, mutta täysin eristyneisiin puihin voi muodostua terhoja. Itsesiitos todennäköisesti heikentää jälkeläisten elintarmoa ja kasvua ristipölytteisiin verrattuna.

Tammien (*Quercus* spp.) luoteilla on kyky hylätä tai tunnistaa koirasgameetti, siitepölyhiukkanen. Luotin estomekanismien oletetaan ehkäisevän oman siiteputken kasvua (gametophytic control) (Hagman 1975). Ne hankaloittavat tai estävät itse- ja sukulaispölytystä. Vieraalla siitepölyllä on yleensä kilpailuetu ja tammien aikaisheteisyys osaltaan estää itsepölytystä (Jovanovic ja Tucovic 1975). Kokeellisen itsepölytyksen onnistuminen oli noin 2 % metsä- ja talvitammilla alle 1 %:in (Steinhoff 1993).

Inkompatibiliteetti-mekanismien toiminta määrittelee myös lajien välisen reproduktiivisen isolaation. Lajin tulisi säilyä riittävän stabiilina, mutta toisaalta sallia sopiva määrä uutta vaihtelua. Monien tammilajien välillä lisääntymisen isolaatio ei ole läheskään pitävä (Burger 1975). Metsä- ja talvitammi ovat meillä lähin ja tunnetuin lajipari. Lajien väliset risteytymisen estomekanismit poikkeavat ehkä ajoituksen, kohteen ja siitepölyluotti –interaktion yksityiskohdissa itsepölytyksissä havaituista (Boavida ym. 2001).

Inkompatibiliteetti -mekanismit toimivat:

1. luotin pinnalla, jossa siitepölyhiukkasen itäminen tai läpikasvu estyy
2. luotin välittävässä solukossa, jossa siiteputken kasvu luotin läpi estyy
3. alkiorakkoa lähestyttäessä on edellisiä vähemmän estomekanismeja

Lajin sisäiset interaktiot rajoittavat niiden siiteputkien määrää, jotka lopulta pääsevät tunkeutumaan alkiorakkoon ja hedelmöittämään sen munasolun. Inkompatibiliteetti -mekanismit perustuvat S-alleelien toimintaan: oman siitepölyhiukkasen aktiiviseen tunnistamiseen ja torjumiseen luotilla (Boavida ym. 2001). Interaktiivinen tunnistus aktivoi metabolisia prosesseja, ja voi johtaa jo luotilla siitepölyhiukkasen itämisen estoon tai kasvavan siiteputken inhibitioon (Boavida ym. 2001).

Ennen syngamiaa luotissa tapahtuvat ja toisaalta hedelmöityksen jälkeiset alkion kehitykseen liittyvät torjuntamekanismit vaikuttavat molemmat siementuottoon. Näillä merkittävä toiminnallinen ero: onko kyse myöhäisestä itseinkompatibiliteetin (SI) ilmenemästä vai aikaisesta itsesiitosdepressiosta? (Boavida ym. 2001, Brown ja Mogenssen 1972). Aikaisessa vaiheessa toimiva itsesiitosdepressio voi olla osa resurssien allokoimista ristipölytteisten siementen hyväksi (Boavida ym. 2001, Yacine ja Bouras 1997).

Itsesiitos toisaalta heikentää yksilön elinvoimaa, mutta ääriolosuhteissa se ehkä mahdollistaa jatkuvuuden kriittisten pullonkaulavaiheiden yli. Sukusiittoisuuden siedolla saattoi olla erityistä merkitystä esimerkiksi jääkauden jälkeen, jolloin uudet populaatiot aloittivat paikallisen levintänsä toistuvasti yhden tai muutaman yksilön varassa. Pullonkaulavaiheissa itsesiittoiset yksilöt kuitenkin karsiutunevat herkimmin ja samalla populaatiosta eliminoituu haitallisia alleleja.

### 5.34 Hedelmöitys

Metsätammi hedelmöittyy noin 4-6 viikon kuluttua pölytyksestä, tarkka ajankohta ei ole selvillä. Valkotammien sektiossa monien pohjoisamerikkalaisten lajien emin alkiorakko kehittyy 1-2 kuukaudessa siitepölyn varisemisesta (Stairs 1964, Borgardt ja Nixon 2003). Tammien siiteputki tunkeutuu siemenaiheeseen yleensä mikropölyn eli siitereiän kautta (Hjelmqvist 1953). Siiteputki muuttuu soluksi, joka hedelmöittää: 1. siemenaiheen alkiorakon, jolloin kaksi haploidia sukusolua yhtyy tsygootiksi (embryo), 2. diploidi tuma puolestaan keskustuman, jolloin syntyy triploidi siemenvalkuainen (Cecich 1997).

Pohjoisamerikkalaisten punatammien alasektiossa risteytyminen ja terhon kasvu alkaa vasta seuraavana kesänä, vuoden kuluttua pölytyksestä (Cecich 1997). Niiden emin sikiäimessä on kolme lokeroa, joiden väliseiniin on kiinnittyneenä yhteensä kuusi siemenaihetta (Cecich 1994). Se on yhteistä kaikille tammille, myös metsätammille (Jovanovic ym. 1975). Yleensä vain yksi tai harvoin kaksi kuudesta hedelmöittyy, muut 4-5 abortoituvat (Stairs 1964). Ensiksi hedelmöittynyt siemenaihe estää muita kasvamasta. Myös tammien siemenaiheen asentoa, siiteputken tunkeutumissuuntaa sikiäimeen ja abortoituneiden siemenaiheiden sijoittumista on käytetty taksonomisen erottelun välineenä (esim. Borgardt ja Nixon 2003 Deng ym. 2008, Stuessy 2009). Metsätammen lisääntymisen näistä yksityiskohdista ei ole vielä tutkimustietoa.

Joskus useampi kuin yksi siemenaiheista hedelmöittyy, jolloin terho on monialkioinen (esim. Hjelmqvist 1953). Johnsson (1946) havaitsi alle 1 %:n metsätammen monialkioisista terhoista kasvatetuista taimista olevan polyploideja ja arvioi monialkioisuudella olevan yhteyttä esimerkiksi triploidien tammien synnyssä. Stairsin (1964) mukaan monialkioisuudella ei ole suoranaista yhteyttä polyploidian ilmenemiseen. Häiriö meiosisyklissä voi aiheuttaa muutoksia kromosomistossa. Harvinaisten triploidien tai mixoploidien tammien oletetaan syntyneen, kun jostakin syystä kahdentumatta jäänyt, kaksiannoksinen ( $2n$ ) siitepölyhiukkanen on ollut pölyttäjänä (Butorina 1993). Mogenenin (1975ab) mukaan hedelmöittynyt alkiorakko ilmeisesti dominoi muita estäen niiden kasvun.

Mogensenin (1975ab) mukaan syitä miksi *Q. gambelii* -tammien siemenaiheet epäonnistuivat kehityksessään tsygooteiksi olivat mm.: 1. siemenaiheet olivat kunnolliset, mutta eivät olleet hedelmöittyneet (45 %), 2. siemenaiheet olivat hedelmöittyneet, mutta olivat abortoituneet (28 %), 3. alkiorakko ei ollut kehittynyt (26 %), 4. alkiorakko on tyhjä (1 %). Alkiorakon kehityshäiriöiden suhteellisen suuri osuus voi viitata geneettiseen valintaan, jolla säädellään alkioiden lukumäärää emin lokeroissa.

Usean puun siitepölyn seos voi risteytyksissä tehostaa pölytystä, mikä voi selittyä lisääntyneellä kilpailulla. Steinhoffin (1993) raportoimissa kokeissa siitepölyseos ei kuitenkaan kaikissa yhdistelmissä lisännyt terhotuottoa, vaan saattoi jopa vähentää sitä. Jotkut puuyksilöt risteytyvät keskenään helpommin, kuin keskimäärin muiden kanssa. Tämäntyyppinenkin spesifinen kombinaatiokyky (SCA, specific combining ability) voidaan selvittää risteytyksin (esim. White ym. 2007). Mutta kaikkien eri isien ja äitien testaaminen on hankala käytännössä järjestää riittävän täydellisenä.

## 6 TERHOTUOTON VAIHTELU

Tammi ja pyökki (*Fagus sylvatica* L.) ovat suurisiemenisiä lajeja, jotka hyötynevät muutamana vuoden välein toistuvista huippusadoista ('mast reproduction') tasaista terhotuottoa enemmän (Crawley 2007). Etu voi perustua kykyyn varautua lisääntymiselle suotuisiin vuosiin (Yamouchi 1996). Se voi selittyä myös tuholaisten vähenemisellä sopivasti ennen hyvää vuotta, vaikka yhteys ei ole ehkä suoraviivainen (esim. Silvertown 1980, Crawley ja Long 1995). Talvitammi on ekologiaaltaan metsätammea tyypillisempi "mast" -laji. Huippuvuonna sen siemensato on Iso-Britanniassa ollut yli 60 terhoa/m<sup>2</sup> ja heikkona jäänyt alle 2 siemenen /m<sup>2</sup> (Shaw 1974). Jos keskikokoisen tammen latvusprojektion ala on 4 metrin säteellä noin 50 m<sup>2</sup>, niin sen siementuotto vaihtelee 100 - 3000 siemenen välillä vuodessa. Suurilatvaisen puun huippusato voi hyvällä paikalla olla paljon enemmän, jopa 50000 terhoa (Jones 1959).

Levinneisyyden ääri laidalla olosuhteet vaikuttavat siemensatoihin enemmän kuin Keski-Euroopassa. Pohjoisrajallaan tammi kasvaa luontaisesti lämpötaloudellisesti edullisilla paikoilla. Runsaita terhosatoja Etelä-Suomessa on ehkä 5-7 vuoden välein (Skult 1965). Pieniä määriä siemeniä muodostunee joka vuosi ja alueellinenkin kato lienee harvinainen ilmiö. Euroopassa edullisilla alueilla hyvät terhovuodet toistuvat 5 vuoden ja heikommilla 8-10 vuoden välein (Jovanovic ja Tucovic 1975). Britanniassa väliaika voi olla 6-7 vuotta (Shaw 1974). USA:n Missourissa tammilajien (*Q. alba* L., *Q. rubra* L., *Q. velutina* Lam.) runsas sato toistuu 2-4 vuoden välein (Sork ja Bramble 1993). Useissa tutkimuksissa tammien kukinnan on raportoitu olevan säännöllistä.

Hyvä terhovuosi on positiivisten tai vain vähän haitallisten tapahtumien sarja, jolloin mikään ympäristötekijä ei mene aivan kokonaan pieleen. Esimerkiksi kasvukausien kuivuus voidaan jälkikäteen erottaa puiden lustojen kasvussa (Helama ym. 2014), mutta yhteys siementuottoon vaatii vielä lisäselvityksiä. Terhot voi viedä kriittiseen jaksoon osunut ankara halla, vaikka olosuhteet olisivat muuten suotuisat (esim. Sharp ja Sprague 1967). Myöhäiset, kukintaan osuvat kylmät tai yöpakkaset voivat estää siementen kehityksen kokonaan. Yksittäinen hallayö vie harvoin kaikki kukinnot tai siemenet, vaan niitä säilyy suojaisissa paikoissa, kuten latvusten yläosissa. Aikainen syys-halla voi heikentää seuraavan kesän kukintaa, vioittamalla keskeneräisesti talveutuneita

ta versonkärkiä. Tuhon laajuus, laatu ja ajoittuminen selittävät lisääntymisen hävikkiä. Suomessa ei ole vielä ole ollut haittaa terhoja syövästä *Curculio glandum* -kärsäkkäistä tai *A. quercuscalicis* -äkämäpistiäisistä. Ne ovat esimerkiksi Iso-Britanniassa aiheuttaneet vakavia tuhoja (Jones 1959, Crawley 2007).

Siementuoton ennustettavuus paranee mitä yksityiskohtaisemmin kukinnan eteneminen tunnetaan. Initiaation ja siementen määrän välillä lienee yhteys, joskaan ei suora- viivainen. Keskinertainen siemensato voitaneen saada niukoillakin kukka-aiheilla. Terhojen määrän riippuvuus kukinnan runsaudesta vaihtelee, metsätammen kukista kehittyi terhoja 0-30 %:ia (Kleinschmit 1993). Pohjoisamerikkalaisten valkotammien kukista keskimäärin 0-20 %:sta syntyi terhoja (Cecich ja Sullivan 1999) ja toisaalla jopa 9,1-49,4 %:ia (Sork ja Bramble 1993). Huonon kukinnan ennustearvo on suurempi kuin onnistuneen (Sork ja Bramble 1993). Pölyttämättä jääminen voi olla syynä emikukintojen kuihtumiseen jo aivan kukinnan loppuvaiheessa. Runsaalla itse- tai sukulaispölytyksellä saattaa joinakin vuosina olla terhojen abortoitumisen ja varisemisen osuutta, vaikkakaan sitä ei ole vielä selvitetty.

### 6.1 Puiden väliset erot

Kukinnassa voi olla vaihtelua joskus tammiesiintymien sisällä enemmän kuin niiden välillä (Ducouso ym. 1993). Geneettisesti parhaat puut kukkivat säännöllisesti ja tekevät runsaasti terhoja useimpina vuosina, toiset harvemmin ja osa tuskin koskaan (esim. Wolgast 1978). Huonoinakin vuosina jotkut puut tuottavat siementä, vaikka normaaliin verrattuna niukemmin. Osa vaihtelusta selittyy ympäristöllä ja liittyy latvuksen tilaan, varjostukseen tai tuholaiten esiintymiseen (esim. Jones 1959).

Siementen määrä voi vaihdella myös latvuksen eri osissa. Myös asema muiden puiden joukossa vaikuttaa osuuteen lisääntymisestä. Leveälatvainen maisematammi avoimella paikalla tai metsikön reunassa kantaa yleensä paljon runsaammin terhoja, kuin pitempikoinen ja pienilatvainen puu metsikön sisällä. (esim. Sharp ja Sprague 1967). Toisaalta korkeiden puiden todennäköisyys pölyttää muita on mahdollisesti suurempi, kuin niiden lyhyiden lajikumppanien (Burd ja Allen 1988).



Tammi alkaa terhotuoton noin 25-40 vuoden iässä, joskus myöhemminkin (Kleinschmit 1993, Jovanovic ja Tucovic 1975). Skultin (1965) mukaan meillä tammi tekee siemeniä vasta 50-60 vuoden iässä. Puun vakiinnutettua paikkansa niitä voidaan havaita kuitenkin jo nuorissakin puissa (Jovanovic ja Tucovic 1975).

## 6.2 Terhojen kypsyminen ja variseminen

Terhojen kehitys alkaa kunnolla vasta hedelmöityksen jälkeen. Yksittäisten kukkien aikaisuuserot eivät välttämättä kuroudu umpeen kasvukauden aikana, vaan ne saattavat jopa kasvaa. Terhot ovat suunnilleen täysikokoisia vasta 2-4 viikkoa ennen varisemista. Niiden koko vaihtelee puuyksilöittäin ja jopa vuosittain, keskimäärin terhojen läpimitta kasvaa valkotammilla n. 5 mm:stä noin 20 mm:iin (Bonner ja Vozzo 1987). Metsätammen siemenen irtoamissolukon kehittyessä myös kuoren väritys muuttuu. Kypsät siemenet irtoavat kannasta helposti taittamalla. Itämiskyky ilmenee vähitellen syyskuun alkupuolelta lähtien, tarkkaa aikaa on hankalaa osoittaa. Valkotammien siementen kypsyessä niiden kosteuspitoisuus alenee, kuivapaino lisääntyy ja hiilihydraattipitoisuus kasvaa n. 46 %:iin (Bonner ja Vozzo 1987). Kosteuspitoisuus kääntyy elokuun aikana aina 80 %:ssa laskeakseen takaisin n. 55 %:iin (Bonner ja Vozzo 1987).

## 6.3 Kukintojen ja terhojen hävikki

Kukintamaksimin aikaan suuri määrä emikukkia on vastaanottavia yhtä aikaa. Metsätammien yksittäisten kukkien määrä laskee noin puoleen hedelmöitykseen mennessä ja edelleen kohti syksyä kukintamaksimista on jäljellä enää 0-30 % (Kleinschmit 1993). Pohjoisamerikkalaisten valkotammien kukista saattaa olla jäljellä vain 0-20 % (Cecich ja Sullivan 1999). Osa potentiaalisesta terhosadosta menetetään heti huonon pölytyksen seurauksena (Boavida ym. 2001, Cecich 1994, Kleinschmit 1993, Feret ym. 1982)

Emikukkien häviämiseen jo alkuvaiheessa on monia syitä: 1. ekologiset tekijät, pölytyksen ja hedelmöityksen välisenä ajanjaksona, 2. heikko pölytys tai muut sisäiset tekijät johtavat hedelmöityksen jälkeiseen häviämiseen 3. itse-pölytyksen seurauksena (Jo-

vanovic ja Tucovic 1975). Itsepölytyksen osuus voi joinakin vuosina olla tuntuva. Emit peittyvät omaan siitepölyyn tukkien ne, eikä vieraalle pölylle jää tilaa ja itsepölyttyneet kukat voivat varista 2-4 viikon kuluessa kukinnasta. Hedelmöitys omalla pölyllä onnistuu harvoin ja silloinkin ennuste on heikko (esim. Steinhoff 1993). Pudonneita emikukintoja onkin joinakin alkukesinä runsaasti puiden alla (kirjoittajan havainto).

Pölyttyminen voi epäonnistua sääolosuhteiden vuoksi. Sää voi haitata kukkimista myöhäisten kevähalthojen vuoksi. Joskus pääosa siitepölystä voi varista ennen kuin emikukintojen luoteista tulee vastaanottavia. Siitepölyn laatu voi heiketä sateisen, viileän sääjakson aikana. Koleina, sateisina keväinä hedenorkkoja voi varista runsaasti ennenaikaisesti. Koeolosuhteissa 60-70 % suhteellinen kosteus kukinta-aikaan vähensi *Q. ilifolia* Wangenh. -lajin siementuottoa merkittävästi (Wolgast ja Stout 1977) Kaukokulkeutuneen ja myös paikallisen siitepölyn laatu heikkenee nopeasti voimakkaan aurinгон säteilyn vaikutuksesta (Schueler ym. 2005). Kuivuus voi olla syynä kukkien ja kukintovarsien häviämisen, myös sateet voivat estää pölytyksen kokonaan.

### 6.31 Defoliaattorit tammen lehvästössä

Taudit ja tuholaiset hävittävät vaihtelevasti kukintoja ja kehittyviä siemeniä. Usein syynä voi ainakin välillisesti olla hallamittarin (*Operopthera brumata* L.) toukat (esim. Bonnet-Masimbert 1973, Tikkanen ja Julkunen-Tiitto 2003). Myös Lounais-Suomen tammikoissa on joinakin vuosina runsaasti hallamittareita. Joinakin kesinä, kuten 2011, ne ovat aiheuttaneet mm. Turun Ruissalossa lehvästötuhon ja samalla terhokatoa. Myös tammikäriäisen (*Tortrix viridana* L.) massaesiintymissä toukat ovat harvakseltaan vuosikymmenten aikana syöneet Ruissalon tammistoja paljaaksi (Koponen ym. 1990). Vioitukset ovat vakavuudeltaan olleet pahojen hallamittarivahinkojen luokkaa.

Vahinkoja voi aiheuttaa myös tammenversojäytäjäkoi (*Stenolechia gemmella* L.), jonka aiheuttamista tuhoista tiedetään yllättävän vähän, vaikka se ollut viime vuosina suhteellisen yleinen ja usein toistuva vaiva. Koitoukka nakertaa ontoksi uusien vuosiversojen kärkiä, jotka kuivuvat ja ruskettuvat. Joinakin vuosina ontoksi syötyjä, ruskealehtisiä oksankärkiä voi olla runsaasti (kirjoittajan havainto). Samalla häviää myös emikukintoja ja terhojen alkuja. Syönnillä voi pahimmillaan olla vaikutusta jopa siemensato-

jen määriin. Troshanin (1936) tiedot 1920 ja -30 lukujen 70% lehvästötuhoista Kazanista Venäjältä olivat pitkään lähes ainoa löytynyt viite.

### 6.32 Äkämäpistiäiset tammen kukinnoissa

Metsätammen äkämäpistiäislajit kartoitettiin Suomessa harrastajabiologeja apuna käyttäen (Hardwick 2009). Lajien joukossa oli useita hedekukinnoissa äkämiä aiheuttavia kätköpistiäisiä: *Andricus*, *Cynips* ja *Neuroterus* -suvuista (esimerkiksi Redfern 2011, Coulianos ja Holmåsén 1991). Tuloksista havaittiin, että monet äkämäpistiäislajit esiintyvät isäntälajin luontaisen levinneisyysalueen ulkopuolella (Hardwick 2009). Viimeisten vuosikymmenien aikana ja hyönteiset ovat siis löytäneet myös moniin yksittäisiin, kaukaisiin, istutettuihin tammipuihin ja -ryhmiin.

Kukintoihin erikoistuneiden äkämäpistiäislajien yhteiselämä tammen kanssa vaatii tarkkaa fenologista synkronointia, sillä kevääntulo vaihtelee vuosien välillä viikkoja, jopa lähes kuukauden. Tammelle äkämiä voi syntyä usein hieman eriaikaisesti sekä kätköpistiäisen seksuaalisesti lisääntyvän, että partenogeneettisen muodon aiheuttamina. Lisän fenologian monimuotoisuuteen tuo, että äkämässä loisii myös muita hyönteislajeja (Redfern 2011).

Britanniassa vieraslajiksi luokiteltu äkämäpistiäinen *A. quercuscalicis* voi olla yhdessä siellä luontaisen kärsäkäs-lajin *Curculio (Balaninus Marsh.) glandium* kanssa syynä merkittäviin, 30-90 %:n terhohävikkeihin (Crawley ja Long 1995). Meillä ei tiettävästi vielä ole tunnistettu näin ankaria tammen kukintojen ja terhosatojen menetyksiä.

### 6.33 Tammenhärmä

Sienitaudit, kuten tammenhärmä, voivat vähentää lehvästön yhteyttämispinta-alaa ja samalla epäsuorasti hävittää kukintoja ja siemeniä. Lehvästötauti voi alentaa jo valmiiksi huonokuntoisten puiden elinvoimaa edelleen. Härmä voi joinakin kuivina vuosina hävittää keskikesän kasvupyrähdyksessä ('second flash') syntyneiden uusien kesäversojen lehdet kokonaan jo syyskesällä tai seuraavana talvena (esim. Jones 1959).

## 7 KUKINTAENNUSTEET JA KUKINNAN MALLINTAMINEN

Kukintafenologia tarkoittaa seuraavassa emi- ja hedekukintojen ilmenemisen ja niiden kehityksen ajoittumista. Kukinnan alku vaihtelee kasvukauden lämpösomman kertymisen myötä, mutta ei usein suoraviivaisesti. Taustalla voi vaikuttaa vielä edellisesän lämpösomma ja sademäärä. Hedekukinnan alku ajoittuu tammien lehteen tuloon. Allergiaseurannan siitepölykertymätietojen avulla hedekukinnan ajoittumista voidaan tutkia jälkikäteen muutaman vuoden taakse (esim. Bondestam 1997). Hedekukinnan fenologiaa voi käytännössä seurata emikukintaa helpommin (taulukko 7).

