



LATVIJAS LAUKSAIMNIECĪBAS UNIVERSITĀTE

LVMI „Silava”

Mg. silv. ĀRIS JANSONS

Promocijas darbs

**PARASTĀS PRIEDES (*PINUS SYLVESTRIS L.*)
SELEKCIJAS TEORĒTISKIE PAMATI UN ATTĪSTĪBAS
PERSPEKTĪVAS LATVIJĀ**

mežzinātņu doktora (Dr. silv.) grāda iegūšanai



Promocijas darba zinātniskais vadītājs

profesors
Dr. silv.
Andrejs Dreimanis

Promocijas darba autors

Mg. silv.
Āris Jansons

Jelgava 2008



ANOTĀCIJA

Jansons, Ā. Parastās priedes (*Pinus sylvestris* L.) selekcijas teorētiskie pamati un attīstības perspektīvas Latvijā. – Jelgava: LLU, 2008. – 110. lpp.

Ilgstošajā parastās priedes selekcijas darbā uzkrātā materiāla (atlasīto pluskoku un ierīkoto iedzīmības pārbažu stādījumu) apjoms ir pietiekams nākamā selekcijas cikla uzsākšanai, ar mērķi nodrošināt augstākas ģenētiskā uzlabojuma pakāpes materiāla pieejamību jaunu sēkļu plantāciju ierīkošanai tad, kad būs nepieciešams aizstāt šobrīd ražojošās. Gan selekcijas darbs, gan sēkļu plantāciju ierīkošana un uzturēšana saistīti ar nozīmīgu un ilgstošu līdzekļu ieguldījumu, tādēļ svarīgi rekomendēt metodes mērķtiecīgai, precīzai un ekonomiski izdevīgai nākamā selekcijas cikla izpildei, kas arī ir šī promocijas darba mērķis.

Pētījuma ietvaros uzmērīti un analizēti 22 eksperimenti, kuros iekļautas kopumā 834 Latvijas parastās priedes pluskoku un kvalitatīvu mežaudžu koku brīvapputes pēcnācēju ģimenes. Daļa no stādījumiem (17) izvietoti atšķirīgās vietās Latvijā, to vecums 21-36 gadi; daļa (5) Latvijai atbilstošos ģeogrāfiskā platuma grādos Zviedrijā, to vecums 14-17 gadi.

Atlase kā galveno produktivitāti raksturojošo pazīmi rekomendēts izmantot koku augstumu, kam konstatēta augstākā iedzīmstamības koeficienta vērtība: aprēķinos ietverti tikai valdaudzes koku dati $h^2=0.43$. Šai pazīmei ir cieša pozitīva ģenētiskā korelācija ($r_a=0.94$) ar pirmā zaļā zara augstumu ($h^2=0.20$), bet negatīva korelācija ($r_a=-0.65$) ar resnākā zara līdz 2 m augstumam diametra/stumbra caurmēra attiecību ($h^2=0.16$), kā arī zemāka ģenētiskā korelācija ar resnākā zara diametru ($h^2=0.16$) nekā koka caurmēram (attiecīgi $r_a=0.46$ un $r_a=0.71$). Vērtējot ģenētiskās korelācijas starp zaru resnumu raksturojošām pazīmēm konstatēts, ka ir nepieciešami un pietiekami selekcijas indeksā papildus koku augstumam kā kvalitātes indikatoru iekļaut resnākā zara līdz 2 m augstumam diametru. Papildus nepieciešama negatīvā atlase pēc stumbra taisnuma.

Produktivitātes un kvalitātes parametru vienlaicīgi uzlabošani izmantojama atlase nevis pēc fenotipa, bet pēc pēcnācēju pārbažu rezultātiem, jo ģimeņu iedzīmstamības koeficienta vērtība koku augstumam ($h^2_f=0.63$) ir līdzīga kā zaru resnumu raksturojošajām pazīmēm ($h^2_f=0.53 - 0.58$).

Ņemot vērā datus par sagaidāmā selekcijas efekta samazinājumu, kā arī K koeficienta vērtības, pilnīgu eksperimenta zaudēšanas risku un nepieciešamību atlasīt dažādām potenciālajām klimata izmaiņām piemērotu (vispārēji adaptētu) materiālu, rekomendējams pēcnācēju pārbaudēm izmantot ne mazāk kā 4 stādīšanas vietas.