**Taulukko 7.** Tammen hede- ja emikukinnan vertailu fenologian näkökulmasta:

1. tammet ovat yleensä aikaisheteisiä
2. hedekukinnan kehitys on suunnilleen meioosivaiheen alussa silmujen raottuessa
3. hedekukintaa edeltää ehkä noin viikolla suurten putkilosolujen kasvun alku nilassa
4. hedekukinta seuraa tiiviisti tammien lehteen tuloa
5. hedekukinta on emikukintaa lyhytkestoisempi
6. hedekukinnan alku ja loppu on emikukintaa selkeämpi ja siten helpommin seurattavissa
7. emikukinta jää helposti piiloon lehtien peittoon, siksi sen seuranta hedekukintaa työläämpää
8. hedekukinnasta koituu allergiahaitta, sitä seurataan myös siitepölyseurannassa

### 7.1 Allergiat ja hedekukinnan ajankohta

Hedekukinnan alkamista seurataan erityisesti Keski-Euroopassa, missä tammi on yksi pahimpia allergian aiheuttajia. Tutkimusta tehdään myös hedekukinnan ajankohtaa ja runsautta koskevan pätevän ennustemallin kehittämiseksi (taulukko 8) (esim. Corden ja Millington 1999, Garcia-Mozo ym. 2000, Kasprzyk 2009, Norris-Hill 1998). Kukinnan ajankohdan määrittelyssä käytetään joskus kynnyisarvoja, jotka perustuvat jonkin haittakynnyksen ylittämiseen. Kukinta on allergiamielessä alkanut, kun oireita väestössä ilmenee. Seurannassa tulisi huomioida suoraan myös allergeenit, jotka ovat oireiden perimmäinen syy (Rantio-Lehtimäki ym. 1994, Holmqvist ym. 2005).

**Taulukko 8.** Hedekukinnan ennustaminen voi perustua:

- a) lämpötilasomman kehitykseen
- b) kukinnan kehitykseen maantieteellisesti hieman etelämpänä
- c) aiemmin kukkivan ennustelajin (esim. *Corylus*, *Betula*, *Acer*, *Prunus*) hyödyntämiseen
- d) %-malliin (esim. 5, 10, 15 % siitepölymääriin...) kukinnan alkamisesta

Biologisesti kukinta käynnistyy, kun seurannassa havaitaan siitepölyä. Ennustaminen voi perustua aiemmin kukkivan indikaattorilajin hyväksikäyttöön. Esimerkiksi päh-

kinäpensaahan tai koivun (*Betula* spp.) avulla voidaan ennakoida tammen kukintaa. Edeltävän kasvukauden, siis kukinnan initiaatiovuoden, lämpötilasumma voi vaikuttaa kukinnan alkamiseen. Ennen esimerkkilajin kukintaa kerääntynyt tehoisa lämpötilasumma indikoi ehkä kuitenkin selvimmin myös ennustettavan lajin kukinnan alkua (taulukko 8).

## 7.2 Puiden kukinnan ja terhotuoton mallintaminen

Mallintamisen avulla voidaan vielä yksityiskohtaisemmin seurata ja arvioida kukinnan kehitystä. Tietoa tarvitaan puiden kukintabiologian ymmärtämiseksi, lisäysmateriaalin tuotannon kehittämisessä siemenviljelyksillä ja aerobiologisesti haitallisen siitepölyn leviämisen selvittelyssä, esimerkiksi kaupunkimetsien reunoilla tai puistoissa. Kukinnan hallitseminen mallintamalla edellyttää vuosien ennakkoseurantaa ja kukintatiedon keruuta. Puiden kasvua on mallinnettu sovellusohjelmien, kuten LIGNUMin avulla (esim. Perttunen ym. 1998, Nikinmaa ym. 2003). Mutta puiden kukintaan malleja ei ole vielä juurikaan sovellettu.

Puuston kartoituksiin, kasvun mittauksiin ja latvusten luokitteluun käytetään myös laserkeilausdataa. Helposti saavutettavat rungon läpimitta ja pituus kuvastavat tammen ikää ja osallistumista lisääntymiseen ainakin tyydyttävästi. Liittämällä mukaan säteilydata, latvuksien koon, sijainnin ja korkeusaseman ohella, voidaan merkittävästi lisätä tietämystä puiden kukinnasta. Helsingin katupuut kartoitettiin lentolaserkeilausdatan avulla ja niille luotiin alustava latvusmalli (Tanhuanpää ym. 2014). Ajoneuvoista tehtävä tiheäpulssinen keilaus soveltuu paremmin latvuksien mallintamiseen, tulevaisuudessa ehkä kukkivien versojen tarkkuudella, jolloin ne olisi mahdollista laskea. Latvuksia muovaavat versokoi- ja härmätuhot tai lyhytversojen variseminen (cladoptosis) voitaisiin ehkä nekin todentaa laserkeilaukseen avulla.

## KUKINTAHAVAINNOT 1999-2006 FRAMNÄS JA LENHOLM

### 8 TUTKIMUKSEN TAVOITTEET

Tutkimuksen tavoitteena oli havainnoida ja kerätä fenologista perustietoa luontaisten metsätammien kukinnan ja lisääntymiskierron kulusta. Tammen kukintabiologian selvittäminen voi osaltaan lisätä ilmastonmuutokseen liittyvää ymmärrystä. Kiinnostuksen kohteena oli erityisesti kasvukausien lämpösummien vaihtelun vaikutus hede- ja emikukinnan kehitykseen ja kukintojen ajoittumiseen.

Lisätavoitteena oli metsätammelle sovelletun kukintamallin toimivuuden testaaminen fenologian seurannassa. Mallin avulla arvioitiin seurannan tarkkuutta ja tehokkuutta voitavan parantaa sekä kukintatiedon hallintaa selkiyttää ja yksinkertaistaa. Tulosten yleistettävyyttä huomioitiin tutkimustavoitteissa; se edellytti seurannalta riittävää laajuutta ja tilastollista edustavuutta.

Seuranta keskitettiin kahteen olosuhteiltaan samankaltaiseen metsänreunaan, joissa kukinnan todennäköisyys oli suurin. Kukinnan vaiheet, joita pyrittiin erityisesti seuraamaan:

1. hedekukinnan ajoittuminen ja sen vuosittainen vaihtelu
2. emikukinnan kulku sen huipusta pölytyksen kautta hedelmöitykseen
3. yksittäisten puiden osuus eri kukintavaiheissa
4. terhojen kehityksen vuosittainen vaihtelu

#### 8.1 Tutkimushypoteesi

Havaintoaineiston sisäistä vaihtelua testattiin tutkimushypoteesin avulla mahdollisten virhelähteiden löytämiseksi. Esimerkiksi, että ylimääräistä vaihtelua ei syntynyt havaintokoetta perustettaessa seurantaoksien valintajärjestyksen vuoksi.

Tutkimushypoteesi  $H_0$ : merkitseviä eroja ei ole ilmennyt valintajärjestyksen vuoksi oksaryhmien 1,2,3 välillä hedekukinnan suhteellisessa aikaisuudessa.

Vaihtoehdohypoteesi  $H_1$ : havaitaan merkitseviä eroja oksaryhmien 1,2,3 välillä hedekukinnan suhteellisessa aikaisuudessa.

## 9 AINEISTO JA MENETELMÄT

Tammen pitkät roikkuvat hedenorkot ja vaatimattomat, vailla kehälehtiä olevat emikukat ovat pystyissä kukinnoissa samoissa havainto-oksissa. Hedekukinnot ilmaantuvat pääosin edellisen vuoden versojen kärkien sivusilmuista ja saman puun emikukinnot ilmestyvät yleensä hedekukintoihin nähden pienellä viiveellä (protandry) vasta kukintakeväänä kasvavan uuden verson lehtihankoihin. (Hämet-Ahti ym. 1992, Skult 1965).

Tammen kukintaa seurattiin luontaisissa tammiesiintymissä Bromarvin Framnäsissa ( $x=3285000$   $y=666500$ ) ja Paraisten Lenholmissa ( $x=3245000$   $y=6685000$ ) vuosina 1999-2006. Kohteiden välinen etäisyys on noin 60 km. Esiintymät ovat n. 15-20 ha tammisekametsiä, joita on laidunnettu pitkään, ehkä jopa 150 vuotta (esim. Reuter 1913, Donner 1925). Viime vuosikymmeninä hakkuita on tehty tammien hyväksi. Metsiköiden reunat olivat sopivasti saman oloiset ja riittävän yhtenäiset. Havainnot tehtiin molemmissa saman päivän aikana ja seuranta jatkettiin 8 kasvukauden ajan.

Kaksikymmentä kukkivaa, suoraan maasta tai tikkaiden avulla helposti yllettävää tammea valittiin molempien metsiköiden aurinkoisilta reunoilta (Liite 1). Nämä 20+20 puuta olivat otoskehikko, joista valittiin kolme seurantaoksa /puu, yhteensä 60+60 oksaa. Ne merkittiin aina keväisin ennen kasvun alkamista: päätesilmusta alkaen mitaten 3 x 50 cm pituista oksan kärkeä lyhythaaroinen, suunnilleen 2,5-4 m korkeudelta. Valitut oksat olivat keskenään samankaltaisia, päähaaran ohella niissä oli 1-3 sivuoksa ja näistä edelleen sivuversoja. Pääosin seurantaoksat olivat samoja edellisten kesien päähaaroja, jotka kasvoivat lisää pituutta noin 10-25 cm vuodessa. Valintaa täydennettiin joka vuosi oksien kasvun ja luontaisen hävikin vuoksi. Havaintojen teossa käytettiin apuna kannettavia niveltikkaita ja kameran monopodiin kytkettyä koukkuja, jolla oksat saatiin tarvittaessa taivutettua tarkkailuetäisyydelle.

Tammen kukintaan sovellettiin korkkitammen hede- ja emikukinnan mallia (Varela ym. 1996), joka on alun perin tehty viljellyn kastanjan kukinnan seurantaan. Siinä hede- ja emikukinnan kulku kuvaillaan täsmällisesti määriteltyinä, peräkkäisinä, erillisinä vaiheina. Hedekukinnan mallia muokattiin metsätammelle sopivaksi ja kukinnan biologisen luonteen, jatkuvana etenevän portaattoman prosessin, mukaiseksi. Kukinnan kehi-

tysasteiden tunnuksina käytettiin kirjainten asemesta numeroita (0-7) alkaen silmujen lepotilasta ja päättyen lakastuneiden hedekukkien varisemiseen. Numeroiden käyttö mahdollisti joustavan tilastollisen käsittelyn ja desimaalien (0, 0.25, 0.5, 0.75) avulla havaintoja voitiin edelleen tarkentaa (taulukko 9).

**Taulukko 9.** Hedekukinnan vaiheet. Kukinnan morfologinen kehitys jaetaan toiminnallisesti toisiaan seuraaviksi fenologiseksi kehitystasiksi 0-7 silmuvaiheesta ponsien tyhjenemiseen (Varela ym. 1996 soveltaen). Siitepölyn variseminen tapahtuu pääosin asteikon kehitystasien 5-5.5 välillä Joskus poikkeuksellisesti yksittäinen norkko voi olla useissa eri vaiheissa samanaikaisesti: esimerkiksi heteiden varistessa jo norkon kiertyessä vasta auki. Näin saattoi tapahtua viimeisten hedekukintojen ja nuorten puiden kohdalla tai kukinnan alkamisen viipyyssä huonojen sääolosuhteiden vuoksi.

0	→ ruskehtavat, kekomaiset silmut lepotilassa, silmusuomujen peittämät
1	→ silmut turpoavat ja pitenevät, suomupeitteen samalla raottuessa
2	→ kasvavat hedenorkot työntyvät silmusuomujen raosta kukkien ryhmittäessä
3	→ norkot pidentyvät tyveltä niiden työntyessä vielä käyristyneenä silmusta
4	→ puolet hedekukista jo erillisiä ja norkot roikkuvat lähes pystysuoraan
4.5	→ täyspitkät norkot vihreänkellertäviä, heteiden ponsien kasvaessa
5	→ kypsät norkot aivan kellertäviä, siitepöly varisee ensimmäisistä heteistä
5.25	→ siitepölyä varisee alle puolesta yksittäisten norkkojen hedekukista
5.5	→täysi hedekukinta: siitepölyä n. 50 %:sta kukkia. Osa ponsista aivan tyhjiä ja ruskeita
5.75	→ yksittäisten norkkojen joistakin heteistä varisee vielä siitepölyä
6	→ siitepöly varissut, hedekukinnot kuivahtaneita ja ruskehtavia
6-7	→ kaikki heteet ruskehtavia ja kuihtuneet norkkoperät alkavat varista

Seurantaoksen hedekukinta alkaa ja ensimmäiset siitepölyhiukkaset alkavat varista, kun kehitystase oli 5. Koko havaintometsikön kukinta määriteltiin alkaneeksi, kun kolmen eri puun oksaa saavutti kehitystaseen 5. Joinakin vuosina hedekukinnan alkaminen määriteltiin interpoloimalla kahden havaintopäivän välillä.

Emikukintaa seurattiin vastaavasti seurantaoksien päätesilmujen lepotilasta (0) niiden turpoamiseen ja uusien yksittäisten emikukkien kehittymiseen uusien lehtien hanka-silmuihin (taulukko 10). Edelleen seuraavien emikukkien ilmestymiseen kasvavaan kukintoperään (4), ensimmäisten emikukkien vastaanottavuuden alkamiseen (5) ja lopulta luottien ruskettumiseen (6) ja kuihtumiseen (7) asti (taulukko 10).



**Taulukko 10.** Emikukinnan seurannan malli (Varela ym. 1996 soveltaen). Pölytyksen aikainen emikukinnan näkyvä morfologinen kehitys jaetaan toisiaan seuraaviin päävaiheisiin: 0-7. Lepotilaisista silmuista (0) luottien reseptiivisyyden loppumiseen (6) ja niiden varisemiseen (7). Kehitysasteet 4 ja 5 jaettiin edelleen desimaaleilla tarkempiin vaiheisiin.

0	→ ruskehtava, lepotilainen päätesilmu kokonaan suomujen peittämä.
1	→ päätesilmu turpoaa ja pitenee suomujen auetessa
2	→ uusi kesäverso alkaa kasvaa
3	→ pienet lehden alut muodostuvat verson varteen
4	→ vihreäsuomuiset kukintosilmut uuden verson lehtihankoihin
4.25	→ kukintoperä ja emikukinnot näkyvät aluksi punaisina ja pistemäisinä.
4.5	→ kukintoperien kasvaessa ensimmäiset emikukat avautuvat 1-3 cm varteen.
4.75	→ luotit alkavat näkyä emeistä ja samalla niiden vartalo pitenee.
5	→ reseptiivisissä emikukissa kolmiliuskaiset, kärjistä punakiiltävät luotit
5.25	→ reseptiivisyys kasvaa, uusien emikukkien ilmestyessä kukintoperiin
5.5	→ noin puolet emikukista on vastaanottavia
5.75	→ osa luoteista nahistuu jo kellertävän ruskeiksi
6	→ kaikki luotit ovat menettäneet reseptiivisyyden ja ruskettuneet
6.5	→ kukintoperät saavuttavat täyden mittansa
7	→ pölyttämättä jääneet, kuihtuneet emikukinnot ja kukat lapakoiden kärjissä alkavat varista

Emikukintaa seurattiin seurantaoksilta kukintoperien ja yksittäisten kukkien lukumäärinä. Vastaavasti myöhemmin kasvukaudella laskettiin hedelmäperien ja kehittyvien terhojen määrä /oksa. Terhosato arvioitiin syyskuun puolenvälin ja lokakuun alkupuolen havaintojen keskiarvona. Jokainen yksittäisen oksan kukintojen seurantakerta oli yksi havainto.

Seurantaoksien kärki- ja sivuversot inventoitiin vuonna 2005. Myös tuhot kirjattiin havaintolomakkeille, jos ne voitiin yksilöidä, laskea lukumäärät ja tunnistaa aiheuttajat. Tammenversojäytjäkoin ruskettamat kärki- ja sivuversot inventoitiin 2005-2006. Oksissa näkyneet äkämät merkittiin muistiin 2004-2006 ja tunnistettiin ulkomuodon perusteella. Niitä aiheuttaneita äkämäpistiäisiä ei erikseen havainnoitu eikä kirjattu.

Lämpötila-aineisto perustui Ilmatieteen laitoksen Lohjan Porlan ja Piikkiön Tuorlan sääasemien havaintosarjoihin. Asemat ovat etäällä Framnäsistä ja Lenholmilta, mutta hilamallin avulla sääaineistoja modifioitiin niiden olosuhteita vastaaviksi (Hanna Mäke-

lä, Ilmatieteen laitos, spatiaalinen hila-malli). Sääaineistosta määritettiin kasvukausien 1999-2006 alku ja loppu sekä havaintopäivien tehoisa lämpötilasumma, jatkossa lyhyesti lämpösomma. Lämpösommat, alku- ja loppupäivämäärät ovat taulukossa 11.

**Taulukko 11.** Framnäsän ja Lenholmin kasvukausien 1998-2007 alkamis- ja loppumispäivät, lämpösommat, sekä edellisen talven kylmin havainto ja pvm. Säähila-mallin 10 × 10 km ruudut, Ilmatieteenlaitos.

## FRAMNÄS

## LENHOLM

vuosi alku loppu lämpösomma talven kylmin pvm alku loppu lämpösomma talven kylmin pvm.

vuosi	alku	loppu	lämpösomma	talven kylmin pvm	alku	loppu	lämpösomma	talven kylmin pvm
1998	19.4.	29.9.	1279,2		19.4.	28.9.	1208,6	
1999	18.5.	16.10.	1533,1	-26,3°C 29.1.1999	13.5.	16.10.	1482,3	-25,9°C 29.1.1999
2000	19.4.	26.10.	1427,6	-18,5°C 23.1.2000	16.4.	25.10.	1405,7	-16,3°C 25.1.2000
2001	22.4.	19.10.	1575,1	-25,9°C 5.2.2001	22.4.	19.10.	1545,2	-25,1°C 5.2.2001
2002	21.4.	3.10.	1607,8	-24,1°C 3.1.2002	21.4.	3.10.	1623	-21,9°C 3.1.2002
2003	5.5.	13.10.	1437,3	-27,9°C 7.1.2003	6.5.	14.10.	1470	-27,6°C 11.1.2003
2004	24.4.	8.10.	1367,9	-19,1°C 12.2.2004	17.4.	9.10.	1415,9	-18,9°C 12.2.2004
2005	25.4.	22.10.	1506,6	-19,4°C 14.3.2005	27.4.	16.10.	1504,8	-19,3°C 14.3.2005
2006	24.4.	27.10.	1702,2	-22,6°C 6.2.2006	24.4.	10.10.	1737,7	-21,9°C 11.3.2006
2007	6.5.	10.10.	1446,4	-21,5°C 21.2.2007	4.5.	27.10.	1492,9	-22,7°C 23.2.2007

Havainnot siirrettiin seurantalomakkeilta Microsoft Excel 2013-ohjelman taulukoille, joilla ne ja kasvukausien lämpösommat muokattiin laskentaa varten. Tulosten tilastollinen ja graafinen käsittely tehtiin IBM SPSS Statistics, Version 21 –ohjelman avulla. Regressiosuorien empiiriseen permutaatiotestaukseen perustuvat p-arvot laskettiin jälkikäteen erikseen käyttämällä R-ohjelmaa (versio 3.2.3.). Aineiston valinta ei lähtökohdiltaan perustunut satunnaistamiseen ja oli luonteeltaan pikemminkin populaati-onäyte kuin otos. Satunnaisuuden piirre liittyi selkeämmin seurantaoksien valintaan ja tehtyihin havaintoihin, jotka perustuivat kasvukausien lämpösommien ja muiden säätekijöiden vuotuisen vaihteluun. Analyysjä varten puut numeroitiin uudelleen jatkuvaksi sarjaksi 1-20 (Framnäs), 21-40 (Lenholm).

Tutkimushypoteesin avulla mahdollisista virhelähteistä testattiin valintajärjestyksen aiheuttamaa systemaattista vaihtelua: oliko havaintopuiden oksaryhmien 1, 2, 3 hedekukinnan aikaisuudessa ryhmittäisiä eroja? Hypoteesin mukaisesti niiden hedekukinnan aikaisuuden keskiarvot oletettiin yhtä suuriksi ja että merkitseviä eroja ei havaitaisi syntyneen käytetyn valintajärjestyksen vuoksi. Erot testattiin t-testillä parittaisina vertailuina.

Kukinnan aikaisuus-myöhäisyys tarkoittaa tässä hedekukinnan kehitysasteiden mukaisista luokittelua. Havaintotammien kukinnan ajoittuminen on kytköksissä niiden kokoon, tilaan, suuntaan ja valoon, lämpösummaan, säiden ja suurilmaston vaihteluun sekä vaihtelevasti perimään. Kukinnan ajoittuminen määritellään tässä siten laiveammin kuin pelkästään perimästä johtuvaksi.

Tarkastellut havaintopaikkojen vuosittaiset hedekukinnan aikaisuuserot perustuvat kaikkien 20 seurantapuun kehitysasteiden keskiarvoon kukinnan alkua lähinnä olevalta havaintokerralta ja tulos kuvastaa kukinnan alkamisen määrittelyssä käytettyä kolmea kaikkien aikaisinta puuta kattavammin havaintopaikkojen välisiä eroja.

Hedekukinnan aikaisuuden-myöhäisyyden riippuvuutta havaintotammien läpimitasta, joka kuvastaa niiden ikää ja lisääntymiskykyä, analysoitiin logaritmisien regression avulla. Graafisesti tarkasteltiin kaikkien seurantapuiden ja molempien havaintopaikkojen hedekukinnan suhteellisen aikaisuuden eroja havaintovuosina.

Emikukista kehittyvien terhojen lukumäärän yhteyttä kasvukauden etenemiseen ja lämpösumman kertymiseen tarkasteltiin graafisten kuvaajien avulla. Aineistona olivat kaikkien havaintovuosien 1999-2006 ja havaintopuiden kolmen seurantaoksen emikukkien ja terhojen summat. Lenholmin huippuvuoden 2004 osalta selvitettiin yksityiskohtaisemmin emikukkien ja emikukintojen / terhojen ja terhoperien sekä niiden keskinäisten lukumääräsuhteiden kehitystä suhteessa lämpösummaan ja kasvukauden etenemiseen päivinä (kuvat 6, 7, 8).

Havaittu terhosato tarkoittaa seuraavassa kaikkien havaintopuiden kolmen seurantaoksen yhteenlaskettua tulosta. Sen avulla voidaan vertailla vuosien ja paikkojen satovaihtelua. Terhotuotto viittaa tässä yksittäisten havaintopuiden vastaaviin kolmen oksan terhosatoihin, joilla ei ole suoraa yhteyttä puiden absoluuttiseen siemensatoon.

Hedekukinnan ajoittumisen vaikutusta emikukinnan ja terhotuoton määriin analysoitiin lineaarisen regressioanalyysin avulla. Sitä varten laskettiin havaintovuosia ja -paikkoja kuvaavat suhteelliset vertailusuureet a) ”havaintovuosien emikukinta Framnäsin 2002 kukintamaksimista”, b) ”havaintovuosien terhosato Lenholmin 2004 maksimisadosta” ja c) ”havaintovuosien terhosato saman vuoden emikukintamaksimista” (taulukko 16).

SPSS- ohjelman todennäköisyysarvot (p.) regressiolaskelmissa korvattiin jälkikäteen erikseen R-ohjelmalla lasketuilla permutaatiotestin p-arvoilla. P-arvot saatiin, kun permutaatiota oli tehty 10000 (Isotalo 2016). Permutaatiossa käytettiin Freedman-Lane menetelmää (Freedman ja Lane 1983, Winkler ym. 2014). Havaintopaikkojen välisten kukinnan alkamisen ja lämpösummien vuosittaisten erojen testaamiseen käytettiin parittaista kahden otoksen t-testiä keskiarvoille.

## 10 TULOKSET

### 10.1 Tutkimushypoteesin testaaminen

Paired Samples Test

	t	df	p. (2-tailed)
Pair 1 oksa1 - oksa2	-,236	209	,814
Pair 2 oksa1 - oksa3	-,453	200	,651
Pair 3 oksa2 - oksa3	,218	204	,828

Seurantaoksien valintajärjestyksen ei havaittu aiheuttaneen oksaryhmien 1,2,3 hedekukinnan aikaisuuden keskiarvojen välille merkitseviä eroja. Tutkimushypoteesia ei hylätty ryhmien keskiarvojen parittaisissa vertailuissa ja se jäi voimaan.

### 10.2 Hedekukinta

Hedekukinta alkoi Framnäsissa lähes aina ennen Lenholmia (taulukko 12). Lämpösummissa ja hedekukinnan alkamispäivissä oli vuosien välillä vaihtelua.

**Taulukko 12.** Hedekukinnan alkaminen vuosina 1999-2006. Taulukossa on Framnäs ja Lenholmin kukinnan alkamispäivä, päiviä vuoden alusta, päiviä kasvukauden alusta ja siihen mennessä kertynyt lämpösumma. Hedekukinta määriteltiin alkaneeksi, kun kolmessa eri havaintotammessa yksi oksa saavutti vaiheen 5 tai enemmän, jolloin niistä varisi jo siitepölyä. Lämpösummat on määritetty Ilmatieteen laitoksen Lohja Porlan ja Piikkiön Tuorlan hilamallin avulla muokatusta havaintoaineistosta.

vuosi	FRAMNÄS				LENHOLM			
	hedekukinnan alku	päiviä vuoden alusta	kasvu-kauden alusta pv	lämpösumma	hedekukinnan alku	päiviä vuoden alusta	kasvu-kauden alusta pv	lämpösumma
1999	1.6.	152	44	126,4	1.6.	152	44	111,7
2000	18.5.	138	29	121,5	20.5.	140	34	130
2001	26.5.	146	34	147,2	31.5.	151	39	143
2002	17.5.	137	26	133,8	19.5.	139	28	132,1
2003	31.5.	151	27	108	6.6.	157	31	152,7
2004	17.5.	138	32	121	21.5.	142	34	142,5
2005	1.6.	152	37	149	2.6.	153	36	138,4
2006	26.5.	146	32	157,3	29.5.	149	34	171
keskim.		145	32,6	133		147,9	35	140,2

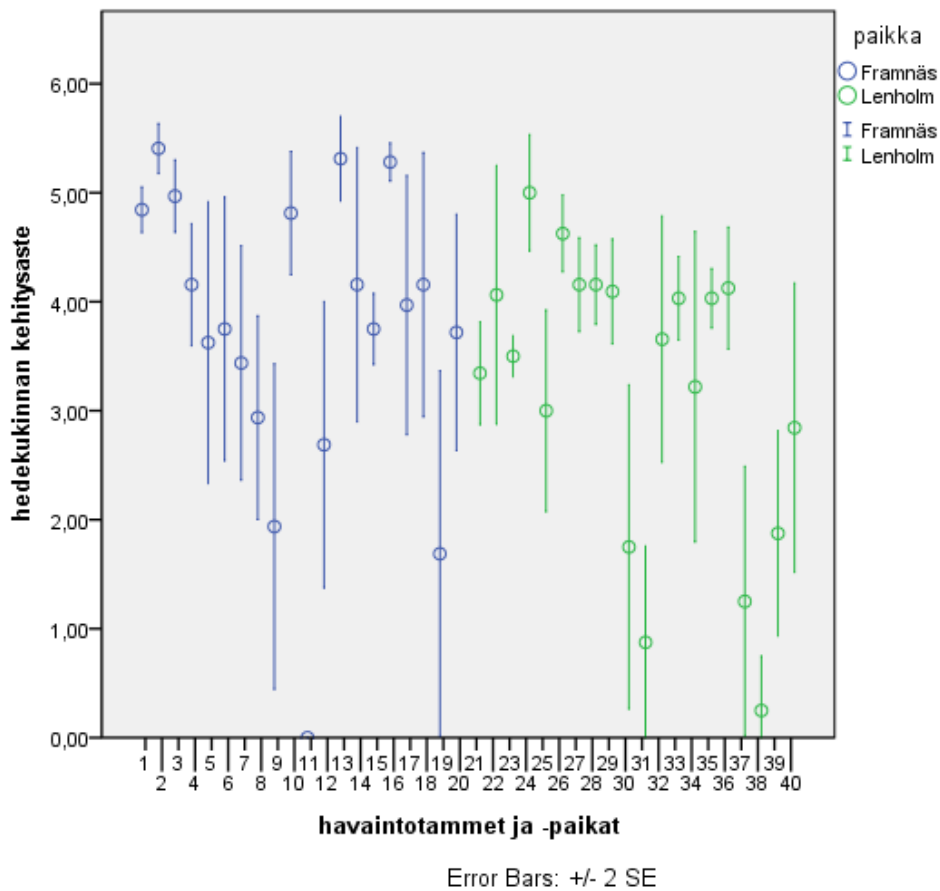
Framnäsin ja Lenholmin erot testattiin parittaisissa vertailuissa t-testillä. Hedekukinnan alkamispäivämäärään eli havaintopaikkojen ”päiviä vuoden alusta” keskiarvojen välillä havaittiin merkitsevä ero ( $p = 0.005$ ). Lenholmin seuranta-alueiden hedekukinnan alkamiseen kului keskimäärin 2,9 päivää pidempään kuin Framnäsin tammilla. Kukinta alkoi Framnäissä kaikkina kasvukausina joko samaan aikaan (1999) tai aiemmin kuin Lenholmissa.

Havaintopaikkojen välillä myös ”päiviä kasvukauden alusta” keskiarvojen ero oli merkitsevä ( $p = 0.018$ ), ja päivissä ero oli keskimäärin lähes samaa luokkaa kuin edellä eli 2,4 päivää. Yhtenä vuonna (2005) kasvukauden alusta kului Framnäissä enemmän päiviä ja vuonna 1999 yhtä paljon molemmissa. Kuutena vuonna kahdeksasta Lenholmissa tarvittiin enemmän päiviä.

Myöskään kasvukauden alusta kertyneiden ”lämpösummien” ero paikkojen välillä ei ollut merkitsevä ( $p = 0.33$ ). Vaikka lämpösummien perusteella sitä näyttäisi kerääntyneen keskimäärin selvästi enemmän Lenholmissa (keskimäärin  $+7,2^{\circ}\text{C}$ ), niin korkeammat /matalammat lämpösummat vuorottelivat lähes vuosittain ristiin paikkojen välillä.

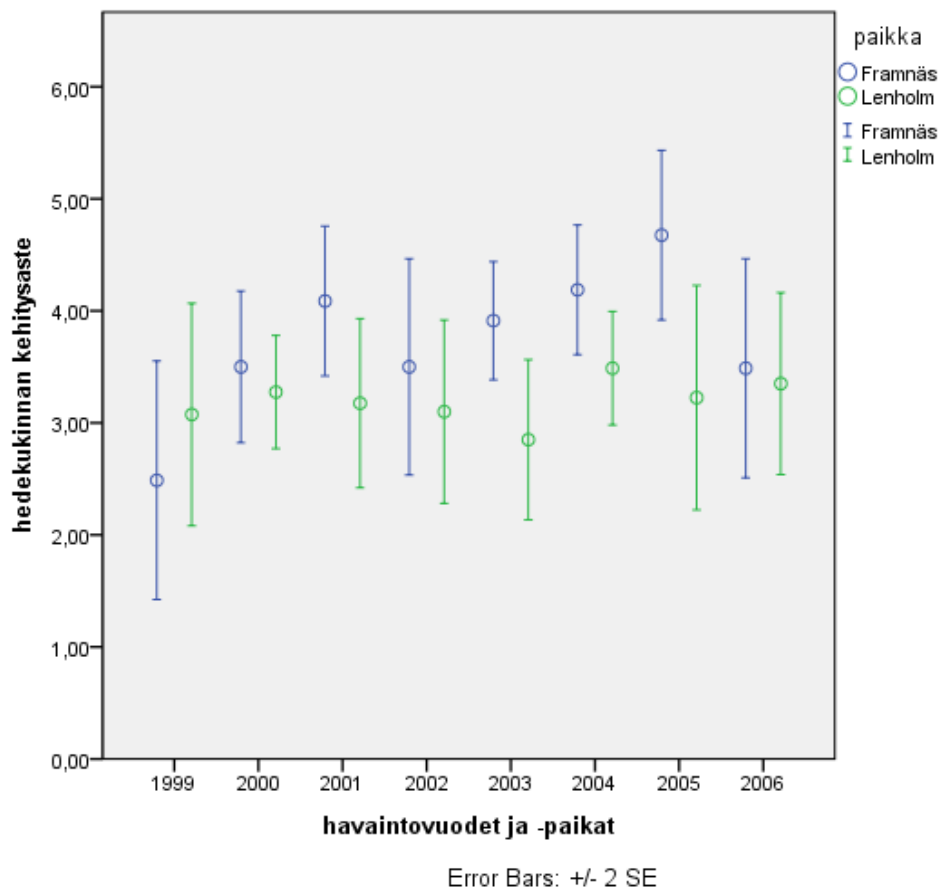
## 10.21 Hedekukinnan aikaisuuden vaihtelu

Havaintotammien hedekukinnan aikaisuuseroja vertailtiin kukinnan kehitysasteiden avulla (kuva 1). Ympyräpisteet kuvaavat seurantapuiden keskimääräistä ajoittumista toistensa suhteen havaintokaudella 1999-2006. Tarkastelu perustuu lähinnä kukinnan alkua olevien yksittäisten seurantakertojen havaintoihin. Tammen F11 hedekukinnoista ei ollut yhtään havaintoa, tammilla L38 vain yksi ja F19, L30 ja L31 kullakin yhteensä 4-5. Framnäsien puiden F2, F13 ja F16 hedekukinta oli vakainta ja aikaisinta. Niiden perusteella kukinnan voitiin useimpina vuosina päätellä alkaneen.



Kuva 1. Havaintotammien hedekukinnan aikaisuuserot Framnäsissa ja Lenholmissa vuosina 1999-2006.

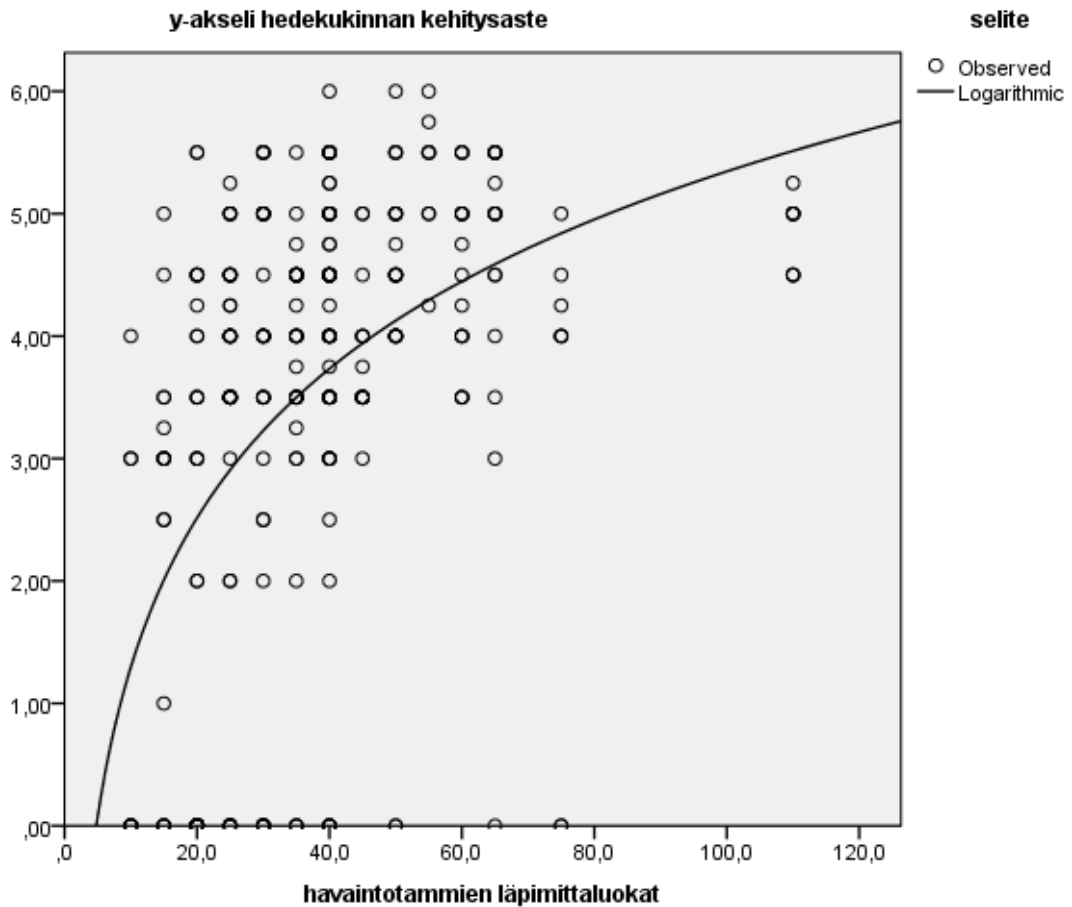
Tammiesiintymien kukinnan synkronialla on merkitystä niiden keskinäisen risteytyvyyden kannalta. Framnäsin seurantatammet olivat keskimäärin kaikkina vuosina Lenholmia aikaisempia, vuotta 1999 lukuunottamatta (kuva 2). Vuosina 2000 ja 2006 tammet kukkivat kummassakin havaintokohteessa lähes yhtä aikaisesti, kun taas vuosina 2003 ja 2005 hedekukinnan eriaikaisuus oli suurimmillaan. Framnäsisä kukinta oli keskimäärin jo hyvin pitkällä, kun se Lenholmissa oli vasta alkamassa.



**Kuva 2.** Havaintopaikkojen hedekukinnan keskimääräiset suhteelliset vuosittaiset aikaisuuserot vuosina 1999-2006.



Havaintotammien koon, joka kuvastaa myös niiden ikää, vaikutusta hedekukinnan ajoittumiseen testattiin regressioanalyysin avulla. Logaritmisin regressiomallin osoittama riippuvuus läpimittaluokkien ja hedekukinnan kehitysasteen välillä on hyvin merkitsevä ( $p=0.00$ ). Puiden koko vaikuttaa osaltaan kukinnan ajoittumiseen, mutta riippuvuus ei ole luonteeltaan suoraviivaista (kuva 3).

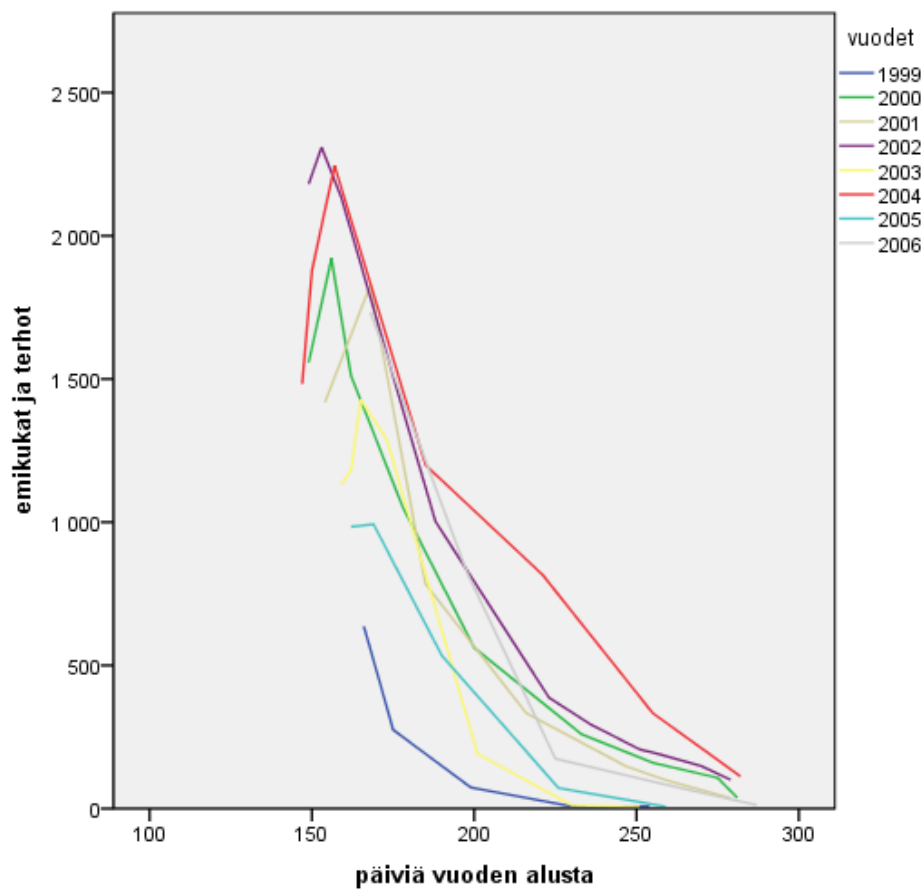


**Kuva 3.** Hedekukinnan aikaisuuden riippuvuutta havaintotammien rinnankorkeusläpimitasta testattiin logaritmisin regression avulla. Y-akseli: hedekukinnan kehitysaste asteikolla 0-6 ja x-akseli: havaintotammien rinnankorkeusläpimittaluokat: 5 cm välein. Hedekukinta alkaa asteikon arvolla 5. Regressiosuoran yhtälö on  $y=a*\ln(x)+b$  ja korjattu selitysaste  $230,013/1039,512= 0,219$ .  $F=90,357$   $p.=0.00$ . Framnäs, Lenholm, 1999-2006.

### 10.3 Emikukinta

#### 10.31 Kasvukausien ajoittumisen vaihtelu

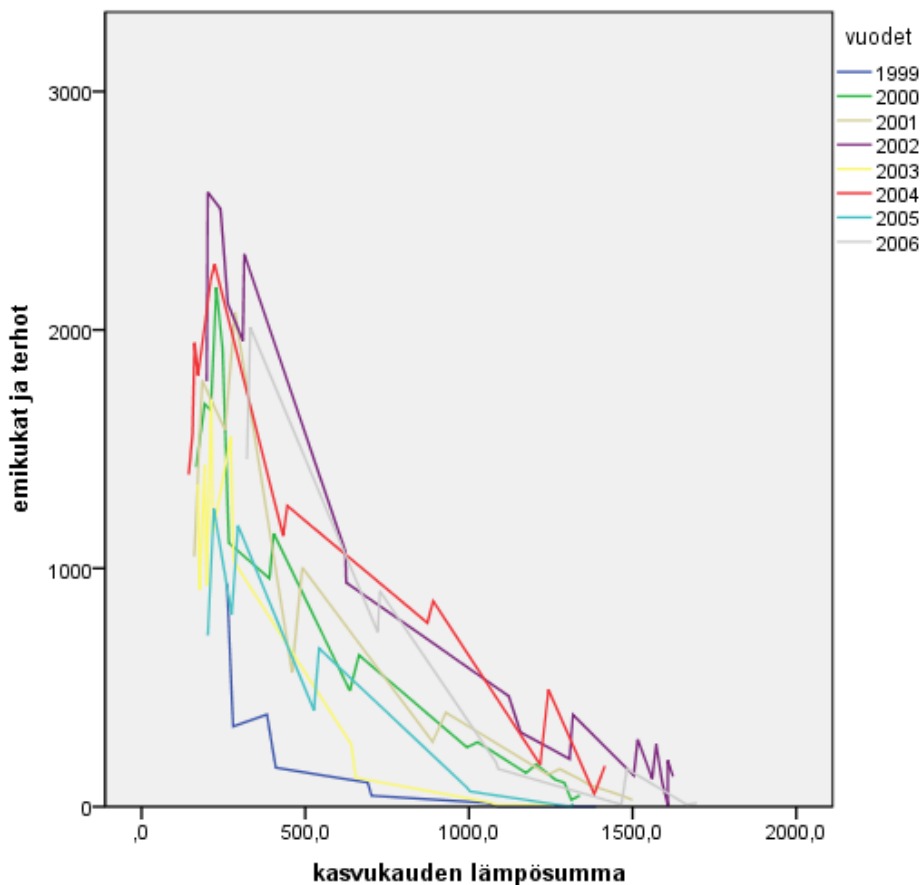
Emikukintahuipun ajoittumisen vaihtelu vaikuttaa kehittyvän terhosadon määrään (kuva 4). Myöhäinen kukinta 1999, 2003, ja 2005 ennakoi heikkoa siemensatoa, kun samalla myös emikukintahuippu jäi määrällisesti paljon vuosia 2002 ja 2004 alhaisemmaksi. Vain vuoden 1999 tulosten osalta emikukinnan huipun taitetta ei kuvaajissa tavoiteta, muina vuosina se ilmenee selkeästi.



**Kuva 4.** Emikukkien ja terhojen hävikki emikukinnan maksimista lokakuun alkuun kasvukausilla 1999-2006. Havaintopaikkojen: Framnäs ja Lenholm, kukintatulokset on laskettu yhteen. Y-akseli: emikukkien ja terhojen lukumäärä, joka on kaikkien havaintopuiden kolmen oksan yhteenlaskettu tulos/ seuranta-päivä, x-akseli: päiviä vuoden alusta. Päiviä vuoden alusta, pvm 150=29.5., 200=20.7., 250=7.9.

### 10.32 Kasvukausien lämpösummien vaikutus

Kasvukausien kuvaajissa on yhdistetty molempien havaintopaikkojen tulokset samoilta havaintopäiviltä, mutta lämpösummat poikkeavat hieman toisistaan, kuvaajien pykäläisyys johtuu tästä. Vuosina: 2002 ja 2004 havaintokertoja kertyi enemmän kuin 1999 ja 2006. Havaintovuosina 1999, 2003 ja 2005 n. 1000°C lämpösummassa seurantaoksisissa oli enää vain muutamia terhoja jäljellä (kuva 5).



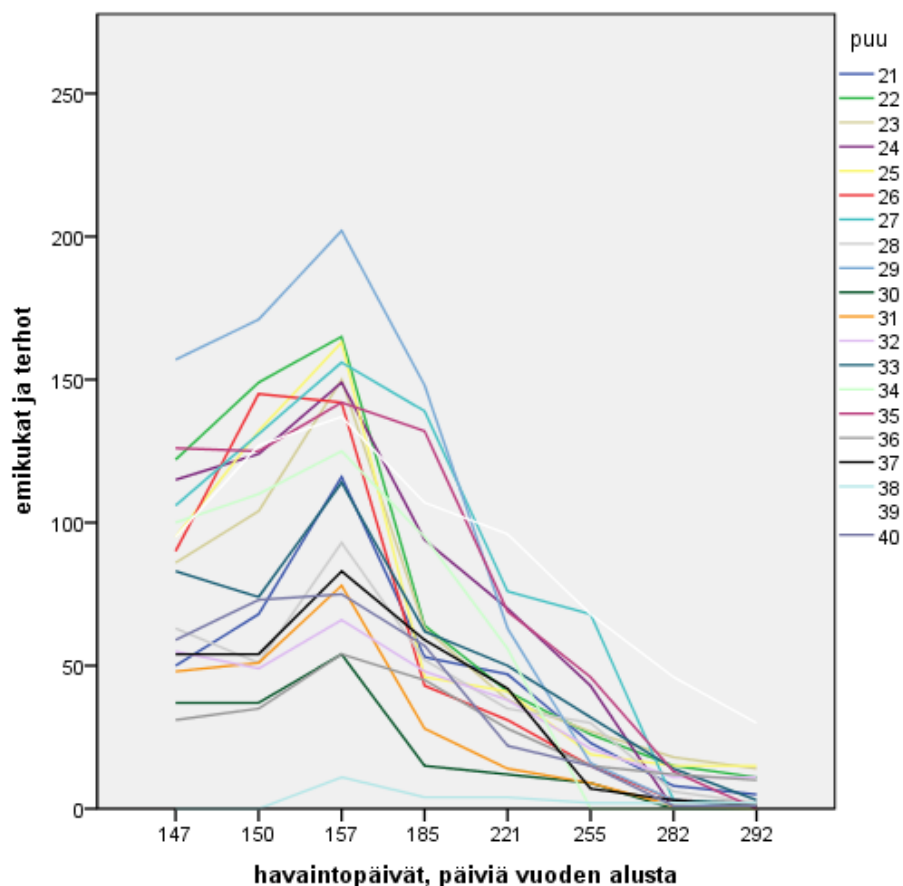
**Kuva 5.** Emikukkien ja terhojen määrän hävikki emikukinnan maksimista lokakuun alkuun mennessä suhteessa kasvukausien 1999-2006 lämpösummien kehitykseen Framnäsissa ja Lenholmissa. Kaikkien seurantauiden kukintatulokset on laskettu yhteen, havaintopaikkojen seuranta päivien lämpösummat poikkeavat hienoisesti toisistaan.