Augstākā atdeve no selekcijas darbā ieguldītajiem līdzekļiem un īsākais selekcijas cikls (24 gadi) sasniedzami, izmantojot ģimeņu-klonu atlasī. Tātad ir lietderīgi atvēlēt resursus parastās priedes veģetatīvās pavairošanas metodes pilnveidošanai. Otrs nozīmīgākais ieguvums ir no ģimeņu atlases izmantošanas, taču tā realizācijai nepieciešams gandrīz 2 reizes ilgāks selekcijas cikls (45 gadi). Tajā pašā laikā, veicot darbu pēc šīs alternatīvas, iespējams pusē perioda garuma (22-24 gadi) ierīkot 3. kārtas plantācijas, kurās tiek realizēta puse no kopējā sagaidāmā selekcijas efekta. Mežkopības ciklā diferenciālais ieguvums no meža atjaunošanas ar selekcionētu stādāmo materiālu, nevis dabiskās atjaunošanās, ir pozitīvs. Sakarība ir spēkā pat tad, ja selekcijas darbu un sēkļu plantāciju izmaksas tiek iekļautas stādu cenā (to paaugstinot) un meža atjaunošanā investētajiem līdzekļiem pielietota 5% diskonta likme. Diferenciālais ieguvums ir pieaug palielinoties selekcijas darba pielietojuma – ar uzlabotu reproduktīvo materiālu atjaunoto mežaudžu platībai.



ABSTRACT

Jansons, Ā. Theoretical basis and perspectives of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) breeding in Latvia: PhD thesis – Jelgava: LLU, 2008. – p. 110.

During the long period of Scots pine breeding in Latvia, sufficient number of plus trees have been selected and progeny trials established to form a basis for second breeding cycle. Goal of it is to secure availability of genetically improved material for establishment of next round seed orchards when will be necessary to replace currently operating ones. Both tree breeding and seed orchard establishment and maintenance involves necessity for notable long term funding, therefore it is important to recommend methods for purposeful, accurate and economically sound implementation of second cycle of Scots pine breeding – that is the aim of these thesis.

Study material consists of 22 open-pollinated progeny trials, containing altogether 834 Latvian Scots pine plus-tree and qualitative stand tree families. Set of experiments (altogether 17 experiments), in the age of 21-36 years, are established in different locations in Latvia; other set (5 experiments), in the age of 14-17 years, are established in region with corresponding latitudes in Sweden.

Height of dominant trees ($h^2=0.43$) as a variable characterizing growth potential of families is recommended to be used as main selection criteria. This trait has a strong positive genetic correlation ($r_a=0.94$) with height up to the first living branch ($h^2=0.20$), negative correlation ($r_a=-0.65$) with the thickest branch diameter/stem diameter ratio ($h^2=0.16$). Besides, tree height has lower genetic correlation with diameter of thickest branch up to 2 m height ($h^2=0.16$) than stem diameter: $r_a=0.46$ and $r_a=0.71$ respectively. Analysis if genetic correlations reveal, that it is necessary and sufficient to use just diameter of thickest branch up to 2 m height as branch quality indicator in selection index and employ negative selection to exclude trees with crooked stems.

For simultaneous improvement of both productivity and quality backward selection is essential, since family heritabilities for tree height ($h^2_f=0.63$) and traits characterizing branch thickness ($h^2_f=0.53 - 0.58$) are similar, but individual tree heritabilities (multiple-site estimates) for quality traits are notably smaller than for growth traits.

Considering decrease of selection efficiency due to testing in finite number of sites, values K-statistics, risk of complete loss of experiment and importance of selection of generally adapted material in situation of Global climatic changes, use of at least 4 test sites for progeny testing is recommended.

Highest revenues from investments in tree breeding and shortest breeding cycle (24 years) characterizes clonal testing strategy. It proves importance in further investigations to improve efficiency of vegetative propagation of Scots pine. Second highest revenues are from progeny testing strategy, but length of breeding cycle in this case is almost double (45 years). However, using this strategy it is possible in half-cycle (after phenotypic selection of candidates) establish 3 round seed orchards with roughly half of the genetic gain as predicted at the end of breeding cycle. Differential gain in forestry cycle when choosing planting of improved material, instead of natural regeneration, is positive. It holds also in case when all tree breeding and seed orchard costs are added to plant costs (thereby increasing it) and for money invested in forestry 5% discount rate is applied. Differential gain is increasing as consumption of tree breeding results – area of forest regeneration with improved material – is increasing.