## 10.4 Kukinta ja terhotuotto, Lenholm 2004

Tammen terhosato oli runsain Lenholmissa 2004, joka oli havaintosarjan selkein mastvuosi. Lämpösumma jäi 2004 vuosien 1999-2006 alhaisimpiin, lähentyen aiemman normaalijakson keskiarvoa (taulukko 11). Yksittäisten tammien kukintaa ja terhotuottoa tarkasteltiin siksi yksityiskohtaisemmin juuri Lenholmissa 2004.

### 10.41 Emikukkien hävikki kasvukauden aikana

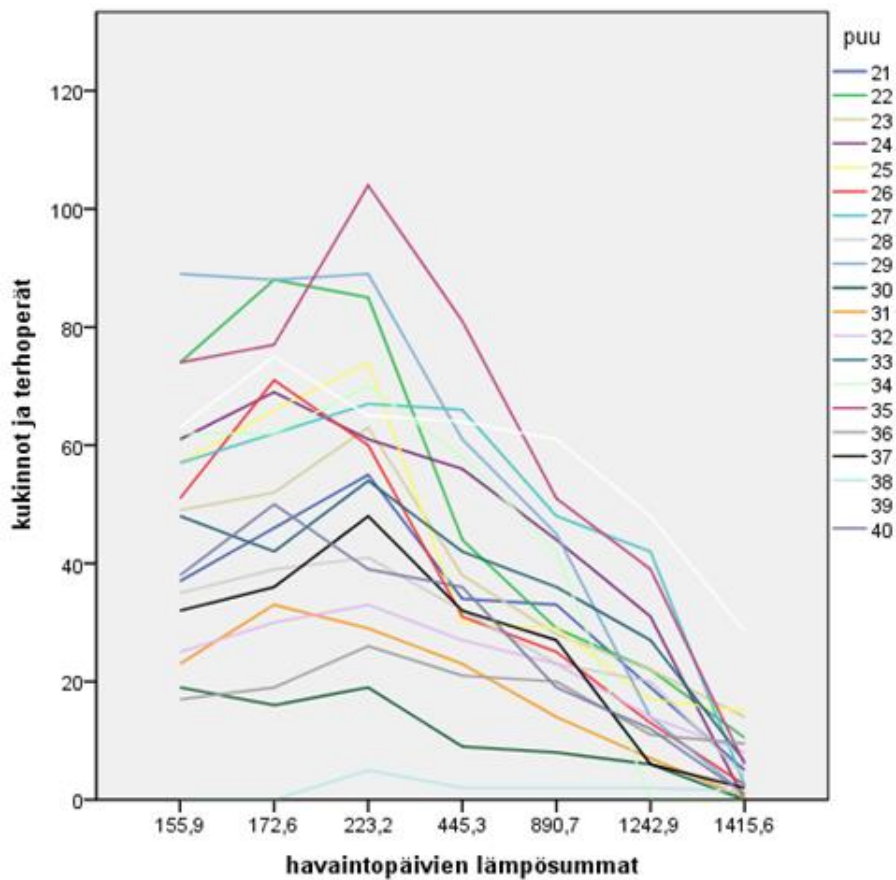
Seurantapuiden kukinnan runsaudessa ja huipun ajoittumisessa on runsaasti vaihtelua (kuva 6). Emikukinta on pääosin yksihiippuinen. L26 oli aikaisin, L27 runsain ja L38 vähäkkäisin. Monien tammien emikukkien ja kehityksensä alussa olevien terhojen lukumäärä laskee alle puoleen huipusta jo ennen heinäkuun puolta väliä.



**Kuva 6.** Emikukkien ja terhojen hävikki Lenholmissa vuonna 2004 ajan funktiona. Graafinen tarkastelu inventointitulosten mukaisesti, yksittäisten puiden eri havaintopäivien kolmen seurantaoksen yhteenlasketut havainnot.

## 10.42 Terhoperien lämpösummaan suhteutettu hävikki

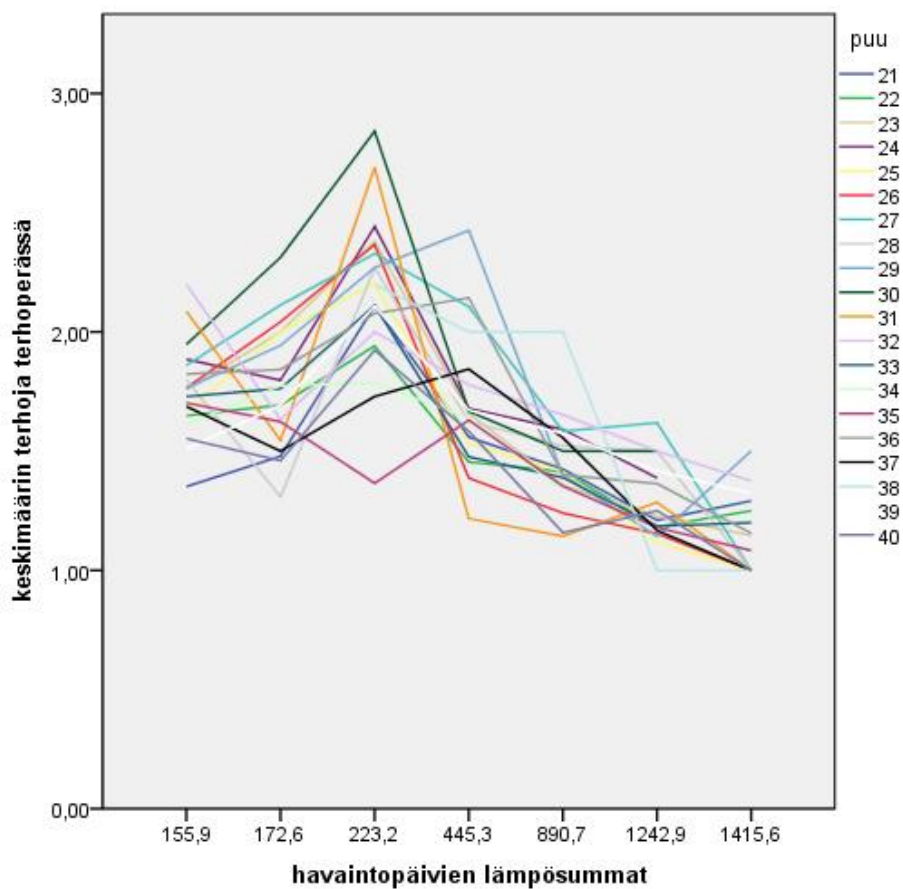
Emikukintojen kehitys on emikukkia selvemmin kaksihuippuinen ja huippu on jakaantunut kahdelle peräkkäiselle havaintokerralle. Uusiakin emikukintoja ilmestyi aivan myöhäisimpien tammien pölytyksen loppuvaiheisiin asti. Emikukinnoiltaan aikaisimpia tammia ovat mm. L22, L26, L31 ja myöhäisimpiä: L26, L37 (kuva 7).



**Kuva 7.** Seurantapuiden kukinto- ja terhoperien hävikki Lenholmissa 2004 lämpösummaan suhteutettuna. Graafinen tarkastelu, yksittäisten puiden kolmen seurantaoksen yhteenlaskettu kukinto- ja terhoperä havainnot tarkastelupäivien lämpösummien mukaisesti.

### 10.43 Terhoja keskimäärin terhoperissä kasvukaudella

Emikukista kehittyvien terhojen lukumäärän suhde yksittäistä kukinto- ja terhoperää kohti pienenee kukintahuipun aikaisesta keskimäärin n. kahdesta emikukista siementen kypsymisen aikaiseen runsaaseen yhteen terhoon, myös erot havaintotammien välillä tasaantuvat huomattavasti (kuva 8). Samalla myös kukinto- ja terhoperien kokonaisuus laskee murto-osaan (kuva 7).



**Kuva 8.** Emikukkien ja terhojen lukumäärä keskimäärin terhoperissä Lenholmissa 2004. Havaintopäivien lämpösummien mukainen graafinen tarkastelu.

Kukinnan kuvaajilta (4-8) arvioitiin keskeisimpien kehitystapahtumien ja niiden kuvaajien taitteisiin liittyvät lämpösummien ja ajankohtien vaihtelut (taulukko 13).

**Taulukko 13.** Kasvukauden lämpösumman kertymisen ja kukinnan yksityiskohtien ajankohtien vaihtelu, Framnäsissa ja Lenholmissa vuosina 1999-2006 määritettyinä graafisten kuvaajien (kuvat 4-8) perusteella. Kukinnan yhteys siementen kehityksen keskeisiin vaiheisiin ja kuvaajien taitekohtiin (1-6). Solukoiden sisällä tapahtuvan *hedelmöityksen* ajoittaminen perustuu kirjallisuustietoihin. (esim. Deng ym. 2008).

keskeinen kehitystapahtuma	taitteet	kasvukauden	päiviä vuoden	%emikukinnan
	vaiheet	lämpösumma	alusta	maksimista
hedekukinnan alku	0-1	110-170	135-155	
emikukinnan alku	1	130-140	140-155	0-1,3,5...%
pölytys	1-2	130-300	145-160	0-100%
emikukinnan huippu	2	220-300	150-160	100%
* <i>hedelmöitys</i> (arvioitu)	3	420-500	185-200	50%
terhojen koon kasvu	4	600-1350	200-270	
terhojen kypsyminen	5	1200-1350	250-290	0-30%
siemenkuoren väritys	5	1200-1350	250-290	
irtoamissolukon kehitys	5	1200-1350	250-290	
terhot kypsiä /varisevat	6	1250-1350	265-280	0-10%
tehoisa lämpötilasumma		1350(-1750)	280 >	

## 10.5 Tuholaiset

Havaintovuosina kohdistui versoihin, kukintaan ja siemensatoon vaihtelevia tuhoja. Ne olivat pääosin välillisiä, mutta niillä saattoi olla vaikutusta lopulliseen kukinta- ja terho- tulokseen. Tammenversojäytäjäkoin kuivattamat versonkärjet laskettiin 2005 ja 2006. Äkämiä heteissä oli lähes jokaisena vuonna, mutta vain 2004-2006 niistä tehtiin muis- tiinpanot. Eriasteisia hallamittarin toukkien syöntijälkiä oli lähes kaikkina vuosina, mut- ta niiden tarkka yksilöiminen ja seuranta osoittautui hankalaksi toteuttaa ja siksi hal- lamittarihavainnoja ei kirjattu yhtenäkkään vuonna kattavasti.

### 10.51 Tammenversojäytäjäkoi ja lyhytversot 2005-2006

Tämän koiperhoslajin toukkien aiheuttama versonkärkien ja lyhytversojen kuihtuminen inventoitiin molemmilla paikoilla tammissa kesällä 2005 ja 2006. Kesän 2005 erillisellä seurantakerralla määritettiin myös oksien päähaaroista lähtevien lyhytversojen luku- määrä. Kesällä 2006 tuhotarkastelu tehtiin kukintaseurannan yhteydessä, eikä ly- hytversojen laskentaa silloin toistettu (taulukko 14).

**Taulukko 14.** Tammenversojäytäjäkoin tuhojen inventointitulokset.

Kuivuneet ja ontoiksi koverretut sivu- ja kärkiversot seurantaoksissa 20.7.2005 ja 17.7.2006. Lyhytversot 20.7.2005 tehty laskenta. 2005-2006 Framnäs, Lenholm.

<b>Koin kovertamat versot, kpl</b>	Framnäs	Lenholm	yhteensä
2005 kuivuneet koiversot	249	10	259
2006 kuivuneet koiversot	122	24	146
kuivuneet yhteensä	371	34	405
<b>Lyhytversojen määrä, kpl</b>			
2005 havaintotammet	20	20	40
havainno-oksat	60	60	120
sivu- ja kärkiversot yhteensä	1500	1403	2903



## 10.52 Äkämät hedekukinnoissa 2004-2006

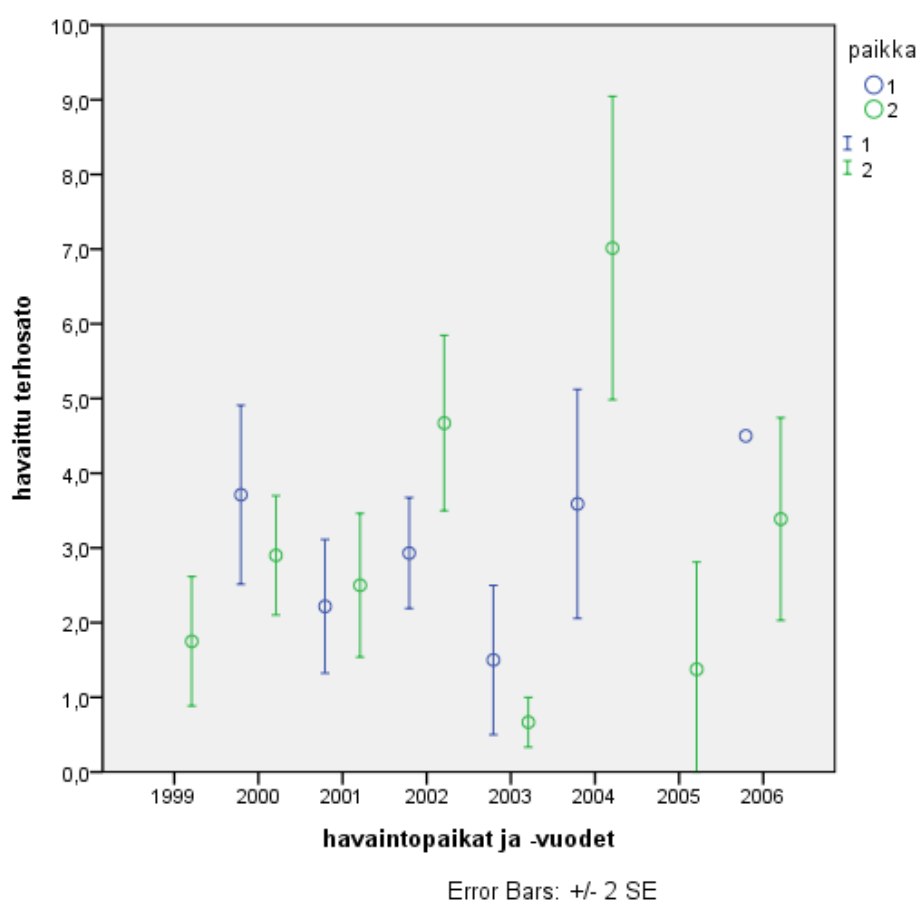
Seurantaoksien heteissä olleet äkämät kirjattiin havaintoina vuosina 2004-2006 (taulukko 15). Havainnot tehtiin tavanomaisten seurantojen yhteydessä. Oksissa ja heddenorkoissa tunnistettiin seuraavien pistiäislajien aiheuttamia äkämiä: *A. quadrilineatus* Hartig, *A. quercusramuli* L ja *Neuroterus quercusbaccarum* L. Äkämät aiheuttaneita kätköpistiäisiä ei kuitenkaan erikseen havainnoitu seurantaoksilta.

**Taulukko 15.** Äkämähavainnot seurantaoksilla. Framnäs ja Lenholm 2004-2006

vuosi	laji	pvm	<i>A. quadrilineatus</i>	<i>A. quercusramuli</i>	<i>N. quercusbaccarum</i>
			puunumerot		
<b>Framnäs</b>					
2006	27.5.	4.6.	10	2	
		18.6.	18	1, 2	
		28.5.	1, 2, 16, 20		
2005	4.6.	11.6.	1, 2, 4, 6, 10, 14, 16, 18, 20	1, 2,	8
		11.6.	1, 2, 3, 4, 6, 14, 16, 18, 20,	1, 2	
		20.5.	2, 3, 10, 12, 13, 14, 16, 18, 20	2,3, 16	
2004	22.5.	29.5.	3, 4, 6, 8, 10, 13, 14, 16, 17, 20	2, 3, 16	
		<b>Lenholm</b>			
		2006	27.5.	4.6.	28,29, 32, 40
18.6.	27, 28, 29			28, 32	
4.6.	22, 25, 26, 32				
2005	11.6.	11.6.	22, 23, 24, 26, 32, 35		
		2004	22.5.	26, 27, 28,29, 32, 33, 34	26
29.5.				28	

## 10.6 Terhosatojen vaihtelu ja vakaus

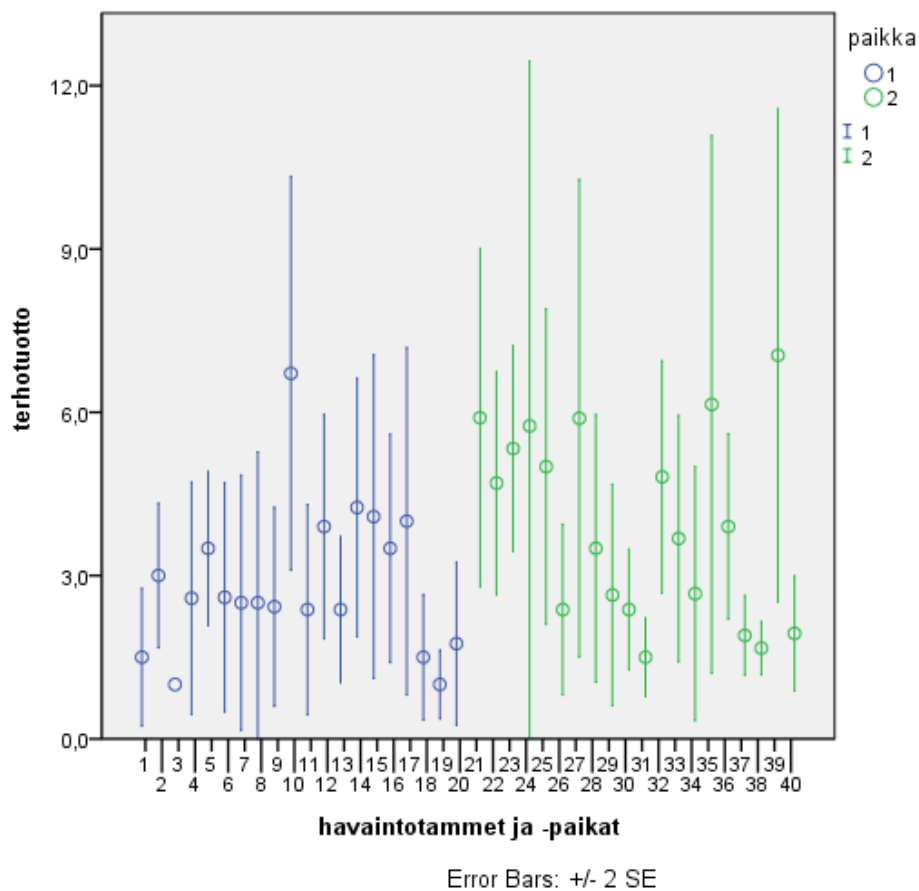
Havaintovuosien ja –paikkojen terhosatojen välistä vaihtelua tarkasteltiin syys- ja loka-kuun alun kaikkien puiden yhteenlaskettujen havaintojen keskiarvojen avulla (kuva 9). Havaittu terhosato oli Lenholmissa matalin vuonna 2003 ja runsain vuonna 2004. Viimemainittu oli havaintosarjan selkein esimerkki mast-sadosta. Framnäsissä siemenvuodet 1999, 2005 ja osin 2006 päättyivät katoon. Lenholmin havainnoissa liki systemaattisesti huonoa siemenvuotta seurasi hieman parempi ja jälleen hyvää heikompi.



**Kuva 9.** Havaintovuosien 1999-2006 havaitut terhosadot ja niiden vaihtelu Framnäsissä ja Lenholmissa.

### 10.61 Havaintotammien terhotuoton vaihtelu

Lisäksi selvitetiin terhotuoton molempien havaintopaikkojen puukohtaista vaihtelua (kuva 10). Terhotuoton vaihtelu tammien välillä oli joinakin havaintovuosina erityisen suurta, samoin joidenkin yksittäisten tammipuiden kasvukausien välinen terhotuoton vaihtelu (kuvat 10). Tuottoisimpien puiden, kuten F10, L24, L27, L35, ja L39, vaihtelu oli keskimäärin suurinta. Nuorten tammien F10 ja L39 satopotentiali oli keskimäärin korkein.



**Kuva 10.** Seurantapuiden keskimääräinen terhotuotto Framnäsissa ja Lenholmmissa vuosina 1999-2006.

### 10.7 Terhosadon riippuvuus hedekukinnan ajankohdasta

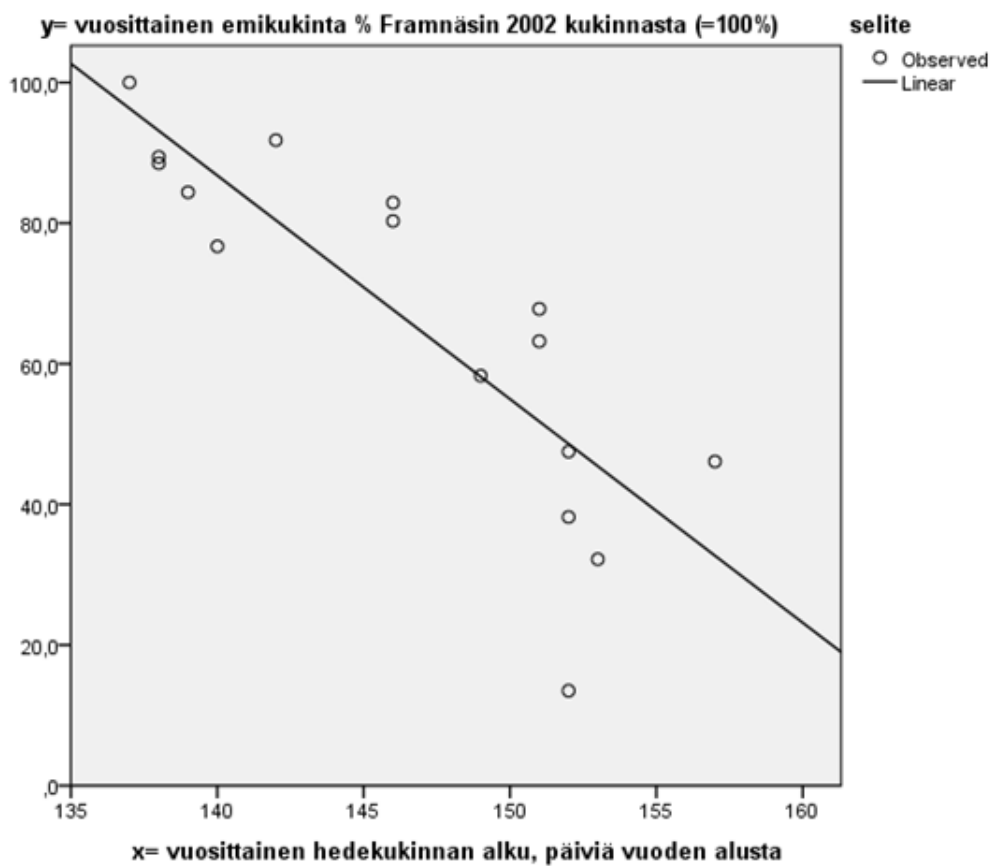
Hedekukinnan alkamisajankohdan vaikutusta selvitettiin regressioanalyysillä. Emikukinnan ja sitä seuraavan terhotuoton vakioimiseksi laskettiin tarvittavat vertailusuureet: a) suhteellinen emikukinta verrattuna Framnäsin 2002 emikukintamaksimiin, b) suhteellinen terhosato verrattuna Lenholmin 2004 terhomaksimiin ja c) suhteellinen terhosato verrattuna saman vuoden emikukintamaksimiin. Vuosien välinen vertailusuureiden sisäinen vaihtelu oli huomattavaa (taulukko 16). T-testissä hedekukinnan alku (päiviä vuoden alusta) poikkesi merkitsevästi ( $p = 0,005$ ) seurantapaikkojen välillä (10.2, taulukko 12, s. 54).

**Taulukko 16.** Yhteenvetotaulukossa hedekukinnan alkaminen Framnäsisä ja Lenholmissa vuosina 1999-2006 (=päiviä vuoden alusta) ja vertailusuureet: a) suhteellinen emikukinta verrattuna Framnäsin 2002 emikukintamaksimiin, b) suhteellinen terhosato verrattuna Lenholm 2004 maksimivuoden terhosatoon ja c) suhteellinen terhosato verrattuna saman vuoden emikukintamaksimiin.

Kasvukausi		hedekukinnan alku	a)	b)	c)
		päiviä vuoden alusta	suhteellinen emikukinta verrattuna Framnäsin 2002 emikukintamaksimiin	suhteellinen terhosato verrattuna Lenholmin 2004 terhomaksimiin	suhteellinen terhosato verrattuna saman vuoden kukintamaksimiin
1999	Framnäs	152	13,5	0	0
	Lenholm	152	38,2	0	0
2000	Framnäs	138	89,4	30,5	2,4
	Lenholm	140	76,7	16,7	1,5
2001	Framnäs	146	82,9	16,1	1,4
	Lenholm	151	63,2	26,4	2,9
2002	Framnäs	137	<u>100</u>	42,5	3
	Lenholm	139	84,4	73	6
2003	Framnäs	151	67,8	0	0
	Lenholm	157	46,1	0	0
2004	Framnäs	138	88,5	31	2,4
	Lenholm	142	91,8	<u>100</u>	7,6
2005	Framnäs	152	47,5	0	0
	Lenholm	153	32,2	0	0
2006	Framnäs	146	80,3	5	0,5
	Lenholm	149	58,3	33	4

## 10.71 Suhteellinen emikukinta ja hedekukinnan alkaminen

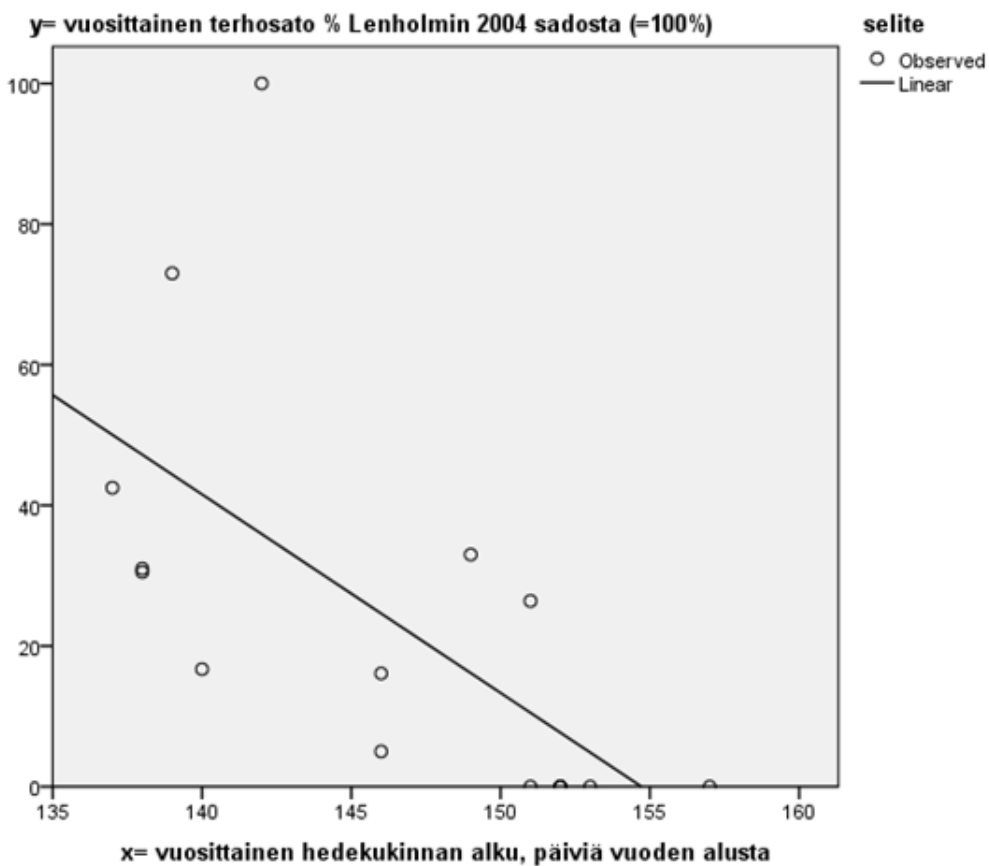
Havaintovuosien emikukinnan suhteellinen runsaus (= vuosittainen emikukinta % Framnäsin 2002 emikukinnasta) oli lineaarisesti erittäin merkitsevästi ( $p = 0.0009999$ ) riippuvainen hedekukinnan alkamisajankohdista. Mitä aiemmin hedekukinta käynnistyi, sitä enemmän emikukkia kehittyi (kuva 11). Emikukkien lukumäärä havaintovuosi- ja -paikoilla esitetään suhteellisina, prosenttiosuuksina maksimivuoden kukinnasta.



**Kuva 11.** Hedekukinnan alkamisen ja sitä seuraavan emikukinnan runsauden välinen lineaarinen riippuvuus. Y-akseli= vuosittainen emikukinta % maksimivuoden Framnäsin 2002 kukinnasta, x-akseli= hedekukinnan alku, päiviä vuoden alusta. Regressiosuora  $y=532,012-3,180x$  ja siihen liittyvä selitysaste  $6512,890/9297,320=0,701$ .  $F=32,747$ . Permutaation p-arvo= $0,0009999$ . Framnäs, Lenholm, 1999-2006.

## 10.72 Suhteellinen terhosato ja hedekukinnan ajoittuminen

Lokakuun alun suhteellisella terhosadolla oli lineaarinen riippuvuus hedekukinnan alkamisajankohdasta. Mitä aikaisempi hedekukinta oli, sitä runsaampi keskimääräinen suhteellinen terhosato (kuva 12). Se määritettiin suhteellisena, prosentteina maksimivuoden tuloksesta (=vuosittainen terhosato % Lenholmin 2004 sadosta). Selitysteaste oli merkitsevä ( $p=0.00469953$ ), mutta ei yhtä voimakas ja selvä kuin suoraan emikukinnan osalta.



**Kuva 12.** Hedekukinnan alkamisen ja suhteellisen terhosadon (prosentteina maksimivuoden Lenholm 2004 terhosadosta) välinen lineaarinen riippuvuus. Y-akseli= vuosittainen terhosato % maksimivuoden terhosadosta, x-akseli = vuosittainen hedekukinnan alku, päiviä vuoden alusta. Regressiosuoran yhtälö  $y=436,912-2,824x$  ja yhtälön selitysteaste  $5135,008/12623,957= 0,407$ .  $F=9,599$ . Permutaation p-arvo=  $0,00469953$ . Framnäs, Lenholm, 1999-2006.

### 10.73 Suhteellinen terhosato ja saman vuoden hedekukinta-aika

Suhteellinen terhosato verrattuna saman vuoden emikukintamaksimiin ei ole suoraan lineaarisesti riippuvainen ( $p. = 0.01439856$ ) saman vuoden hedekukinnan aikaisuudesta. Suhteellinen terhosato vaihteli 0-7,6 % välillä (taulukko 16). Terhosatoa ei kuitenkaan saatu niinä vuosina (1999, 2003, 2005), jolloin hedekukinta alkoi erittäin myöhään eli suunnilleen kesäkuun 1. päivän jälkeen. Aikaiset (hede)kukintavuodet (2000, 2002, 2004) olivat toisaalta keskimäärin terhosadoltaan parhaat (taulukko 16).

## 11 TULOSTEN TARKASTELU

### 11.1 Seurantamenetelmän käyttökelpoisuus ja luotettavuus

Tammen kukintamallin avulla havainnot voitiin numeroja ja desimaaleja käyttämällä luokitella täsmällisesti. Niiden käyttö helpotti myös käytännön havaintojen tekoa ja tulosten tilastollista tarkastelua. Tarkennukset voi myös kyseenalaistaa ja kysyä oliko parantunut tarkkuus vain näennäistä? Vuosien, paikkojen ja myös havaintopuiden fenologian sekä kukinta- ja siementuottopotentiaalin kuvauksissa ja tuloksissa tavoiteltiin selkeyttä ja luotettavuutta. Tammipuiden ja -metsiköiden terhosatoja voidaan selvittää ja vertailla vasta latvuksien koon määrittelyn kautta.

Kukinta alkaa latvuksissa yleensä keski- ja yläosista, joihin valoa suuntautuu eniten. Siellä kukinta voi olla 1-2 päivää alaoksia (2,5-4m) edellä. Toisaalta havainnot tehtiin systemaattisesti ja ne tarjosivat sinänsä luotettavan kuvauksen tammen kukinnan kullusta. Tammen lisääntymiskierron keskeiset taitekohdat ilmenevät kuvaajilla varsin samankaltaisina (kuvat 4-7).

Otoskehikko: paikat ja puut valittiin ilman satunnaistamista (liite 1). Vain seurantaokkien vuosittain toistuviin uudelleen valintoihin ja pitkään jatkuneeseen seurantaan liittyy satunnaisuuden elementti. Lähtökohdiltaan rajattujen ja verrannollisten kohteiden valintaa puoltaa koejärjestelyn merkittävä yksinkertaistuminen. Havaintojen teko nopeutuu ja ehditään seurata useampia puita. Otoskehikon vuoksi ei ehkä tavoiteta metsiköiden aivan kaikkein aikaisimpia tammia, mutta valitut, helposti saavutettavat reu- napuut kukkivat yleensä runsaasti ja myös siemeniä muodostuu varmimmin. Tilastollisissa tarkasteluissa pyrittiin huomioimaan aineiston valinnasta aiheutuneet rajoitukset (esim. Ranta ym. 2012).

Tilastollista edustavuutta olisi jo yksikin lisäkohde kohentanut, vaikka samalla seuranta-puita olisi kasvaneen työmäärän vuoksi jouduttu vähentämään. Samoin viiden seurantaoksan tulos olisi intuitiivisesti arvioiden kolmea luotettavampi ja tällöin tarvittaessa tuloksista voitaisiin poistaa tarvittaessa suurin ja pienin arvo. Esimerkkinä: 3 paikka  $\times$  10 puuta  $\times$  5 oksaa = 150 seurantaoksa ei olennaisesti poikkeaisi tässä seurannassa käytetystä:  $2 \times 20 \times 3 = 120$  oksaa. Varsinkin jos kohteiden sijainti ja etäisyys olisi



toisiinsa nähden sopiva. Havainnot on ehdittävä tehdä työpäivän aikana, mikä rajoittaa mahdollisia kombinaatioita.

Sykyä kohti mentäessä kasvava osuus yksittäisistä seurantaoksista ja vähitellen myös havaintotammista jäi eri syistä vaille terhoja. Vaihtelevasti osalla seurantaoksista ei keväisin havaittu hedekukintaa, nämä olivat yleensä pieniä puita. Pieneltä alikasvotammelta F11 ei kirjattu yhtäkään hedehavaintoa. Kukka- ja terhokadolle voi olla monia erilaisia syitä, mutta vain osalle havainnot antavat suoraan selityksen.

Emikukinnan ja terhojen kuvaajat perustuvat kolmen seurantaoksen yhteenlaskettuihin havaintoihin (kuvat 4-7). Cecich ym. (1999) artikkelissa tulokset esitettiin viiden oksan havaintosummina. Keskiarvojen käyttö (=tulos/seurantaoksa) helpottaisi ehkä yleistettävyyttä, mutta johtaisi murtolukujen tai desimaalien käyttöön. Osin seurantaoksien terhosato on kuitenkin huomioitu satoa tuottaneiden puiden syys-lokakuun keskiarvoina ja terhottomien havainnot näistä erillään tarpeen mukaan. Tuloksissa puiden, paikkojen ja vuosien välisiä eroja ja eri tekijöiden keskinäisiä riippuvuuksia yleistettiin myös suhteellisten laskentasuureiden avulla (taulukko 16).

Kasvukausien lämpösummien kynnyksarvona oli +5°C. Olisiko korkeampi tai matalampi arvo, esimerkiksi +5,5°C tai +4,5°C, voinut toimia paremmin? Joinakin vuosina, kuten 2003, kukinnan alun lämpösumma poikkesi havaintopaikkojen välillä merkittävästi. Vuonna 1999 lämpösummaa kerääntyi pitkään ja hitaasti ennen hedekukintaa. Hedekukinta alkoi aina hieman ennen emikukintaa, toukokuun puolenvälin ja kesäkuun alun välissä, mikä tukee käsitystä tammen aikaisheteisyydestä.

## 11.2 Hedekukinnan ajoittuminen

Hedekukinta alkoi keskimäärin 133-140°C:n lämpösummassa (vaihtelurajat 108-171°C) ja korkeammilla lämpösummilla Lenholmissa kuin Framnäsissa (taulukko 12). Syynä voi olla sattuma tai jokin meriveden lämpötilaan liittyvä, lämpösumman kerääntymistä jarruttava säätekijä, jota sen laskentatapa ei kunnolla huomioi. Toisaalta lämpösumma alkoi molemmissa kertyä usein lähes samanaikaisesti, mutta summissa oli vaihtelua puoleen jos toiseen melkoisesti ilman selkeää johdonmukaisuutta (taulukko 11).

Havaittu hedekukinnan aikaisuusero paikkojen välillä voi selittyä myös maantieteellisillä sekä perimän eroilla. Framnäs sijaitsee sisäsaaristossa ja Lenholm lähempänä avomerta välisaaristossa, jossa kevät tulee ja maalämpötila kohoaa ehkä verkkaisemmin. Kevään pitkittyminen kukinnan jatkuessa voi vähentää esiintymien sisällä ja niiden välillä fenologiaaltaan äärimmäisten puiden risteytymistä ja samalla näiden merkitystä geenienvaihdossa poikkeuksellisina kasvukausina. Sääolosuhteet tai perimän erot saattavat estää ääripuiden keskinäisen pölyttymisen kokonaankin (kuva 1).

Metsikön aikaisin siitepölyä variseva hedekukka voi olla selkeä, mutta ei käytännöllisin hedekukinnan lähtökohta. Siitepölyseurannoissa kukinnan alulle ja lopulle voidaan määritellä erilaisia kynnyksarvoja, jolloin voidaan ainakin osaksi välttää kaukokulkeuman ja yksittäisten aikaisten puuyksilöiden vaikutus (esim. Kasprzyk 2009, Norris-Hill 1998). Tässä tutkimuksessa hedekukinnan alku määritettiin kolmen eri havaintotammen aikaisimman seurantaoksen perusteella. Sen avulla pyrittiin yksittäisiä aikaisimpia tammia osuvampaan tulkintaan koko puujoukon kukinnan alkamisesta.

Vanhojen, suurten puiden hedekukinta oli usein säännöllisempää kuin nuorten (kuva 1, 3). Vakiinnutettuaan paikkansa puun on helpompi suunnata resursseja lisääntymiseen. Keskikokoinen tammi L23 oli myöhäinen, eikä siementuotoltaan erityisen runsas, mutta hedekukinnaltaan säännöllinen. Naapuriensa varjostamiksi jääneiden pienten tammien kukinta oli usein epäsäännöllisempää kuin suurten valtapuiden (kuva 1).

Hedekukinnan kokonaismäärää ei selvitetty yhtenäkkään havaintovuonna. Sen suuruusluokan arvioimiseen olisi ehkä riittänyt hedesilmujen ja –norkkojen määrän arvioiminen keskimäärin seurantaoksaa kohti. Initiaation merkitystä kukinnan onnistumiseen voitaisiin ehkä tarkentaa selvittämällä hedekukinnan runsautta.

### 11.3 Emikukinnan kehitys

#### 11.31 Emikukinta pölytyksen – hedelmöityksen välillä

Kukintavuosien grafiikassa kukinnan huippu voidaan erottaa lähes kaikkina vuosina ja samoin havaintoajankohdista johtuva tyypillinen vaiheittain laskeva trendi (kuva 4). Pölytyshuipun aikaan kasvukauden lämpösumma oli n. 230-250°C (taulukko 13).

Hedekukinnan päättyessä emikukintojen tila oli dynaaminen. Seurantaoksissa saattoi vielä puhjeta uusia kukintoja, samoin yksittäisiä kukkia ilmestyi kukintoperiin, osan pölyttämättä jääneiden jo varistessa (kuva 7). Kaikki näistä eivät nopean vaihtuvuuden vuoksi todennäköisesti päätyneet mukaan tuloksiin.

Aikaisheteisten tammien hede- ja emikukintojen päällekkäisyyden aste ratkaisee osaltaan pölytyksen onnistumisen. Pölytystulos jakaantuu selkeisiin luokkiin: ei pölytystä, vaillinaisesti risteytyneet, itsepölytteiset, sukurasitteiset ja ristiinpölyttyneet. Näiden keskinäinen suhde vaihtelee vuodesta toiseen, paljolti kukintojen synkroniaan liittyen. Kokonaan pölyttämättä jääneet emikukat voivat varista kuihtuneina heti kukinnan aikana tai pian sen jälkeen (kuvat 4 ja 6).

Jos lämpösumma kasvaa nopeasti ennen kukintaa, se voi johtaa hede- ja emikukinnan osumiseen päällekkäin ja itsepölytyksen osuuden kasvuun. Ylempää latvuksesta varisevat hiukkaset tukkivat alempana emikukkien luottien pintasolukot, jolloin vieraspölylle ei jää tilaa, mikä voi aiheuttaa emikukkien abortoitumista (Yacine & Bouras 1997). Pelkkä mekaaninen tomu voi ehkä toimia samalla tavalla. Jo kohtuullinen hede- ja emikukintojen eriaikaisuus vähentää itsepölytystä. Korkkitammien siitepölykilpailulle ja hedelmöitykselle on etua, jos pölyttäjiä on useita (Boavida ym. 2001).

Itsepölytteisistä kukista pääosa varisee ehkä pian kukinnan jälkeen. Sukusiittoisia siemeniä voi säilyä kypsymiseen asti, mutta niiden kehitysennuste on ristipölyttyneitä heikompi. Itseinkompatibiliteetti -mekanismit toimivat viiveellä ja estävät yleensä kasvun. Hyvä spesifinen kombinaatiokyky (SCA) toimii toiseen suuntaan: kahden genomien risteytyminen onnistuu niiden keskinäisen geneettisen sopivuuden vuoksi erityisen hyvin (esim. White ym. 2007).

Pölytyksen ja hedelmöityksen tuloksen tulkintaa varten terhoeristä olisi ollut aiheellista inventoida puuttuvat tai muuten huonosti kehittyneet emikukat ja terhot. Jotkut

hedelmäperät saattoivat kuitenkin katketa jo kukinnan jälkeen, esimerkiksi sienten, hyönteistoukkien syönnin tai kuivumisen vuoksi. Joskus jo aivan alussa kuihtuneet emikukat säilyivät kukintoperissä siementen kypsymiseen asti.

#### 10.32 Terhojen kehitys hedelmöityksen jälkeen

Kukintahuipun jälkeinen emikukkien hävikki taittui loivemmaksi heinäkuun alkupuolella, noin viitisen viikkoa pölytyksestä. Monien valkotammilajien hedelmöityksen kannalta välttämättömien solukoiden kasvu kestää 4-8 viikkoa (esim. Deng ym. 2008). Metsätammi tarvitsee siihen n. 4-5 viikkoa, josta ainakin osa on jonkinlaista pysähdysvaihetta. Arvioituaun hedelmöitysjankohahtaan mennessä lämpösummaa kertyi noin 400-450°C (taulukko 13). Lähes puolet emikukista oli tuolloin jo karissut. Pölytyksen ja hedelmöityksen väli on siiteputkille pysähdysineen lisääntymiskilpailua, jonka yksityiskohtia ei tarkkaan tunneta (Deng ym. 2008, Boavida ym. 2001, Cecich 1997).

Hedelmöityksen jälkeen kukkien ja kukintojen määrä väheni verkkaisemmin, samalla terhojen tyveä ympäröivän kehdon ja siemenen kasvu alkoi. Pähkinäpensaän pähkinöiden putoaminen tässä vaiheessa voi liittyä apikaalidominanssin ilmenemiseen ja oksien väliseen kilpailuun (Dimoulas 1979 sit. Germain 1994). Yleisesti satokauden loppua kohden resurssit allokoidaan yhä tarkemmin ristipölytteisten siementen hyväksi.

Elokuun alkuun hävikki edelleen tasaantui. Osa siitä saattoi vielä johtua pölytysongelmista, mutta vähitellen myös alkiorakon kehityspoikkeamat ja hedelmöityshäiriöt tulevat esille. Pohjoisamerikkalaisen *Q. gambelii* -tammen alkioidissa siiteputken siitossolu saattoi hedelmöittää munasolun, mutta toinen siitossoluista ei yhtynyt siemenvalkuaisen emosolun keskustumaan, eikä endospermi alkanut kasvuaan (Mogensen 1975ab). Kasvu saattaa siten tyrehtyä lähes alkuunsa puutteellisen hedelmöityksen vuoksi. Jotkut näistä vajaasti kehittyneistä metsätammienkin siemenistä säilyvät elävän oloisina, vihreinä pikkuterhoina pitkään, joskus syksyynkin asti. Toisaalta vararavintoa saattaa myös kerääntyä siemeneen, jonka alkio ei ala kehittyä.

Terhojen lukumäärän pienentyessä siemenvalkuaista alkaa kertyä yhä harvempiin siemeniin, mikä toisaalta lisää niiden kokonaismassaa ja yhteyttämistuotteiden käyttöä nopeasti. Samalla ekologiset tekijät alkavat korostua häviämisen syinä; esimerkiksi veden puute kuivuusvuosina 2003 ja 2006 saattoi rajoittaa puiden kantokykyä nopeasti.

## 11.4 Terhosato

Havaittuihin terhosatoihin liittyy epävarmuutta. Seurantajakso (1999-2006) oli keskimäärin aiempia pitkäaikaiskeskiarvoja (1961-1990) selvästi lämpimämpi. Se saattoi jouduttaa myös kypsymistä, mitä ei kuitenkaan seurattu riittävän tarkoin. Normaali vuosina (n.+1350°C dd.) pääosa siemenistä valmistuu lokakuun alun paikkeilla ja ehkä vain aikaisimpien tammien sato jo syyskuun lopulla. Tässä satotulokset arvioitiin korkeiden lämpösummien vuoksi syys- ja lokakuun alun havaintojen keskiarvoina, jotka jossakin määrin huomioivat mahdollisten aikaisin kypsyneiden pudokkaiden osuuden.