SATURS

ANOTĀCIJA.....	2
ABSTRACT.....	3
SATURS.....	4
TABULU SARAKSTS.....	5
ATTĒLU SARAKSTS.....	7
PUBLIKĀCIJAS PAR PROMOCIJAS DARBA TĒMU	9
DALĪBA KONFERENCĒS	10
PROMOCIJAS DARBĀ LIETOTIE SAĪSINĀJUMI	11
IEVADS	12
1. STĀVOKĻA RAKSTUROJUMS	15
1.1. PIEEJAMĀS MATERIĀLS NĀKAMĀ SELEKCIJAS CIKLA UZSĀKŠANAI	15
1.2. SELEKCIJAS SHĒMA	16
1.3. SELEKCIJAS POPULĀCIJA	21
1.4. KRUSTOŠANAS SHĒMA UN ATLASĒS METODES	26
1.5. PĒCNĀCĒJU PĀRBAUDES.....	30
1.6. ATLASĒS LAIKS	38
1.7. SELEKCIJAS INDEKSS.....	43
2. PĒTĪJUMA MATERIĀLS UN METODIKA	47
2.1. MATERIĀLS.....	47
2.2. UZMĒRĪŠANAS METODIKA	48
2.3. KAMERĀLO DARBU METODIKA	49
3. REZULTĀTI UN DISKUSIJA.....	52
3.1. ATLASĒS KRITĒRIJI.....	52
3.2. GENOTIPA-VIDES MIJEDARBĪBA	70
3.3. ĒKONOMISKAIS VĒRTĒJUMS.....	83
SECINĀJUMI UN REKOMENDĀCIJAS.....	95
IZMANTOTĀ LITERATŪRA.....	97

TABULU SARAKSTS

Tabulas Nr.	Nosaukums	Lpp.
1.1.	Iespējamās kontrolētās krustošanas shēmas un to novērtējuma kopsavilkums	26
2.1.	Pētījumā iekļautie priedes brīvapputes pēcnācēju iedzimtības pārbažu stādījumi Latvijā	47
2.2.	Pētījumā iekļautie priedes brīvapputes pēcnācēju iedzimtības pārbažu stādījumi Zviedrijā	48
3.1.	Valdaudzes koku ģenētisko un fenotipisko parametru vērtības 14 – 36 gadu vecumos priežu iedzimtības pārbažu stādījumos	53
3.2.	Iedzimstamības koeficientu vērtības 21-36 gadus vecos priežu iedzimtības pārbažu stādījumos	54
3.3.	Ģimeņu vidējo vērtību korelācija 21-36 gadus vecos parastās priedes iedzimtības pārbažu stādījumos	62
3.4.	Ģimeņu vidējo vērtību korelācija 27-33 gadus vecos parastās priedes iedzimtības pārbažu stādījumos	62
3.5.	Rangu korelācijas koeficienti produktivitāti raksturojošām pazīmēm 21-36 gadus vecos parastās priedes iedzimtības pārbažu stādījumos	64
3.6.	Ģenētiskās korelācijas starp produktivitāti un kvalitāti raksturojošo pazīmju vērtībām parastās priedes iedzimtības pārbažu stādījumos 27-33 gada vecumā	65
3.7.	Ģenētiskās korelācijas starp produktivitāti un kvalitāti raksturojošo pazīmju vērtībām parastās priedes iedzimtības pārbažu stādījumos 14-17 gada vecumā	65
3.8.	Ģenētiskās korelācijas starp kvalitāti raksturojošo pazīmju vērtībām parastās priedes iedzimtības pārbažu stādījumos 27-33 gadu vecumā	67
3.9.	Selekcijas efekts no atlasēs ar 10% intensitāti Latvijas parastās priedes iedzimtības pārbažu stādījumos	68
3.10.	Genotipa-vides mijiedarbības indikatori 14-34 gadus vecos parastās priedes iedzimtības pārbažu stādījumos	72-73
3.11.	Ģenētisko parametru vērtības aprēķinam izmantojot datus no vienas vai divām eksperimenta vietām parastās priedes iedzimtības pārbažu stādījumos 21-34 gadu vecumā	77
3.12.	Ģenētisko parametru vērtības aprēķinam izmantojot datus no vienas vai divām eksperimenta vietām parastās priedes iedzimtības pārbažu stādījumos 32-33 gadu vecumā	78
3.13.	Ģenētisko parametru vērtības aprēķinam izmantojot datus no vienas vai divām eksperimenta vietām parastās priedes iedzimtības pārbažu stādījumos 27 gadu vecumā	79
3.14.	Atbilstošās stumbra tilpuma un citu dimensiju selekcijas efekta vērtības	86
3.15.	Selekcijas materiāla apjoms atsevišķu alternatīvu izpildei	87
3.16.	Modelī izmantotie selekcijas cikla izpildes laiki (gadi)	88
3.17.	Diferenciālais ieguvums $Ls ha^{-1}$ no krājas un kvalitātes uzlabojuma dažādas bonitātes audzēs	90