Siementen itämiskykyä ei erikseen selvitetty. Joinakin havaintovuosina kypsymiseen riittävä lämpösumma saavutettiin ehkä paljon normaalia aiemmin, jo elokuun puolella. Jos kypsyminen olisi pelkästään lämpösummaan kytkeytynyt, niin osa terhoista olisi joinakin vuosina valmistunut jo loppukesällä. Mutta pääosin potentiaalisesti itämiskelpoiset terhot varisivat kuitenkin selvästi myöhemmin. Kypsyminen arvioitiin tapahtuneeksi lokakuun ensimmäisellä viikolla, suunnilleen 1-7:en päivien tienoilla, jolloin aikaisimmat terhot ehkä olivat jo lämpiminä havaintovuosina pudonneet. Mutta toisaalta osa tuloksiin mukaan lasketuista siemenistä saattoi olla itämiskelvottomia.

Siemensatojen jaksottaisuus toteutui myös tässäkin, ajallisesti lyhyessä aineistossa. Havaintojakson ”mast”-sato saatiin 2004 Lenholmissa, vaikka lämpösumma ei tuolloin ollut juurikaan normaalijakson pitkäaikaista keskiarvoa suurempi. Lenholmissa systemaattisesti hieman parempaa satoa seurasi heikompi; joukossa yksi huippuvuosi, neljä keskikertaista ja kolme heikkoa (kuva 9). Myös kirjallisuuden mukaan hyvät siemenvuodet toistuvat suunnilleen näin usein (esim. Silvertown 1980, Crawley ym 1995). Emikukista terhoja -suhteen korkein arvo (0-7,5 %) oli alhaisempi kuin muualla raportoitu (esim. Kleinschmit 1993: 0-30 % ja Cecich & Sullivan 1999: 0-20 %).

### 11.41 Terhojen koko, värimuutokset ja irtoamissolukko

Kypsyminen ja itämiskelpoisuus ilmenevät terhoissa selkeinä ulkonaisina muutoksina. Siementen koon kasvu, kuoren värimuutokset havaitaan yleensä vasta syyskuun loppupuolella. Pääosa terhoista irtoaa vasta irtoamissolukon alkaessa toimia, ja kun siemenkuoreen on jo syntynyt tyyppillinen, usein viivamainen pigmentti. Samalla ne muut-

tuvat säilyttään vaalean- tai tummanruskeiksi. Värimuutos on ehkä merkki närhille, jotta ne hakeutuisivat latvuksiin saalista tavoittelemaan.

Osa terhoista putoaa jo lähes täyskokoisina, vihreinä, ja saattaa jo itää, mutta siementen kunto heikkenee nopeasti. Ne nahistuvat ryppyisiksi ja painuvat kuivuessaan kurttuun. Itämistarmon taantuessa ne ovat liian heikkoja säilyäkseen yli talven. Ne kelpaavat huonosti myös terhojen levittäjille. Ulos työntyneen sirkkajuuren katkeaminen estää yleensä kasvun jatkumisen kokonaan.

Isossa Britanniassa metsätammen terhot valmistuvat syyskuun lopulta marraskuun puoleenväliin, n. 50 päivän jakson kuluessa. Mutta ennen lokakuun puolta väliä siemenet ovat siellä harvoin kunnollisia (Jones 1959). Pohjoisamerikkalaisten valkotammien siementen kypsymiseen liittyy fysiologia muutoksia: 1) kosteuspitoisuus laskee elokuun 80 %:sta 50-55 %:iin, 2) hiilihydraattien määrä nousee noin 46 %:iin, ja 3) sirkkalehtien paino-osuus 99 %:iin (Bonner ja Vozzo 1987). Pähkinäpensaassa pähkinät kypsyvät Ranskassa valmiiksi vasta viimeisten 2-3 viikon kuluessa (Germain 1994).

Siementen koko ja muoto vaihtelee puittain, myös vuosien välillä on eroja. Joskus vaihtelua on jopa saman hedelmäperän terhojen välillä, kun osa niistä voi olla vajaasti pölyttyneitä. Toisaalta pelkästään koko ei takaa siementen elinkelpoisuutta tai kypsyytettä. Taimitarhoille terhoja kerätessä saattaa olla aiheellista merkitä ennakoita poikkeavan pieniä tai isoja siemeniä tuottavat puut.

Emikukintoperä pitenee pölytyksen aikaan akropetaalisesti tyveltä kärkeen. Jopa saman kukintoperän aikaisimpien ja myöhäisimpien emikukkien välillä voi olla useiden päivien ero. Kukinnan aikaiset erot säilynevät koko siemenen kehityksen ajan ja terhot kypsynevät samassa järjestyksessä kuin ne pölyttyivät. Se mahdollistaa useamman tammen olevan saman terhoperän siementen pölyttäjinä.

#### 11.42 Lämpösummat, kehitysrytmi ja terhosato

Luontaisella pohjoisrajalla tammien siementuotto on levinneisyyden keskusalueita epävakaampaa. Tammi on meillä kehitysrytmiltään myöhäinen, mitä kukinnan viipyminen viileinä keväinä vielä korostaa. Syyskylmistä ei havaintovuosina ollut meren läm-

pimyyden vuoksi erityistä haittaa, ehkä nopeasti jo syyskuun puolella pakkasille painunutta syksyä 2002 lukuun ottamatta.

Tammen hedekukinnan alkuun mennessä kertynyt lämpösumma ja kukinnan alku vaihtelevat vuosien välillä. Vaihtelua oli lämpösummissa 108-171:n ja alkamispäivissä 138-157:n välillä (taulukko 12). Mäntyjen kukinnassa erot ovat ajanjaksolla 1961-1987 olleet samaa luokkaa: lämpösummat 183-256:n ja alkamispäivät 142-171:n välillä (Koski 1991). Kasvukauden lämpösumman kertyminen siten yksinään ei näytä selittävän kukinnan alkamista.

Hedekukinnan alkaminen vasta kesäkuun puolella näyttää havaintojen perusteella indikoivan heikkoa siemenvuotta. Viivästyminen vaikuttaa lähes suoraviivaisesti emikukinnan runsauteen, mitä myöhäisemmäksi kukinta ajautuu (kuva 11). Miten säätely toimii, vaikuttaako siihen esimerkiksi valo, jää kuitenkin epäselväksi. Kasvustoon osuva valonsäteily, sen aallonpituus ja tulokulma muuttuu läpi kasvukauden (Grant 1997).

Hedekukinnan ajoittumisen vaikutusta edelleen siemensatoon testattiin lineaarisen regression avulla. Viivästyneen hedekukinnan emikukintaa vähentävä vaste ei kuitenkaan ulotu enää yhtä selvästi pidemmälle terhosatoon asti (kuva 12). Myöhemmin sa-toa verottavat myös muut ympäristötekijät, kuten kuivuus tai tuholaiset.

Kasvukausien poikkeukselliset lämpösummat (taulukko 11) saattoivat vaikuttaa puiden kukinnan runsauteen, siementuottoon ja sen vakauteen, joskaan ei ehkä suoraviivaisesti. Säillä lienee osuutta seuraavan kasvukauden kukinnan initiaatioon, mutta sitä ei voi arvioida ilman riittävää sytologista seurantaa. Helteiden ja maaperän kuivuuden negatiivinen yhteisvaikutus näkyi kasvukausina: 2002, 2003, 2006. Toisaalta Lenholmin onnistunut siemenvuosi 2004 oli jakson viileimpiä.

Kevään 2002 kukintaa seurasi pitkällinen kuivuus sekä aikaiset ankarat syyskylmät. Oksiin jäi kiinni siemeniä, joiden irtoamissolukko ei kuivien ja kylmien säiden vuoksi toiminut normaalisti. Terhoja jäi etenkin myöhäisimpiin puihin. Niitä oli runsaasti vielä seuraavana keväänä kukinnan alkaessa. Näennäisen onnistunut terhovuosi osoittautui todellisuudessa lokakuun alun vaikutelmaa paljon heikommaksi. Kukintaan tarvittavan lämpösumman kertyminen vei keväällä 1999 lähes 10 päivää keskimääräistä kauemmin. Pitkä viileäjakso kasvukauden alun lämpimien jälkeen viivytti kasvuun lähtöä. Ke-

vät 1999 oli siksi myöhäinen, samoin myöhäisiä olivat 2003 ja 2005. Talvisten pakkaskausien vaikutusta ei erikseen analysoitu.

## 11.5 Kukinnasta riippumaton hävikki

Seurantaoksien kukinnan hävikki kasvoi joinakin vuosina nopeasti jo alkukesällä myönteillä pölytyksen ja hedelmöityksen kulkua. Kyse oli siis alussa kukkien ja kukintojen häviämisestä, jota täydensi myöhemmin kehittyvien terhojen ja myös kokonaisten versojen irtoaminen eri syistä.

### 11.51 Versojen hävikki

Oksien variseminen (cladopsis) on ilmiö, jossa korkeintaan lyijykynän vahvuisia sivuversoja irtoaa esimerkiksi kuivuuden tai varjostuksen vaikutuksesta. Lehtikannan tappainen irtoamissolukko voi muodostua oksan ja sivuverson välille (Kramer ja Kozlowski 1979). Kaikkiaan 120 inventoidussa seurantaoksassa oli 2906 lyhytversoja; yhdessä 50 cm mittaisessa oksarangassa niitä oli keskimäärin 24 kpl (taulukko 14). Pääosa niistä varisee lehtien tavoin irtoamissolukon alkaessa toimia esimerkiksi fysiologisista syistä varjostuksen vuoksi, mahdollisesti myös koiperhostoukan ontoksi kovertamina tai tammehärmän heikentäminä. Lenholmissa havaittiin useina vuosina hiekkatiellä runsaasti, lehdettömiä, tikkumaisia lyhytversoja, mutta niistä ei tehty tarkempia havaintoja.

Eri lehtipuulajien lyhytversoista jopa noin 10 % varisee ennenaikaisesti vuosittain (Kramer ja Kozlowski 1979). Mahdollisesti useinkaan syynä ei ole kuivuusstressi, vaan irtoamisen voi aiheuttaa verson päätesilmun tuhoutuminen (Rust ja Roloff 2004). Syksyisin erityisesti vanhojen ja varttuneiden tammien versoja varisee, harvemmin nuorten puiden. Oksarangoissa voi olla 3-5 havaittavaa versokiehkuraa. Eniten irtoaa siempeä pikkuoksia, joiden elinvoimaa heikentää ehkä vähentynyt valosäteily. *Q. virginianan* varjolehtien fotosynteesi ja soluhengitys oli koko kasvukauden merkittävästi alhaisempi kuin valoon suuntautuneiden (Qi ym. 2006).



## 11.52 Tuholaiset

Koko seuranta-ajalta on hajamerkintöjä hallamittarin toukista. Hallamittari on generalisti, jonka ravintoa tammen ohella ovat mm. koivu ja tuomi (Tikkanen ja Lyytikäinen-Saarenmaa 2002). Joinakin vuosina syötyjä, tummareunaisia, repaleisia lehtiä ja kehittyviä kukintoja oli runsaasti. Yksittäisiä kukintoperiä oli nakerrettu poikki kukinnan alussa, kun ne olivat vielä pehmeitä, ravinteikkaita ja tanniinipitoisuuksien ollessa alhaisia. Joskus mittaritoukat voivat syödä tammia paljaksi varsin laajoiltakin alueilta, kuten 2011 Turun Ruissalossa. Näin laajoja tuhoja ei kuitenkaan kummallakaan havaintopaikoista nähty. Myös tammikääriäisen silmutuhoja ja lehtikääröjä odoteltiin, mutta niitä oli oksissa vain satunnaisesti.

Hallamittarin toukkien menestymisen kannalta on olennaista, että sattuvat niille sopivimpaan fenologiseen ”ikkunaan” heti silmujen puhkeamisen jälkeen, jolloin tamminglehtien tanniinipitoisuudet ovat vielä alhaisia. Liian aikaisin ilmestyvät toukat ehtivät nälkiintyä ja myöhäisille pitoisuudet ehtivät kohota liiaksi. Jakso on varsin kapea n. 30 dd. tai keskimäärin 4,4 päivää, jonka ulkopuolella menestyminen on selvästi heikompa. Yksittäisten puiden fenologinen eriaikaisuus voi pelastaa hallamittarin, mutta se voi säästää myös esiintymän massatuholta (Tikkanen ja Julkunen-Tiitto 2003).

Tammenversojäytjäkoin toukkien kovertamia, kuivaneita oksankärkiä oli lähes jokaisena seurantavuonna. Erityisesti Framnäsissa 2005 se kuihdutti runsaasti nuoria sivuja ja kärkiversoja (taulukko 14). Perhostoukka syö kasvavan verson ytimen ontoksi, jolloin se kuihtuu lehtineen ruskeaksi. Ontoksi kaluttu verso taittuu kuivuttuaan ja lopulta katkeaa. Toukka saattaa kovertaessaan suoraankin osua joihinkin emikukintoihin, mutta todennäköisemmin se vain välillisesti hävittää niitä.

Yksittäisessä seurantaoksassa kuihtuneita versonkärkiä oli pahimmillaan kymmeniä. Isokokoisessa latvuksessa niitä saattoi Framnäsissa 2005 olla tuhansia. Kuihtuneet versot laskettiin erikseen kesällä 2005 ja 2006 normaalin havainnoinnin ohella (taulukko 14). Siemensato hävisi Framnäsissa 2005 jo syyskuun alkuun mennessä lähes kokonaan, mutta tuho oli lievempi seuraavana vuonna. Versojäytjäkoi runsastui Etelä-Suomessa 2000-luvun alussa selvästi. Se tunnetaan huonosti, mutta viime vuosilta siitä on enemmän havaintoja. Varsinaisesti tuhoista on vain vähän viitteitä. Kazanissa Venä-

jällä vuonna 1928 jopa 70 %:ia inventoiduista tammen versoista oli versokoin saastuttamia (Troshanin 1932).

Äkämiä tammissa oli lähes kaikkina vuosina, vaikka varsinaisesti pistiäisiä ei erikseen havainnoitu. Runsaimmin havaintoja oli vihreistä-punaisista äkämistä hedenorkoissa, joiden aiheuttaja on *A. quadrilineatus* –kätköpistiäinen (taulukko 15). Niillä saattoi runsaina vuosina olla lievä vaikutus hedekukinnan määrään. Lajin esiintyminen näyttää usein olevan synkroniassa hedekukinnan kanssa, ajoittumisen vaihtelusta huolimatta.

*A. quercusramuli* -pistiäistoukka elää äkämässä, jonka pinnalla on pumpulimaista kasvustoa, ja josta juontuu sen englanninkielinen nimi: cottonwool gall (Redfern 2011). Joskus kasvusto sulkee sisäänsä myös yksittäisiä hedenorkkoja, joiden kasvu mitä ilmeisimmin häiriytyy. Äkämiä oli Framnäsin tammessa F2 useina kasvukausina alaoksilla 2,5-4 m korkeudella, mutta joissakin muissa paljon satunnaisemmin (taulukko 15).

*Neuroterus quercusbaccarum* -äkämät hedenorkoissa ovat pyöreämpiä, mehevän viinimarjamaisia ja niistä oli vain yksi havainto seurantaoksilta (taulukko 15). Paremmin laji tunnistetaan syksyisin laakean kekomaisista äkämistä tammenlehtien alapinnoilla (esim. Coulianos ja Holmåsen 1991). Kyseessä on suvuttoman ja suvullisen sukupolven vuorottelu.

Takiaistammen käyttö puistopuuna voi avata tien paikallisille tuhoille. Se on väli-isäntä *A. quercuscalisis*—pistiäiselle, jonka suvullinen vaihe on Iso-Britanniassa runsastunut metsätammen siementuholainen (Crawley ja Long 1995). Pistiäistoukkien kasvun aiheuttama välillinen erityis synnyttää terhoihin epämuodostumia (esim. Redfern 2011). Lajin menestystä edesauttaa tarvittaessa ainakin kahteen vuoteen yltävä diapaussi (Crawley ja Long 1995).

Laajasti ottaen tammen äkämät ovat pikemminkin monimuotoisuutta, kuin varsinaisia tuhoja, eikä niillä liene nykyisellään merkitystä hedekukintaan. Niiden runsaskaan esiintyminen ei vaikuttane olennaisesti siitepölyn määriin, jota kaikkina vuosina riitti todennäköisesti yltäkyläisesti pölytyksen tarpeisiin.

Eläimet kiinnostuvat terhoista niiden alkaessa kypsyä. Leviämisestä aiheutuva hävikki on ekologinen kustannus. Myyrien, hiirien ja oravien kuljettamat siemenet ovat pienemmän levinnän vuoksi tammelle kalliimpia kuin terhospecialisti närhen kauemmaksi

kylvämät (esim. Bossema 1979). Toisaalta hiirien ja myyrien tammipuiden lähimaastossa tekemä terhojen levitys ehkä ekologisesti sopivasti täydentää närhien kaukokätken-  
tää (Ouden ym. 2005).

### 11.53 Errordata

Havaintoajankohdat vaihtelivat kesien mukaan, mistä oli lievää hankaluutta tulosten vertailussa, tosin myös lämpösummat vaihtelivat kasvukausien välillä. Siementen kyp-  
syyttä ei voida pelkästään nyt tässä toteutetulla passiivisella seuranta-asetelmalla arvi-  
oida ja tuloksiin liittyy siksi epävarmuutta. Tämä koskee erityisesti lämpimiä kasvukau-  
sia, jolloin terhojen kypsyminen mahdollisesti varhentui. Ongelma väistettiin käyttä-  
mällä analyysien pohjana osittain syys- ja lokakuun terhotulosten keskiarvoa.

Joinakin vuosina, kun jäljellä oli syyskuun alussa enää yksittäisiä huonoja terhoja, olisi  
seuranta ollut syytä jatkaa lokakuun alkuun. Myös hedelmöittyneet, mutta vajaasti  
kehittyneet siemenet olisi tullut kirjata tarkemmin. Kuivuuden ja äkillisen kylmäjakson  
vuoksi 2002 puihin kiinnijääneiden terhojen elinvoimaisuus olisi pitänyt selvittää. Oli-  
vatko siemenet fysiologisesti jo kehittyneitä ja kuinka nopeasti niiden kunto heikkeni?

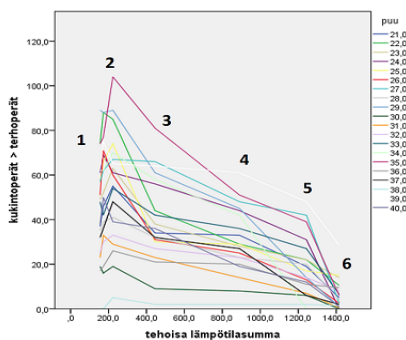
Seurannan alussa 1999 Framnäsissa iso revennyt oksahaara pudotti seurantaoksat sa-  
malla naapuripuulta. Seuraavana keväänä haara sortui vielä yhdestä tammesta vieden  
kaikki seurantaoksat. Puut korvattiin kauempana havaintolohkolta olevilla puilla seu-  
raavina vuosina. Asetelmasta tuli tämän vuoksi ehkä Lenholmia heterogeenisempi.

Seurantaoksia hävisi myös työkoneiden repäisemänä tai korkealta versoja napsineiden  
lehmien syöminä. Ne korvattiin toisiin aivan kukinnan alussa, mutta ei enää loppu-  
kesällä. Yksittäisiä merkintäliuskoja katosi silloin tällöin. Tuulessa lehtien ollessa täysi-  
kokoisia syntyi helposti virheitä. Tulos saattoi tulla kirjatuksi väärin, esimerkiksi kukka  
kukintoperän asemesta jne. Vuodelta 2006 puuttui Lenholmista yhden havaintokerran  
tulokset.

## 12 JOHTOPÄÄTÖKSET

Havaintovuosien ja seurantakohteiden kukinta väheni eri vuosina varsin samankaltaisesti vaiheittain emikukinnan huipusta terhosatoon. Taitekohtien sijoittumiseen ja jyrkkyyteen vaikuttavat kukinta- ja lisääntymisbiologiset yksityiskohdat. Näkyvän kukinnan ohella myös solukon sisäiset: initiaatio, hedelmöitys ja tsygootin kehitys siemeneksi ilmenevät eri vaiheissa. Määrittämällä sytologisesti niiden ajankohdat ja runsaus voitaisiin kuvaajien tulkintaa jatkossa edelleen tarkentaa. Tässä tieto hedelmöityksen ajoittumisesta perustuu artikkeleihin eri valkotammilajien kehityksestä (esim. Cecich 1997, Boavida ym. 2001, Deng ym. 2008).

Kukinnan kuvaajien (kuva 14): emikukintahuippuun (2) asti nouseva trendi taittuu laskuun, joka jatkuu hedelmöitykseen (3). Kukat ja kukinnot vähenevät itseinkompatibilitetti -mekanismien vuoksi nopeasti pölytyksen — hedelmöityksen välillä. Hedelmöityksen jälkeen resurssit mitä ilmeisimmin allokoidaan tarkemmin ristisiittoisten siementen hyväksi. Trendi loivenee siementen koon kasvun (4), kypsymisen (5) aikaan ja jyrkkenee jälleen varisemisen (6) alkaessa (taulukko 13). Kaikissa vaiheissa terhoja häviää. Myös ekologiset tekijät, kuten kuivuus tai tuholaiset vaikuttavat tuloksiin. Ehkä häviämisen syitä pohdittaessa tulisi tarkemmin tarkastella onko kyseessä kyse myöhäisen itseinkompatibilitetin vai itsesiitosdepression ilmentymä (esim. Boavida 2001).



Kuva 14. Kukinnan keskeisimmät vaiheet: 1-6 esimerkikuvassa.

Lasketun emikukista terhoja -suhteen (0-7,5 %) suurin arvo on alhaisempi kuin muualla on raportoitu (esim. Kleinschmit 1993: 0-30 % ja Cecich ym. 1997: 0-20 %). Kuutena vuonna kahdeksasta kukinnan kuvaajissa näkyi selkeä emikukintapiikki: terävä luku-

määrähuippu (kuva 4). Myös yleisesti heikompi siementuotto esiintymisen äärialueilla ja laskennan perustuminen tässä pelkästään lokakuun alun terhohavaintoihin saattoivat vaikuttaa suhteen pienuuteen.

Hedekukintaan mennessä kertynyt lämpösumma vaihtelee varsin paljon vuosien välillä (taulukko 12). Myös kukinnan ajankohta vaeltaa lähes nelisen viikkoa ääripäiden välillä, eikä sille löydy selitystä lämpösummien vaihtelusta. Yksittäiset tammetsikat voivat myös kukkia keskenään varsin eriaikaisesti, samoin tammimetsiköt niiden sijainnista riippuen (kuvat 1, 2). Esiintymän kukinta voi sääolosuhteista johtuen joko pitkittyä tai tiivistyä. Seurauksena on mitä ilmeisimmin, että jälkeläistöissä geneettiset yhdistelmät vaihtelevat ja perimän monimuotoisuus pysyy paremmin yllä. Samalla tammipopulaatio pystyy ehkä väistämään tuholaiskantojen kasvun haitallisen suuriksi.

Terhosadon odotusarvo oli heikko, jos hedekukinta jäi myöhäiseksi (taulukko 16). Se oli erityisen huono, jos kukinta alkoi vasta kesäkuun puolella (1999, 2003, 2005). Myöhästyminen näkyi lähes heti suoraviivaisesti emikukkien määrän vähenemisenä, mitä enemmän kukinnan alku viipyi (kuva 11). Havainto kaipaa vielä lisätukea. Tammen on varmistettava terhojen valmistuminen ennen kriittistä syksyn kylmenemistä, muuten lisääntymispanos valuu hukkaan ja ehkä myös seuraava kukinta vaarantuu. Kasvukauden lämpösumman ohella kukintaa ohjaa ehkä jonkinlainen valoinduktioon perustuva mekanismi, joka toimii erityisesti myöhäisiksi ajautuneina kukintakeväinä. Sinänsä lämpösummista ei siemensadon onnistuminen viime vuosikymmenellä ollut kiinni.

Tammien fenologian seurannan avulla joukosta löydettiin kukinnaltaan aikaisimmat tyypit (kuva 1) ja siementuotoltaan varhimmat yksilöt (kuva 10). Vertailu on aiheellista tehdä kokoluokkien sisällä, kukinta voi olla myös puiden ikään ja asemaan sidonnaista. Kukinnaltaan vanhat reunapuut olivat keskimäärin aikaisimpia, syyt voivat usein olla ekologisia. Nestevirtaus alkaa syväjuurisilla ja runsaammin kokonaissäteilyä saavilla isolatvuoksisilla puilla usein nuoria varhemmin. Suhteellisen nuoret puut, F10, L39 osoittautuivat kuitenkin siementuottopotentialtaan lupaavimmiksi. Mutta terhosatoa niiden suurilatvuksilla naapuripuilla saattoi olla merkittävästi enemmän (kuva 10).

Tammen suhteen on positiivinen vire jo ennakolta, sillä se kukkii verraten säännöllisesti. Luotettava, toimiva ennuste voi kuitenkin edellyttää vuosien etukäteisseurantaa. Mitä paremmin lisääntymisen yksityiskohdat, tarkasteltava puusto, kukinnan olosuh-

teet ja sään vaihtelut tunnetaan, sitä luotettavammin voidaan ennustaa siementuoton onnistumista jo kasvukauden alkupuolelta lähtien. Yllätyksiä tulee silti esimerkiksi tuholaisten, viileiden säiden tai kuivuuden muodossa, sillä kukinnan jälkeinen olosuhteiden vaihtelu voi tehdä nopeasti tyhjiksi ennakoarviot. Usein vasta elokuun puolenvälin jälkeen ennusteessa päästään riittävään tarkkuuteen satopotentialin arvioimiseksi.

Seurannan havainnot voidaan tiivistää seuraaviin kukintaprosessin ja terhotuoton onnistumista keskeisimmin ennustaviin vaiheisiin ja yksityiskohtiin. Kukinnan ja lisääntymisen kannalta riittävän suotuisia ovat lähellä keskimääräistä olevat olosuhteet:

#### 1. Edellisellä vuodella on seuraavaan kukintaan ulottuva jälkivaikutus

edeltävän syksyn terhosato	runsas – keskimääräinen – vähäinen
edellisen kevään kukinnan alku	myöhäinen – normaali – aikainen
edellisvuotinen lämpösumma	alhainen – lähellä keskiarvoa – korkea
edeltävän talven kylmäjaksot	pitkiä, kylmiä – tavanomaisia – leutoja

- kukinnan initiaatio, fysiologinen latautuminen

#### 2. Kukintakevät ratkaisee kukinnan onnistumisen

kukinnan alkaminen	myöhäinen – normaali – aikainen
lämpösumma kukintaan asti	hidas kertymä – keskimääräinen – nopea
kevään säteily ja lämpötila	pilvistä, viileää – tavallista – aurinkoista, lämmintä
maan kosteus ja sateet	kuivaa – puolikosteaa – märkää

- kukinnan ajoittuminen, kukintojen synkronia, pölytyksen onnistuminen

#### 3. Kasvukausi mahdollistaa siementen kasvun ja satotuloksen

kasvukauden sateisuus	kuivuutta – normaalia – sateista
poikkeukselliset lämpötilat	hallat – lähellä keskiarvoja – hellejaksot
tuholaisia ja tuhoja	runsaasti – tavanomaisesti – ei tuhoja
kasvukauden lämpösumma	alhainen – lähellä keskiarvoja – korkea

- hedelmöitys, siementen kehitys, tuhojen aiheuttajat

#### 4. Tammipuiden perimä ja ympäristö – lisääntymistuloksen reunaehdot

puun kasvurytmi	myöhäinen – normaali – aikainen
risteytymiskyky ja kukintarunsaus	vähäinen, heikko – hyvä – poikkeuksellinen, runsas
latvuksen koko	pieni, matala – keskikokoinen – suuri, korkea
latvuksen ympäristö ja tila	täystiheä – puoliavoin, reuna – avoin

- puun perimä, korkeusasema ja sijoittuminen, latvuksen koko

## 13 TUTKIMUSTARPEET

Havaintojen tueksi kaivataan jatkoseurantaa, joka varmentaa tehtyjä päätelmiä:

### a) Lisähavainnot kukinnan kehityksestä

Myöhäinen hedekukinta ja sen yhteys terhosadon epäonnistumiseen vaikuttaa kiinnostavalta jatkotutkimuksen aiheelta. Seurantajakso 1999-2006 oli lyhyt luotettavien päätelmien tekoon ja edellyttää siksi lisähavaintoja. Myöhäisen hedekukinnan, vähenevän emikukinnan ja heikon sadon välinen todellinen yhteys jää vielä osin peittoon. Yleisluontoinen arvaus, että vaihtelu liittyy suurisiemenisten lajien mast –dynamiikkaan, jossa epäonnistunut sato lataa resursseja seuraavaa lisääntymisvuotta varten.

Aineistossa ilmenneen, osittain selittämättä jääneen vaihtelun syitä ei päästy testamaan riittävän yksityiskohtaisella säädätällä (ilmakosteus, sade, tuuli). Sähavainto-asetat ovat kaukana havaintopaikoista ja riittävän luotettavaa paikallista sadedataa ei ollut saatavilla. Sadedatan avulla voidaan yrittää testata allergiaseurannoissa kerättyjen siitepölymäärien vaihtelua ilman kosteuden vaikutuksen selvittämiseksi.

Yksittäisten tammien osuutta ja kukinnan ajoittumisen merkitystä geenivirtaan tulisi tarkemmin selvittää; erityisesti myöhäisten ja aikaisten pölyttäjapuiden vaihtelevia risteytymiskombinaatioita ja niiden osuutta geenipoolissa. Lisää yksityiskohtia kaivataan yksittäisten hyvin satoisten tai toisaalta kukkimattomien tammipuiden ja muiden poikkeusyksilöiden käyttäytymisestä. Terhotuottokyvyltään poikkeukselliset yksilöt ovat siemenhuollon kannalta kiinnostavia, semminkin jos näihin liittyy myös muita positiivisia ominaisuuksia. Terhojen kypsyminen, itämiskyvyn kehittyminen, siemensadon vakaus kaipaa vielä lisähavaintoja sekin.

### b) Tammen kukinnan mallintaminen

Erilaisilla tuhotekijöillä on osuutensa tammen ”latvusarkkitehtuurin” muovautumiseen. Uusien lyhytversojen ja oksien dynamiikka odottaa vielä tarkempaa selvitystä. Joinakin vuosina maahan varisi runsaasti tikkumaisia kesäversoja (cladogenesis), joskus puissa näkyi runsaasti tammenversojäytäjäkoin kuivattamia oksia ja lähes aina tammenhärmä vei heti yhteyttämispinnan keskikesän kasvupyrähdyksen uusilta kesäversoilta.

Puiden latvusten arkkitehtuurin muotoutumista, kesäversojen määrää ja dynamiikkaa: uusien versojen syntymistä ja vanhojen häviämistä olisi jatkoseurannassa tarkemmin syytä tarkastella ja tehdä havaintoja. Myös tuholaitten, erityisesti hallamittarin ja tammenversojäytäjäkoin, esiintymisestä kaivataan lisää tietoja, jotta niiden vaikutus terhosatojen vaihteluun sekä latvusten ja oksien arkkitehtuuriin selkiytyy.

Kukintatulokset voidaan liittää osaksi puumalleja. Seurantatammien latvuksista voidaan tehdä mahdollisimman realistinen 3D-kuvaus esimerkiksi laserkeilauksella ja ottamalla aikajakso mukaan saadaan 4D-malli. Malleja tarvitaan lisääntymisen tarkempaan analysointiin ja niitä voidaan täydentää soveltuvasti erikseen oksien tasolta kerätyllä seurantatiedolla. Kukinnan mallintamista voitaisiin testata esimerkiksi LIGNUM ohjelman avulla (esim. Perttunen ym. 1998).

Puiden valo-olosuhteet: kokonais- ja hajasäteilyn määrä ja muiden puiden latvuksien varjostus vaihtelee merkittävästi (Grant 1997). Latvusmalli avaa uusia mahdollisuuksia analysoida säteilyn osumista latvuksen eri osiin ja vaikutusta kukintaan ja siementuottoon. Siksikin tarvitaan lisää havaintoja tammien kukinnasta ja siementuotosta latvusten eri korkeuksilta ja ilmansuunnista.

Laserkeilausta on sovellettu puiden kartoituksen, esimerkkinä on Tanhuanpää ym. (2014) kartoitus Helsingin katupuista. Mallintamisen lähtöaineistoksi sopii kuitenkin tavoiteltavan tarkkuuden vuoksi pulssitiheydeltään lentokuvausta parempi TSL-kuvaus maastoajoneuvosta.

### **c) Kukinnan vaihtelu ja ilmastollinen sopeutuneisuus**

Kukinnan vaihtelun ja ilmastollisen sopeutuneisuuden välinen yhteys on kiinnostava jatkotutkimuksen aihe. Metsätammen kevätpuun kasvu alkaa noin viikkoa lehtiin puhkeaminen aiemmin (Longman ja Coutts 1974). Hedekukinta alkaa arviolta lehtien puhkeamisen aikaan ja sitä edeltää meioosien käynnistyminen. Kasvun käynnistymisen ja kukinnan alkamisen välistä läheistä ajallista yhteyttä voidaan dendrokronologiassa ehkä hyödyntää ja selvittää aiempaa luotettavammin tammen lisääntymisen kannalta suotuisia ajanjaksoja menneisyydessä. Dendrokronologian menetelmät voivat ehkä myös tarkentaa stratigrafiaan perustuvia arvioita tammen levinneisyydestä aiempina lämpökausina.



**LÄHTEET:**

- Aalto, M. & Uusinoka, R. 1978. 8000-year-old *Quercus* and *Myriophyllum* leaves from bottom clays of a lake in southern Finland. *Memor.Soc.Fauna Flora Fennica* 54:7-11.
- Alapassi, M. & Alanen, A. (toim.) 1988. Lehtojensuojelutyöryhmän mietintö. Komiteamietintö 1988:16. Ympäristöministeriö. Helsinki 178s.
- Andersen, ST. 1974. Wind conditions and pollen deposition in a mixed deciduous forest. II. Seasonal and annual pollen deposition 1967-72. *Grana* 14: 64-72.
- Axelrod, DI. 1983. Biogeography of oaks in the Arcto-Tertiary Province. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 70 (4): 629-657.
- Bary-Lenger, A. & Nebout, J-P. 1993. Les chênes pédonculé et sessile en France et en Belgique. Editions du Perron. Alleur-Liège. 604s.
- Beckett, K., Freer-Smith PH. & Taylor, G. 2000. The capture of particulate pollution by trees at five contrasting urban sites. *Arboricultural Journal* 24: 208-230.
- Bertin, RI. 2008. Plant phenology and distribution in relation to recent climate change. *Journal of the Torrey Botanical Society*. 135 (1): 126-146.
- Bianco, P. & Schirone, B. 1985. On *Quercus coccifera* L. s.l: Variation in reproductive phenology. *Taxon* 34 (3): 436-439.
- Boavida, LC., Varela, CM. & Feijo, JA. 1999. Sexual reproduction in the cork oak (*Quercus suber* L.) I. The progamic phase. *Sexual Plant Reproduction* 11: 347-353.
- Boavida, LC., Varela, CM. & Feijo, JA. 2001. Sexual reproduction in the cork oak (*Quercus suber* L.) II. Crossing intra- and interspecific barriers. *Sexual Plant Reproduction* 14: 143-152.
- Bondestam, K. 1997. Tammen siitepölyt Helsingissä 1991-1995. Teoksessa: Haahtela, T. & Sorsa, P. Allergiakasvit. Kirjayhtymä. s. 193.
- Bonner, FT. & Vozzo, JA. 1987. Seed biology and technology of *Quercus*. Gen. Tech. Rep. SO-66. New Orleans, LA: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Southern Forest Experiment Station. 34 s.
- Bonnet-Masimbert, M. 1973. Problème de l'irrégularité des glandées: Peut-être un aspect entomologique? *Revue Forestiere Francaise* (5): 375-377.
- Borgardt, SJ. & Nixon, KC. 2003. A comparative flower and fruit anatomical study *Quercus acutissima*, A biennial-fruited oak from the *Cerris* -group (Fagaceae). *American Journal of Botany* 90 (11): 1567-1584.
- Bossema, J. 1979. Jays and oaks. An eco-ethological study of a symbiosis. *Behaviour* 70: 1-117.

- Brown, RC. & Mogensén, HL. 1972. Late ovule and early embryo development in *Quercus gambelii*. *American Journal of Botany* 59 (3): 311-316.
- Burd, M. & Allen TFH. 1988. Sexual allocation strategy in wind-pollinated plants. *Evolution* 42: 403-407.
- Burger, WC. 1975. The species concept in *Quercus*. *Taxon* 24 (1): 45-50.
- Butorina, AK. 1993. Cytological study of diploid and spontaneous triploid oaks. *Annales des Sciences Forestières* 50 (suppl1):144-150.
- Camus, A. 1938-1954. Les Chênes. Monographie du genre *Quercus*. 1-3 Paris. Paul Lechevalier. 686s.+830s.+1314s.
- Cecich, RA. 1994. The reproductive biology of *Quercus*, with an emphasis on *Q. rubra*. Teoksessa: Isebrands, JG., & Dickson, RE. (toim.): *Biology and silviculture of northern red oak in the North Central Region: A Synopsis*. Dept. of Agriculture, Forest Service. General Technical Report NC-173. s. 11-19.
- Cecich, RA. 1997. Pollen tube growth in *Quercus*. *Forest Science* 43 (1): 140-146.
- Cecich, RA. & Sullivan, NH. 1999. Influence of weather at time of pollination on acorn production of *Quercus alba* and *Quercus velutina*. *Canadian Journal of Forest Research* 29: 1817-1823.
- Corden, J. & Millington, W. 1999. A study of *Quercus* pollen in the Derby area, UK. *Aerobiologia* 15: 29-37.
- Corti, R. 1955. Ricerche sul ciclo riproduttivo di specie del genere *Quercus* della flora Italiana. II: Contributo alla biologia ed alla sistematica di *Quercus suber* L. e in particolare delle forme sviluppo biennale della ghianda. *Annali della Accademia Italiana di Scienze Forestali* 4: 55-143+liites.
- Coulianos, C-C. & Holmåsen, I. 1991. Galler. En fälthandbok om gallbildningar på vilda och odlade växter. Interpublishing. Stockholm. 317s.
- Craft, KJ. & Ashley, MV. 2010. Pollen mediated gene flow in isolated and continuous stands of bur oak, *Quercus macrocarpa* (Fagaceae). *American Journal of Botany* 1999-2006.
- Crawley, M. 2007. Plant-herbivore dynamics. Teoksessa: Crawley, M. (ed). *Plant ecology*. Blackwell Publishing. Singapore. s. 427-429.
- Crawley, MJ. & Long, CR. 1995. Alternate bearing, predator satiation and seedling recruitment in *Quercus robur* L. *Journal of Ecology* 83: 683-696.
- Crepet, WL. & Nixon, KC. 1989. Earliest megafossil evidence of Fagaceae: Phylogenetic and biogeographic implications. *American Journal of Botany* 76: 848-855.

- Crepet, W.L. & Nixon, K.C. 1989b. Extinct transitional Fagaceae from the Oligocene and their phylogenetic implications. *American Journal of Botany* 76: 1493-1505.
- Deng, M., Zhou, Z-K., Chen, Y-Q. & Sun, W-B. 2008. Systematic significance of the development and anatomy of flowers and fruit of *Quercus schottkyana* (subgenus *Cycloblanopsis*: Fagaceae). *Int. J. of Plant Sciences* 169 (9): 1261-1277.
- Dimoulas 1979. Etude de divers aspects de la reproduction sexuée chez le noisetier (*Corylus avellana* L.) Université de Bordeaux II, France, Ph.D. Diss. Siteerattu: Germain, E. 1994. The reproduction of hazelnut (*Corylus avellana* L.): A review. *Acta Horticulturae* 351: 195-209.
- Donner, K. 1925. Anteckningar om eken i Bromarf socken. *Forstlig Tidskrift* 42(3): 67-77.
- Donner, J.J. 1972. Pollen frequencies in the Flandrian sediments of Lake Vakojärvi, South Finland. *Societas Scientiarum Fennica, Commentationes Biologicae* 53: 1-19.
- Ducousso, A., Michaud, H. & Lumaret, R. 1993. Reproduction and gene flow in the genus *Quercus* L. *Annals of Forest Science* 50 (suppl1): 91-106.
- Elena-Rossello, J.A., Rio de JM., Garcia Valdecantos, J.L., Santamaria, I.G. 1993. Ecological aspects of the floral phenology of the cork-oak (*Q. suber* L): why do annual and biennial biotypes appear? *Annals of Forest Science* 50 (suppl1): 114-121.
- Elshibi, S., Raisio, J., Varis, S., Vakkari, P. & Pulkkinen, P. 2015. Genetic variation of pedunculate oak (*Quercus robur* L.) in the urban woodlands of Helsinki. *Scandinavian Journal of Forest Research*. DOI: 10.1080/02827581.2015.1063685.
- Ennos, R. 1994. Estimating the relative rates of pollen and seed migration among plant populations. *Heredity* 72: 250-259.
- Fagerholm, J. 2012. Kokemuksia Suomessa viljellyistä tammilajeista. *Sorbifolia* 43 (1): 5-23.
- Feret, P.P., Kreh, R.E., Merkle, S.A. & Oderwald, R.G. 1982. Flower abundance, premature acorn abscission and acorn production in *Quercus alba* L. *Botanical Gazette* 143 (2): 216-218.
- Ferris, C., King, R.A., Väinölä, R. & Hewitt, G.M. 1998. Chloroplast DNA recognizes three refugial sources of European oaks and suggests independent eastern and western immigrations to Finland. *Heredity* 80: 584-93.
- Ferris, C., Oliver, R.P., Davy, A.J. & Hewitt, G.M. 1993. Using chloroplasts reveal an ancient divide across Europe. *Molecular Ecology* 2: 337-344.
- Freedman, D Lane, D. 1983. A non-stochastic interpretation of reported significance levels. *J. Bus. econ. Stat.* 1, 292-298.

- Garcia-Mozo, H., Galan, C., Gomez-Casero, MT. & Dominguez-Vilches, E. 2000. A comparative study of different temperature accumulation methods for predicting the start of the *Quercus* pollen season in Córdoba (South West Spain). *Grana* 39: 194-199.
- Germain, E. 1994. The reproduction of hazelnut (*Corylus avellana* L.): A review. *Acta Horticulturae* 351: 195-209.
- Grant, RH. 1997. Partitioning of biologically active radiation in plant canopies. *International Journal of Biometeorology* 40:26-40.
- Haahtela, T. & Sorsa, P. 1997. Allergiakasvit. Kirjayhtymä. 366s.
- Hagman, M. 1975. Incompatibility in forest trees. *Proceedings of the Royal Society London B*, 188: 313-326.
- Hardwick, B. 2009. National oak gall wasp survey - mapping with parabiologists in Finland. *Julkaisematon tutkimusraportti*. 32s.
- Helama, S., Läänelaid, A., Raisio, J. & Tuomenvirta, H. 2009. Oak decline in Helsinki portrayed by tree-rings and soil data. *Plant and Soil* 319: 163-174.
- Helama, S., Läänelaid, A., Raisio, J., Mäkelä, HM., Hilasvuori, E., Jungner, H. & Sonninen, E. 2014. Oak decline analyzed using intra-annual radial growth indices,  $\delta^{13}\text{C}$  series and climate data from rural hemiboreal landscape in southwestern-most Finland. *Environmental Monitoring and Assessment*, 186: 4697-4708.
- Hirst, J. 1952. An automatic volumetric spore trap. *Annals Applied Biology* 39: 257-265.
- Hjelmqvist, H. 1953. The embryo sac development of *Quercus robur* L. *Phytomorphology* 3: 377-384.
- Holmquist, L., Ekeboom, A., Alm Kübler, K. & Vesterberg, O. 2005. Airborne birch and oak pollen grains and birch pollen allergens at a common sampling station in Stockholm. *Grana* 44: 104-107
- Hämet-Ahti, L., Palmén, A., Alanko, P. & Tigerstedt, P. 1992. Suomen puu- ja pensaskasvio. *Dendrologian Seura- Dendrologiska Sällskapet ry*. 373s.
- Isotalo, J. 2016. Sähköpostiviesti 12.2. 2016.
- Jensen, JS., Gillies, A., Csaikl, UM., Munro, R., Madsen SF., Roulund, H. & Lowe, A. 2002. Chloroplast DNA variation within the Nordic countries. *Forest Ecology and Management* 156: 167-180.
- Johnsson, H. 1946. Chromosome numbers of twin plants of *Quercus robur* and *Fagus sylvatica*. *Hereditas* 32: 469-472.
- Jones, EW. 1959. *Quercus* L. *Biological flora of the British Isles*. s. 169-222.

- Jovanovic, M. & Tucovic, A. 1975. Genetics of common and sessile oak (*Quercus robur* L. and *Q. petraea* Liebl.) *Annales Forestales (Zagreb)* 7 (2): 23-53.
- Kasprzyk, I. 2009. Forecasting the start of *Quercus* pollen season using several methods -the evaluation of their efficiency. *International Journal of Biom.* 53: 345-353.
- Kaul, RB. 1985. Reproductive morphology of *Quercus* (Fagaceae). *American Journal of Botany* 72 (12): 1962-1977.
- Kaul, RB. 1986. Evolution and reproductive biology of inflorescences in *Lithocarpus*, *Castanopsis*, *Castanea* and *Quercus* (Fagaceae). *Annals of the Missouri Botanical garden* 73 (2): 284-296.
- Kaul, RB., Abbe, EC. & Abbe LB. 1986. Reproductive phenology of the oak family (Fagaceae) in the lowland rain forests of Borneo. *Biotropica* 18 (1): 51-55.
- Kleinschmit, J. 1993. Intraspecific variation growth and adaptive traits in European oak species. *Annals of Forest Science* 50 (suppl1): 166-185.
- Knapp, EE., Goedde, MA. & Rice KJ. 2001. Pollen-limited reproduction in blue oak: implications for wind pollination in fragmented populations. *Oecologia* 128: 48-55.
- Koponen, S., Niemelä, P., Lindgren, M. & Karhu, K. 1990. Kääriäistuhot Ruissalon tammimetsissä. Turun kaupunki, ympäristötoimiston julk. 6/90.
- Koski, V. 1991. Generative reproduction and genetic processes in nature. Teoksessa: Giertych, M. & Matyás, C. (eds.): *Genetics of Scots pine. Developments in plant genetics and breeding* 3. s. 59-72.
- Koski, V. & Raisio J. 1994. Jalojen lehtipuittemme geenivarat talteen. Suojelukohteiden puusto ja lehtokasvillisuus säilyvät asianmukaisella hoidolla. Helsingin Sanomat, yliökirjoitus 5.8.1994
- Kramer, A., Ison, JL., Ahsley, MV., & Howe, HF. 2008. The paradox of forest fragmentation genetics. *Conservation Biology* 22 (8): 878-885.
- Kramer, PJ. & Koslowski, TT. 1979. *Physiology of woody plants*. Academic Press Inc, Ltd. London. 811s.
- Lahtinen, M., Pulkkinen, P. & Helander, ML. 1996. Potential gene flow by pollen between English Oak (*Quercus robur* L.) stands in Finland. *Forestry Studies*, 28: 47-50.
- Lappalainen, H & Heikinheimo, M 1992. Relations between climate and plant phenology. Part 1. Survey of plant phenological observations in Finland from 1896 to 1965. *Meteorological publications* 20:1 -74s.
- Ledig, F.T. 1986. Heterozygosity, heterosis and fitness in outbreeding plants. Teoksessa: Soule, M.E. ed: *Conservation biology*. Sinauer Associates, Sunderland, MA. s.77 -104.