TABULU SARAKSTA TURPINĀJUMS

Tabulas Nr.	Nosaukums	Lpp.
3.18.	Diferenciālais ieguvums $Ls\ ha^{-1}$ no papildus krājas atkarībā no diskonta likmes un selekcijas efekta	91
3.19.	Diferenciālais ieguvums $Ls\ ha^{-1}$ attiecībā pret dabisko atjaunošanos izmantojot atšķirīgas selekcijas alternatīvas	92

ATTĒLU SARAKSTS

Attēla Nr.	Nosaukums	Lpp.
1.1.	Saglabājušies priedes selekcijas eksperimentālie stādījumi	15
1.2.	Atkārtotas pluskoku atlasē selekcijas shēma	16
1.3.	Atkārtotas atlasē selekcijas shēma	17
1.4.	Ar dažādas pakāpes sēkļu plantāciju materiālu ierīkoto audžu papildus krāja 20 gadu vecumā (dati no White et al., 2003)	18
1.5.	Potenciālais selekcijas efekts no 2. un 3. kārtas sēkļu plantāciju materiāla izmantošanas Zviedrijā (attēls no Rosvall, 2001).	19
1.6.	Atkārtota atlasē pēc indivīdiem ar augstām specifiskās kombinatīvās spējas vērtībām	21
1.7.	Optimālais selekcijas grupas lielums izmantojot dažādas atlasē metodes (attēls no Danusevicius, Lindgren, 2005)	24
1.8.	Ģenētiskais ieguvums un daudzveidība selekcionētajā grupā izvēloties atšķirīgas atlasē metodes (dati no Kowalczyk, 2005)	28
1.9.	Nesaistītā 6 koku pus-diallēlā krustošanas shēma	29
1.10.	Fenotipiskajā atlasē sasniedzamais grupas uzlabojums atkarībā no vides apstākļu heterogenitātes eksperimenta ietvaros (attēls no Danusevicius, Lindgren, 2002b)	31
1.11.	Grupā uzlabojums selekcijas cikla gada laikā pēc atšķirīgām atlasē metodēm (attēls no Danusevicius, Lindgren, 2002b)	33
1.12.	Statistiskā efektivitāte dažādā koku skaita parcelēm (attēls no Haapanen, 1992)	35
1.13.	Relatīvā atlasē efektivitāte dažādos selekcijas stādījumos starp kokiem ģimenes ietvaros atšķirīgā vecumā ar mērķi uzlabot koku augstumu 20 gadu vecumā (attēls no Haapanen, 2001)	37
1.14.	Koku augstumu attīstība stādījumos dažādās augsnēs un biežumā (attēls no Haapanen, 2001)	37
1.15.	Koku augstuma dažādā vecumā ģenētiskā korelācija ar šīs pazīmes vērtībām 30 gadu vecumā parastās priedes pēcnācēju pārbaužu stādījumos (attēls no Jansson et al., 2003)	39
1.16.	Atlasē efektivitāte parastās priedes stādījumos agrīnā vecumā (attēls no Jansson et al., 2003)	40
1.17.	Atlasē efektivitāte parastās priedes stādījumos juvenīlā vecumā kā mērķa pazīmi izvēloties koku augstumu 20 gadu vecumā (attēls no Haapanen, 2001)	41
1.18.	Pret skujbiri izturīgas (labajā pusē, ar zaļajām skujām) un nerezistentas parastās priedes ģimenes	42
3.1.	Procentuālais selekcijas efekta samazinājums ierobežota eksperimenta vietu skaita dēļ (attēls no Xie, 2003)	75
3.2.	Iedzīstamības koeficienta vērtības 27 gadus vecos parastās priedes pēcnācēju pārbaužu stādījumos	80
3.3.	Pussibu ģimeņu vidējo vērtību iedzīstamības koeficients 21-36 gadus vecos parastās priedes iedzīstamības pārbaužu stādījumos	81
3.4.	Selekcijas cikla izpildes alternatīvas	83
3.5.	Selekcijas cikla ekonomiskā novērtējuma konceptuālais modelis	84
3.6.	Selekcijas ietekme uz mežaudzēs iegūstamo koksnes apjomu un laiku (no Ahtikoski, 2000)	85

ATTĒLU SARAKSTA TURPINĀJUMS

Attēla Nr.	Nosaukums	Lpp.
3.7.	Selekcijas cikla un sēklu plantāciju ierīkošanas cikla sasaiste	89
3.8.	Iegūstamā papildus krāja un kvalitāte meža atjaunošanai ar parasto priedi Kurzemes zonā izmantojot no sēklu plantācijām ievāktu sēklu materiālu	91

PUBLIKĀCIJAS PAR PROMOCIJAS DARBA TĒMU

Baumanis, I, Jansons, Ā. (2004) Priežu klonu hibrīdo pēcnācēju novērtējums. *Mežzinātne*, 14, 28.-37. lpp.

Jansons, Ā. (2005) Distinguish between the effect of of seed material and forest type on Scots pine stand productivity. In: *Proceeding of international scientific conference Research for Rural Development 2005*, LLU, Jelgava, 17-20 May, 2005. pp. 227-233.

Janons Ā. (2005) Scots Pine Breeding Strategy in Latvia: abstract. In: *Status, monitoring and targets for breeding programs: Proceeding of the meeting of Nordic tree breeders and forest geneticists, 2005*, Syktyivkar, Russia. 13-15 September, 2005, pp 104.

Jansons, Ā., Baumanis, I., Dreimanis, A., Gailis, A. (2006) Variability and Genetic Determination of Scots Pine Quantitative Traits at the Age of 32 Years. In: *Proceeding of international scientific conference Research for Rural Development 2006*, LLU, Jelgava, 17-20 May, 2006. pp. 289-295.

Jansons Ā. (2006) Augstumlīknes izmantošana parastās priedes pēcnācēju pārbaužu stādījumos, *Mežzinātne*, 16 (49), 91. – 101. lpp.

Jansons, Ā., Džeriņš, A. (2008) Parastās priedes (*Pinus sylvestris* L.) fenotipiskie parametri atkarībā no audzes biežuma juvenilā vecumā. *LLU Raksti*, 20, 66.-75.lpp.

Jansons, Ā. Baumanis, I., Haapanen, M. (2008) Klonu atlase parastās priedes 2. kārtas plantācijai Kurzemes zonai un sagaidāmais ģenētiskais ieguvums. *Mežzinātne*, 17, 88.-116. lpp.

Jansons, Ā. Genotype-environment interaction in Latvian Scots pine growth and quality traits and its impact to progeny testing (akceptēts publicēšanai starptautiskās zinātniskās konferences „Research for Rural Development 2008” rakstu krājumā)

DALĪBA KONFERENCĒS

17.-20.05.2005., LLU, Jelgava. Referāts „Distinguish between the effect of of seed material and forest type on Scots pine stand productivity” starptautiskā zinātniskā konferencē „Research for Rural Development 2005”.

13.-15.09.2005. Siktivkara, Krievija. Stenda referāts „Scots Pine Breeding Strategy in Latvia” starptautiskā zinātniskā konferencē „Status, monitoring and targets for breeding programs”.

16.03.2006. LLU, Jelgava. Referāts „Parastās priedes mežsaimnieciski nozīmīgo pazīmju variācija un ģenētiskā nosacītība 15 gadu vecumā” LLU Meža fakultātes zinātniski praktiskajā konferencē „Zinātne un prakse nozares attīstībai”.

06.-10.04.2006. Brno, Čehijā. Stenda referāts: „Improvement of Scots Pine (*Pinus sylvestris* L.) in Latvia” starptautiskā konferencē „Silva Regina”.

17.-20.05. 2006. LLU, Jelgava. Referāts „Variability and Genetic Determination of Scots Pine Quantitative Traits at the Age of 32 Years” starptautiskā zinātniskā konferencē „Research for Rural Development 2006”.

22.-26.05.2006. Sanktpēterburga, Krievija. Stenda referāts „Scots Pine Breeding” konferencē „Education and Development of the Forestry Sector in Northwest Russia”.

9.-13.10.2006. Antālija, Turcija. Dalība starptautiskā zinātniskā konferencē „IUFRO, Division 2 Joint Conference: Low Input Breeding and Genetic Conservation of Forest Tree Species”

26.-28.09.2007. Umeå, Zviedrija. Stenda referāts „Pollen contamination effect on growth of Scots pine clone progenies” starptautiskā zinātniskā konferencē “Seed Orchard Conference”

21.-23.05.2008. LLU, Jelgava. Referāts “Genotype-environment interaction in Latvian Scots pine growth and quality traits and its impact to progeny testing” starptautiskā zinātniskā konferencē „Research for Rural Development 2008”.