- Lexer, C., Heinze, B., Gerber, S., Macalka-Kampfer, S., Steinkellner, H., Kremer, A. & Glössl, J. 2000. Microsatellite analysis of maternal half-sib families of *Quercus robur*, pendunculate oak: interfering the number of pollen donors from offspring. *Theoretical and Applied Genetics* 100: 858-865.
- Longman, KA. & Coutts, MP. 1974. Physiology of oak tree. Teoksessa: Morris, MG. & Perring, FN. (eds.) 1974. *The British Oak*. EW Classey LTD. London.
- Lowe, A., Harris, S. & Ashton, P. 2006. *Ecological genetics. Design, Analysis and Application*. Blackwell Publishing. 326s.
- Luomajoki, A. 1986. The latitudinal and yearly variation in timing of microsporogenesis in *Alnus*, *Betula* and *Corylus*. *Hereditas* 104: 231-243.
- Manos, PS., Doyle JJ. & Nixon, KC. 1999. Phylogeny, biogeography, and processes of molecular differentiation in *Quercus* subgenus *Quercus* (Fagaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 12 (3): 333-349.
- Mattila, A., Pakkanen, A., Vakkari, P. & Raisio, J. 1994. Genetic variation in English Oak (*Quercus robur* L.) in Finland. *Silva Fennica* 28 (4): 251-256.
- Mattila, A., Vakkari, P., Pulkkinen, P. & Raisio, J. 1996. Tammella on kysyntää - mistä viljelymateriaali? *Metsänjalostussäätiö* 1995: 22-29.
- Mayr, E. 1970. *Populations, species and evolution*. Cambridge. Harvard University Press. 453s.
- Merkle, SA., Feret, PP., Croxdale, JG. & Sharik, TL. 1980. Development of floral primordia in white oak. *Forest Science* 26 (2): 238-250.
- Mogensen, HL. 1975a. Fine structure of the unfertilized, abortive egg apparatus in *Quercus gambelii*. *Phytomorphology* 25: 19-30.
- Mogensen, HL. 1975b. Ovule abortion in *Quercus* (Fagaceae). *American Journal of Botany* 62: 160-165
- Mosandl, R. & Kleinert, A. 1998. Development of oaks (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) emerged from bird-dispersed seeds under old-growth pine (*Pinus sylvestris* L.) stands. *Forestry Ecology and Management* 106: 35-44.
- Nielsen, AB., Møller, PF., Giesecke, T., Stavngaard, B., Fontana, SL. & Bradshae, RHW. 2010 The effect of climate conditions on inter-annual flowering variability monitored by pollen traps below the canopy in Draved Forest, Denmark. *Vegetation History and Archæobotany* 19: 309-323.
- Nikinmaa, E., Messier, C., Sievänen, R., Perttunen, J. & Lehtonen, M. 2003. Shoot growth and crown development: effect of crown position three-dimensional simulations. *Tree Physiology* 23:129-136.

- Nixon, KC. 1993. Intrageneric classification of *Quercus* (Fagaceae) and typification of sectional names. *Annals of Forest Science* 50 (suppl1): 25-34.
- Norris-Hill, J. 1998. A method to forecast the start of the *Betula*, *Platanus* and *Quercus* pollen seasons in North London. *Aerobiologia* 14: 165-170.
- Olsson, U. 1975a. A morphological analysis of phenotypes in populations of *Quercus* (Fagaceae) in Sweden. *Botaniska Notiser* 128: 55-68.
- Olsson, U. 1975b. On the size and microstructure of pollen grains of *Quercus robur* and *Q. petraea* (Fagaceae). *Botaniska Notiser* 128: 256-264.
- Ouden, den J., Jansen, PA. & Smit, R. 2005. Jays, mice and oaks: Predation and dispersal of *Quercus robur* and *Q. petraea* in North-western Europe. *Teoksessa: Forget, P-M., Lambert, JE., Hulme, PE. & Vander Wall, SB. Seed Fate: Predation, Dispersal and Seedling Establishment. Cabi Publishing. Wallingford-Cambridge. ISBN 0 85199 806 2. s. 223-240.*
- Perttunen, J., Sievänen, R. & Nikinmaa E. 1998. LIGNUM: A model combining the structure and functioning of trees. *Ecological Modelling* 108: 189-198.
- Petit, RJ., Brewer, S., Bordács, S., Burg, K., Cheddadi, R., Coart, E., Cottrell, J., Csaikl, UM., Dam van, B., Deans, JD., Espinel, S., Fineschi, S., Finkeldey, R., Glaz, I., Goiccochea, PG., Jensen, JS., König, AÖ., Lowe, AJ., Madsen SF., Mátyás, G., Munro, RC., Popescu, F., Slade, D., Tabbener, H., Vries de SGM., Ziegenhagen, B., Beaulieu de JL. & Kremer, A. 2002. Identification of refugia and post-glacial colonisation routes of European white oaks based on chloroplast DNA and fossil pollen evidence. *Forest Ecology and Management* 156 (1): 49-74.
- Pluess, AR., Sork, VL., Dolan, B., Davis FW., Grivet, D., Merg, K., Papp, J. & Smouse, PE. 2009. Short distance pollen movement in a wind-pollinated tree *Quercus lobata* (Fagaceae). *Forest Ecology and Management* 258: 735-744.
- Qi, Y., Favorite, J., Chin, KL. & Xiao, Y. 2006. Physiological, anatomical, and ecological characteristics of southern live oak. *Teoksessa: Connor, KF. (ed.). Proceedings of the 13<sup>th</sup> biennial southern silvicultural research conference. Gen. Tech. Rep. SRS-92, NC. Us. Department of Agriculture, Forest Service, Southern Res. Station.s. 448-452.*
- Raisio, J. 1998. Tammen (*Quercus robur* L.) kukinta ja risteytykset Inkoon siemen-  
viljelyksellä 1995-1996. Metsänjalostuksen pro gradu. Helsingin yliopisto,  
Kasvibiologian laitos. Julkaisematon opinnäyte. 41s+liites.
- Ranta, E., Rita, H. & Kouki, J. 2012. *Biometria, tilastotiedettä ekologeille. Gaudeamus. Helsinki. 569s.*
- Rantio-Lehtimäki, A., Viander, M. & Koivikko, M. 1994. Airborne birch pollen antigens in different particle sizes. *Clinical Experimental Allergy* 24: 23-28.
- Redfern, M. 2011. *Plant galls. Collins. London. 562s.*

- Reuter, E. 1913. Några ord om eken, dess återväxt och tillväxt särskilt I vår sydvästra skärgård. Finska Forstföreningens Meddelanden XXX Bandet, Häfte 11.
- Roslin, T., Laine A-L. & Gripenberg, S. 2007. Spatial population structure in an obligate plant pathogen colonizing oak *Quercus robur*. *Functional Ecology*. 21 (6):1168-1177.
- Rust, S. & Roloff, A. 2004. Acclimation of crown structure to drought in *Quercus robur* L – intra- and interannual variation of abscission and traits of shed twigs. *Basic and Applied Ecology* 5: 283-291.
- Scaramuzzi, F. 1960. Ricerche sul ciclo riproduttivo di specie del genere *Quercus* della flora Italiana. 1. Osservazioni sul ciclo riproduttivo e sulla embriologia in *Quercus aegilops* L. *Annali Accademia Italiana di Scienze Forestali* 9: 289-322.
- Schueler, S., Heinke-Schlünzen, K. & Scholz F. 2005. Viability and sunlight sensitivity of oak pollen and its implications for pollen-mediated gene flow. *Trees- Structure and Function* 19 (2): 154-161.
- Schueler, S. & Heinke Schlünzen, K. 2006. Modeling of oak pollen dispersal on the landscape level with a mesoscale atmospheric model. *Environmental Modeling & Assessment* 11: 179-194.
- Schönrogge, K., Walker, P. & Crawley, M. 2000. Parasitoid and inquiline attack in the galls of four alien, cynipid gall wasps: host switches and the effect of parasitoid sex ratios. *Ecological Entomology* 25:208-219.
- Schwartz, O. 1936. Entwurf zu einem natürlichen System der Cupuliferen und der Gattung *Quercus* L. *Notizblatt Botanisches Garten Museum Berlin-Dahlem* 13: 1-22.
- Sedgley, M. & Griffin, AR. 1989. Sexual reproduction of tree crops. Academic Press. 378s.
- Sharp, WM. & Chisman, HH. 1961. Flowering and fruiting in white oaks. I. Staminate flowering through pollen dispersal. *Ecology* 42: 365-372.
- Sharp, WM. & Sprague, VG. 1967. Flowering and fruiting in the white oaks. Pistillate flowering, acorn development, weather and yields. *Ecology* 48 (2): 243-251.
- Shaw, MW. 1974. The reproductive characteristics of oak. Teoksessa: Morris, MG & Perring, FN (eds.) 1974. *The British Oak*. EW Classey LTD. London 162-181.
- Silvertown, JW. 1980. The evolutionary ecology of mast seeding in trees. *Biological Journal of Linnean Society* 14: 235-250.
- Skult, H. 1965. *Quercus* L. - Tammen suku. Suuri kasvikirja II. s. 101-107. Otava. Keuruu.
- Slatkin, M. 1985. Rare alleles as indicators of gene flow. *Evolution* 39: 53-65.



- Sogo, A. & Tobe, H. 2006. Delayed fertilization and pollen-tube growth of *Fagus japonica* (Fagaceae). *American Journal of Botany* 93 (12): 1748-1756.
- Sohar, K., Helama, S., Läänelaid, A., Raisio, J. & Tuomenvirta, H. 2013. Oak decline in a southern Finnish forest as affected by a drought sequence. *Geochronometria* 41 (1): 92-103.
- Sork, VL. 1984. Examination of seed dispersal and survival in red oak, *Quercus rubra* (Fagaceae) using metal-tagged acorns. *Ecology* 65: 1020-1022.
- Sork, VL. & Bramble, JE. 1993. Prediction of acorn crops in three species of North American oaks: *Quercus alba*, *Q. rubra* and *Q. velutina*. *Ann.Sci. For* 50 (Suppl1.): 128-135.
- Stairs, GR. 1964. Microsporogenesis and embryogenesis in *Quercus*. *Botanical Gazette* 125 (2): 115-121.
- Steele, M., Wauters, LA. & Larsen KW. 2005. Selection, predation and dispersal of seeds by tree squirrels in temperate and boreal forests: are tree squirrels keystone carnivores? Teoksessa: Forget, P-M., Lambert, JE., Hulme, PE. & Vander Wall, SB. *Seed Fate: Predation, Dispersal and Seedling Establishment*. Cabi Publishing. Wallingford- Cambridge. ISBN 0 85199 806 2. s. 205-222.
- Steinhoff, S. 1993. Results of species hybridization with *Quercus robur* L. and *Quercus petraea* (Matt) Liebl. *Annals of Forest Science* 50 (suppl1): 137-143.
- Streiff, R., Ducouso, A., Lexer, C., Steinkellner, H., Glössl, J. & Kremer, A. 1998. Within-population genetic structure in *Quercus robur* L. and *Q. petraea* (Matt.) Liebl. *Molecular Ecology* 7: 317-28.
- Streiff, R., Ducouso, A., Lexer, C., Steinkellner, H., Gloessl, J. & Kremer, A. 1999. Pollen dispersal inferred from paternity analysis in a mixed oak stand of *Quercus robur* L. and *Q. petraea* (Matt.) Liebl. *Molecular Ecology* 8: 831-841.
- Stuessy, TF. 2009. *Plant taxonomy. The systematic evaluation and comparative data*. Columbia University Press. New York. 2. ed. 539s.
- Ståål, E. 1986. *Eken i skogen och landskapet. Södra Skogsägarna. Växjö*. 127s.
- Suomen lajien uhanalaisuus 2010. Punainen kirja. (toim.) Rassi, P., Hyvärinen, E., Juslén, A. & Mannerkoski, I. Ympäristöministeriö, Suomen Ympäristökeskus. 685s.
- Tanhuanpää, T., Vastaranta, M., Kankare, V., Holopainen, M., Hyyppä, J., Hyyppä, H., Alho, P., & Raisio, J. 2014. Mapping of urban roadside trees – a case study in the green register update process in Helsinki City. *Urban Forestry & Urban Greening* 13 (3): 562-570.

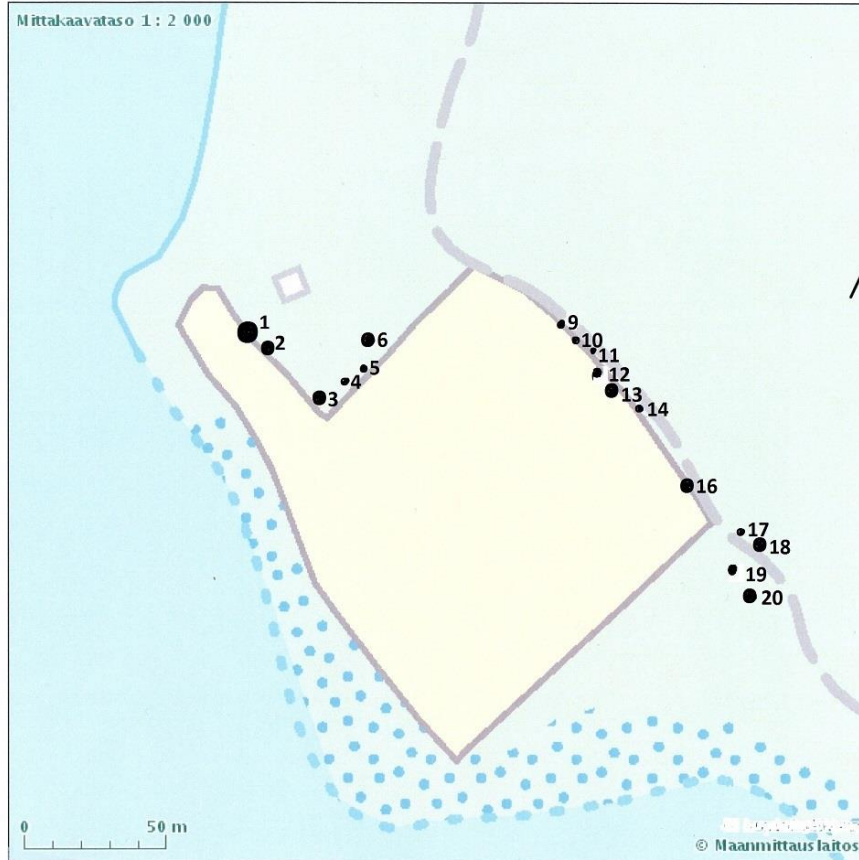
- Tikkanen, O-P & Lyytikäinen-Saarenmaa P. 2002. Adaptation of a generalist moth *Operophtera brumata* to variable budburst phenology of host plants. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 103: 123-133.
- Tikkanen, O-P. & Julkunen-Tiitto, R. 2003. Phenological variation as protection against defoliating insects: the case of *Quercus robur* and *Operophtera brumata*. *Oecologia* 136: 244-251.
- Trelease, W. 1924. The American Oaks. *Memoirs of NAS*. XX. Reprint 1969. 250s.
- Troshanin, PG. 1936. *Stenolechia gemmella* L. and its economical significance. Abstrakti: CAB Direct, Record Number 19370500860. Teoksesta: Plant Protection 1936 Leningrad (alkuteos venäjäksi). ss. 160-163.
- Tucker, JM., Neilson, RP. & Wullstein LH. 1980. Hermaphrodite flowering in Gambel Oak. *American Journal of Botany* 67 (8): 1265-1267.
- Tucovic, A. & Jovanovic M. 1970. Some characteristics of meiosis in common oak (*Quercus robur* L.). IUFRO, Sect. 22. Working group meeting on the sexual reproduction of forest trees. Varparanta, Finland 28.5.-5.6.1970. *Moniste* 15s.
- Vakkari, P., Blom, A., Rusanen, M., Raisio, J. & Toivonen, H. 2006. Genetic variability of fragmented stands of pendunculate oak (*Quercus robur*) in Finland. *Genetica* 127: 231-241.
- Valen van L. 1976. Ecological species, multispecies and oaks. *Taxon* 25 (2/3): 233-239.
- Varela, MC. & Valdivieso, T. 1996. Phenological phases of *Quercus suber* L. flowering. *Forest Genetics* 3 (2): 92-102.
- Weinreich, A. 1995. Regeneration in oak in gaps: Comparative studies of quality and stem-development of young oaks (*Quercus robur* L., *Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) grown under different light conditions. Abstracts of invited papers. s. IUFRO XX World Congress 6-12 August 1995 Tampere Finland
- White, TL., Adams, WT., Neale, DB. 2007. *Forest genetics*. Cabi. Trowbridge. 682s.
- Winkler, A, Ridgway, G, Webster, M, Smith, S, Nichols, T. 2014. Permutation inference for general linear model. *NeuroImage*, 92:381-397.
- Wolgast, LJ. 1978. Effects of site quality and genetics on Bear oak mast production. *American Journal of Botany* 65 (4): 487-489.
- Wolgast, LJ. & Stout, BB. 1977. The effects of relative humidity at the time of flowering on fruit set in Bear oak (*Quercus ilicifolia*). *Amer. J. Bot.* 64 (2): 159-160.
- Yacine, A. & Bouras, F. 1997. Self- and cross-pollination effects on pollen tube growth and seed set in holm oak *Quercus ilex* L. (Fagaceae). *Annals of For. Sci.* 54: 447-462.

Yamauchi, A. 1996. Theory of mast reproduction in plants: storage-size dependent strategy. *Evolution* 50 (5): 1795-1807.

Zobel, B. & Talbert, J. 1984. *Applied forest tree improvement*. Waveland Press Inc. Prospect Heights, Illinois. 505s.

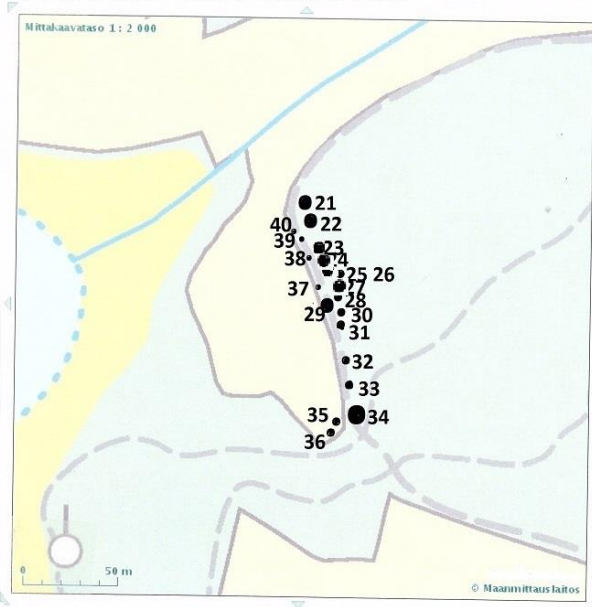
# BROMARV FRAMNÄS

# LIITE 1



- 7
- 8
- 15

# PARAINEN LENHOLM



## HAVAINTOTAMMET 1999-2006

## LIITE 2





## BROMARV FRAMNÄS

	lpm	Huomiot:
1	110 cm	kaksihaarainen n. 1m korkeudelta
2	40 cm	
3	60 cm	vähitellen kuolemassa jo seurannan aikaan
4	20 cm	
5	30 cm	
6	65 cm	kaksihaarainen n 1,2m korkeudelta
7	40 cm	
8	30 cm	
9	20 cm	
10	30 cm	
11	20 cm	puun 12 latvuksen alla
12	35 cm	
13	55 cm	
14	40 cm	
15	25 cm	
16	65 cm	
17	25 cm	kaksihaarainen
18	40 cm	
19	30 cm	nelihaarainen tyveltä
20	50 cm	kolmirunkoinen tyveltä
keskiarvo	41,5 cm	

## PARAINEN LENHOLM

	lpm	Huomiot:
21	40 cm	
22	50 cm	
23	45 cm	
24	50 cm	
25	40 cm	
26	40 cm	
27	45 cm	
28	25 cm	
29	60 cm	
30	20 cm	muiden takana 1 oksa valossa
31	25 cm	
32	35 cm	
33	25 cm	
34	75 cm	kaksihaarainen
35	35 cm	
36	35 cm	
37	10 cm	
38	20 cm	
39	15 cm	
40	15 cm	
keskiarvo	35,3 cm	

### LIITE 3. Hede- ja emikukinnan mallikuvat

Tammen hedekukinta	Vaiheen kuvaus
	<p>vaihe 1: silmut turpoavat ja pitenevät, suomupeitteen samalla raottuessa</p>
	<p>vaihe 2: kasvat hedenorkot työntyvät silmusuomujen raoista kukkien ryhmittäessä</p>
	<p>vaihe 3: norkot pidentyvät tyveltä niiden työntyessä vielä käyrästyneenä silmusta</p>
	<p>vaihe 3.5: norkot pidentyvät tyveltä ja osa hedekukista erillisiä ja norkot roikkuvat osin pystysuoraan</p>





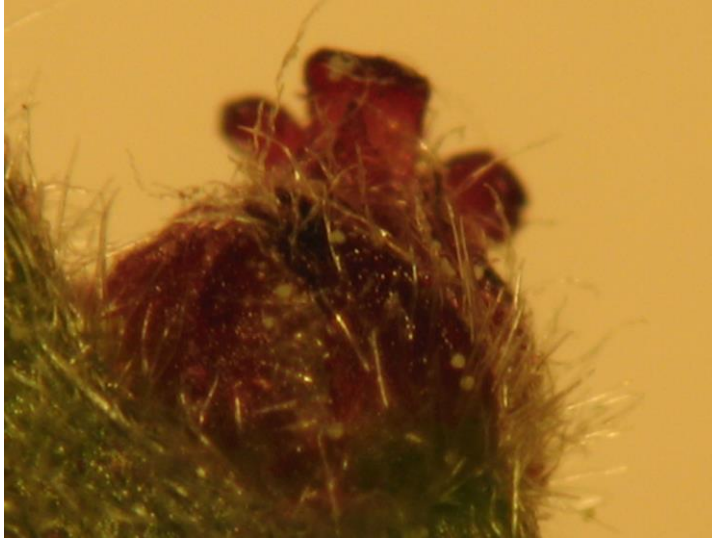
vaihe 4:  
puolet hedekukista jo erillisiä  
ja norkot roikkuvat lähes pystysuoraan



vaihe 4.75:  
täyspitkät, kypsät norkot alkavat  
vähitellen kellertää, siitepöly varisee  
pian ensimmäistä heteistä



vaihe 5.5:  
täysi hedekukinta: siitepölyä n. 50%: sta kukkia.  
Osa ponsista on jo aivan tyhjiä ja ruskeita.  
vaihe 5.75:  
yksittäisten norkkojen heteistä varisee  
vielä siitepölyä

Tammen emikukinta	Vaiheen kuvaus
	<p>vaihe 4.5: kukintoperien kasvaessa ensimmäiset emikukat avautuvat 1-3 cm varteen</p>
	<p>vaihe 4.75: luotit alkavat näkyä emeistä ja samalla niiden vartalo pitenee</p>
	<p>vaihe 5-6: reseptiivisissä emikukissa kolmiliuskaiset, kärjistä punakiiltävät luotit</p>