PROMOCIJAS DARBĀ LIETOTIE SAĪSINĀJUMI

cov	kovariācija;
cv _a	aditīvās ģenētiskās mainības variācijas koeficients;
cv _{pf}	ģimeņu vidējo vērtību fenotipiskās variācijas koeficients;
cv _{pi}	fenotipiskās variācijas koeficients;
d	caurmērs krūšu augstumā (1,3 m), cm;
Dm	damaksnis;
Δg%	selekcijas efekts (ģenētiskais ieguvums), %;
et al.	un citi;
FEN	fenotipiskā atlase;
ĢEN	ģimeņu atlase;
h	augstums, m;
h ²	iedzimstamības koeficients;
h ² _f	pussību ģimeņu vidējo vērtību iedzimstamības koeficients (ģimeņu iedzimstamības koeficients);
hd	stabilitātes koeficients (h d ⁻¹);
hzz	pirmā zaļā zara augstums, m;
Ln	lāns;
Mr	mētrājs;
n	saglabājušos koku skaits;
N _e	efektīvais populācijas īpatņu skaits
r _a	aditīvā ģenētiskā efekta noteiktā korelācija starp 2 viena un tā paša indivīda pazīmēm (A-tipa ģenētiskā korelācija);
r _b	ģenētiskā korelācija starp vienas un tai pašas pazīmes vērtībām dažādos eksperimentos (B-tipa ģenētiskā korelācija);
r%	diskonta likme, %;
s	standartnovirze;
se	iedzimstamības koeficienta standartklūda;
se _f	pussību ģimeņu vidējo vērtību iedzimstamības koeficienta standartklūda;
se _{ra}	A-tipa ģenētiskās korelācijas standartklūda;
Sl	sils;
σ ²	dispersija;
tilp	stumbra tilpums, m ³ ;
\bar{x}	vidējā vērtība;
VEĢ	ģimeņu-klonu atlase;
Vr	vēris;
zb	zaru resnums ballēs;
zd	resnākā zara līdz 2 m augstumam diametrs, mm;
zd1, zd2, zd3	attiecīgi 1., 2., un 3. resnākā zara diametrs 1,3 m augstumam tuvākajā mieturī, mm;
zdprocm	vidējā zara diametra, mm / stumbra diametra, cm attiecība, ((zdvid d ⁻¹) 10), %;
zdprocx	resnākā zara diametra, mm / stumbra diametra, cm attiecība, ((zd1 d ⁻¹) 10), %;
zdsun	zaru diametru summa 1,3 m augstumam tuvākajā mieturī, mm;
zdtop	vidējais 3 resnāko zaru diametrs 1,3 m augstumam tuvākajā mieturī ((zd1+zd2+zd3) zn ⁻¹), mm;
zdvid	vidējais zara diametrs 1,3 m augstumam tuvākajā mieturī, (zdsun zn ⁻¹), mm;
zn	zaru skaits 1,3 m augstumam tuvākajā mieturī;
zv	zaļā vainaga relatīvais garums, (((h-hzz) h ⁻¹) 100), %;
_visi	aprēķinos izmantoti visu koku dati;
_sum	aprēķinos izmantotas valdaudzes koku summārās vērtības pa parcelēm;
_sum_visi	aprēķinos izmantotas visu koku summārās vērtības pa parcelēm.

IEVADS

Meža selekcijas darbs Latvijā aizsākās jau 1957. gadā, kad tika veikta kvalitatīvu un produktīvu audžu atlase (Gailis u.c., 1973) un pluskoku izvēle, lai nodrošinātu sēklu bāzes izveidi (Baumanis u.c., 1999) un izslēgtu no aprites zemas ģenētiskās vērtības reproduktīvo materiālu. Nozīmīga darba daļa veltīta sēklu plantāciju ierīkošanas un apsaimniekošanas metožu izstrādei, kopumā izveidojot 697 ha priežu sēklu plantāciju. Pirmā selekcijas programma ģenētiski uzlabotas sēklu bāzes izveidei izstrādāta 1975. gadā (Роне и др., 1978). Tās ietvaros ierīkoti provenienču un individuālu koku iedzimtības pārbaužu stādījumi, kā arī kokaudzētavās veiktas īslaicīgās pārbaudes, analizējot atsevišķu koku brīvapputes pēcnācēju juvenīlās augšanas dinamiku un rezistenci pret skujbiri. Veikti pirmie kontrolētās krustošanas eksperimenti ar mērķi izvērtēt pazīmju iedzimtību nosakošo ģenētisko efektu nozīmīgumu, kā arī iespējas palielināt selekcionēto koku ražību un rezistenci pret skujbiri, pielietojot dažādas hibridizācijas metodes un shēmas (Baumanis u.c., 1988). Sēklu plantācijās vērtēta klonu ziedēšanas intensitāte, fenoloģija, inbrīdīga pakāpe, sēklu raža un tās kvalitāte, kā arī atšķirības pa gadiem (Laura, 1973). Tāpat skaidrotas klonu ziedēšanas intensitātes palielināšanas iespējas, izstrādātas rekomendācijas vainagu veidošanai un klonu retināšanai, kā arī pētīta klonu sveķu ražība (Baumanis, Birģelis 1993a). Šī posma rezultātā veikta klonu komplekta atlase 2. kārtas sēklu plantāciju izveidei pēc to produktivitāti, rezistenci, sēklu ražību raksturojošiem parametriem. Pavisam ierīkotas 135 ha otrās pakāpes priežu sēklu plantācijas (Роне 1985). Pēc tam meža selekcijas aktivitātes ievērojami samazinājās. Pētījumi atsākās pagājušā gadsimta deviņdesmito gadu sākumā, no pārbaudītu populāciju labākajiem kokiem ievācot sēklas iedzimtības pārbaudēm un potzarus populāciju plantāciju ierīkošanai.

Iepriekšējā selekcijas posma rezultāti nodrošina materiālu un informācijas bāzi šī darba turpināšanai, vienlaikus demonstrējot ilgo laika periodu no selekcijas cikla sākuma līdz iespējai tā rezultātus realizēt praksē – ražojošām sēklu plantācijām. Tādēļ ir aktuāli uzsākt nākamā selekcijas ciklu, lai nodrošinātu augstākas ģenētiskā uzlabojuma pakāpes materiāla pieejamību jaunu sēklu plantāciju ierīkošanai tad, kad būs nepieciešams aizstāt šobrīd ražojošās. Skandināvijas valstīs ar augstu meža sektora lomu ekonomikā (Zviedrija, Somija) uzsākta kontrolētā krustošana materiāla ieguvei 2. selekcijas ciklam. Svarīgi šos darbus uzsākt arī Latvijā, lai nākotnē nezaudētu konkurētspēju stādāmā materiāla tirgū (varētu piedāvāt atbilstoša ģenētiskā uzlabojuma pakāpes stādus), kā arī ilgtermiņā nodrošinātu koksnes resursu palielināšanos.

Globālajā tirgū ilgtermiņā pieaugošu pieprasījumu pēc koksnes nosaka meža platību samazināšanās (vidēji 0,7% gadā), cilvēku skaita palielināšanās un viena cilvēka patērētās koksnes apjoma pieaugums reizē ar dzīves līmeņa celšanos (Libby, 2006, Kjær et al., 1998, Greaves et al., 2004). Minētās globālās tendences nozīmē, ka pieaug nepieciešamība pēc platībām dabas aizsardzībai, rekreācijai un vienlaikus koksnes pieprasījums, ko iespējams apmierināt, tikai iegūstot vairāk koksnes no platības vienības – tātad izmantojot produktīvāku (selekcionētu) meža atjaunošanas materiālu. Koksnei ir svarīga loma arī Eiropas Savienības kopējā mērķa sasniegšanā, nozīmīgi palielinot atjaunojamo energoresursu izmantošanas apjomu, aizstājot fosilo kurināmo. Ciršanas atlieku pastiprināta izmantošana šo problēmu atrisina tikai daļēji, turklāt tā nav uzskatāma par ilgtermiņa stratēģiju: salīdzinājumā ar stumbra koksni, sīkajiem zariem un skužām (lapām) ir zema siltumspēja un augsta dažādu koku augšanas nodrošināšanai nepieciešamu elementu koncentrācija, kuri reizē ar ciršanas atliekām tiek iznesti no meža ekosistēmas. Paaugstinot mežaudžu produktivitāti, īsākā laikā iespējams no platības vienības iegūt lielāku koksnes apjomu, tātad piesaistīt lielāku daudzumu siltumnīcas efektu izraisošās ogļskābās gāzes. Iegūstot augstas kvalitātes koksni, tā

izmantojama kā būvniecības materiāls un piesaistītais ogleklis atpakaļ atmosfērā CO₂ veidā nonāk tikai pēc ilgāka laika.

Ogļskābās gāzes piesaiste samazina siltumnīcas efektu, reizē ar to arī globālo klimata izmaiņu tempu. Pielāgojoties klimatiskajiem apstākļiem pēc pēdējā ledus laikmeta, dažādos Ziemeļeiropas reģionos izveidojušās populāciju grupas ar atšķirīgām īpašībām (Hurme, 2000, Repo u. c., 2000, Oleksyn u.c., 1992). Teritorijās, kur priedes reinvāzija notikusi visai nesen, t.i. Zviedrijas un Somijas ziemeļu daļā (>63⁰Z.p.), joprojām vietējo populāciju augšanas (Luomajoki, 1993, Persson, Ståhl, 1990), ziedēšanas (Luomajoki, 1993) un sēklu nobriešanas (Sarvas, 1970) gaita nav sinhronizējusies ar ikgadējo klimata ciklu. Tādēļ augstākie saglabāšanās un produktivitātes rādītāji ir nevis materiālam no vietējām, bet dažus ģeogrāfiskā platuma grādus uz dienvidiem pārvietotām priedes proveniencēm (Persson, 1994, Persson, 1998). Šie rezultāti liecina, ka priežu adaptācijai nepieciešams ilgstošs laika periods, tātad strauju klimatisko izmaiņu gadījumā var samazināties vietējo populāciju pēcnācēju saglabāšanās un produktivitātes rādītāji. Veicot aktīvu selekcijas darbu, iespējams atlasīt materiālu ar: 1) augstāku noturību pret sagaidāmiem, produktivitāti nelabvēlīgi ietekmējošiem, faktoriem (piemēram, sausumu); 2) augstākām adaptācijas spējām dažādos (saskaņā ar klimata scenārijiem sagaidāmos) apstākļos. Tādējādi iespējams nodrošināt augstu mākslīgi atjaunoto mežaudžu produktivitāti arī nākotnē. Šī mērķa sasniegšanai nozīmīgi saglabāt pietiekami lielu selekcijas populāciju – tātad augstu ģenētiskās daudzveidības līmeni. Ģenētiskās daudzveidības saglabāšana ir svarīga arī, lai nodrošinātu pietiekamu bāzi iespējamai selekcijas mērķu izmaiņai nākotnē. Tādēļ būtiski arī iepriekšējā selekcijas posma materiālu saglabāt klonu arhīvos gadījumā, ja rastos nepieciešamība pēc kādas noteiktiem kloniem raksturīgas pazīmes (piemēram, augstas sveķu ražības) ieviešanas vai nostiprināšanas selekcijas populācijā. Tāpat svarīgi selekcijas darbā izmantot kontrolēto krustošanu, veicot ģenētiskā materiāla rekombināciju genotipu daudzveidības nodrošināšanai, vēlamās pazīmes pozitīvi ietekmējošo allēļu proporcionālās pārstāvniecības palielināšanai un efektīvas turpmākās atlases nodrošināšanai.

Laika periods no selekcijas cikla uzsākšanas līdz tā rezultātu realizācijai ir ilgstošs, tādēļ svarīgi ņemt vērā ne tikai ekoloģiskos (ģenētiskās daudzveidības), bet arī ekonomiskos aspektus. Izstrādājot precīzu selekcijas cikla izpildes shēmu iespējams prognozēt nepieciešamos personāla un finanšu resursus, definēt kritiskos darba etapus tā sekmīgai izpildei, kā arī noteikt nozīmīgākos turpmāko pētniecības darbu virzienus selekcijas ekonomiskās efektivitātes paaugstināšanai.

Promocijas darba mērķis: izvērtēt un rekomendēt metodes precīzai un ekonomiski izdevīgai nākamā selekcijas cikla izpildei parastajai priedei Latvijā.

Darba pirmajā daļā galvenokārt apkopotas teorētiskās atziņas, kas vitāli svarīgas selekcijas cikla izpildes plānošanai un par kurām nav nepieciešams vai iespējams iegūt empīrisku informāciju no Latvijas parastās priedes iedzimtības pārbaužu stādījumiem. Darba rezultātu daļā analizēts Latvijas parastās priedes pēcnācēju pārbaužu stādījumu materiāls, kā arī veikta teorētisko un empīrisku atziņu apvienošana, plānojot nākamo selekcijas ciklu un vērtējot tā ekonomiskos aspektus.

Promocijas darba mērķa sasniegšanai izvirzīti pētnieciskie uzdevumi:

- 1) noteikt kritērijus ģimeņu produktivitātes un kvalitātes novērtējumam materiāla atlasei selekcijas darba turpināšanai;
- 2) noteikt nepieciešamo eksperimentu vietu skaitu precīzai ģenētisko parametru novērtēšanai un noteiktam reģionam piemērotāko ģimeņu atlasei;
- 3) novērtēt selekcijas darba ekonomisko efektivitāti un rekomendēt ekonomiski izdevīgāko selekcijas alternatīvu nākamā selekcijas cikla izpildei.

Promocijas darbs izstrādāts LVMI „Silava”; dati iegūti autora vadītu un izpildītu a/s „Latvijas valsts meži” finansētu projektu „Saimnieciski nozīmīgo koku sugu (parastā priede, parastā egļe, kārpainais bērzs) un apses selekcijas mērķu un selekcijas darba programmas aktualizācija a/s „Latvijas valsts meži”” un „Parastās priedes Latvijas un Zviedrijas mežaudžu un sēkļu plantāciju pēcnācēju salīdzinošie stādījumi Zviedrijā. Datu analīze, apkopojums, secinājumi par selekcijas efektu salīdzināšanu Latvijas un Zviedrijas kloniem Zviedrijā” ietvaros, kā arī līdzdarbojoties A. Gaiļa vadītā, a/s „Latvijas valsts meži” finansētā, projektā “Saimnieciski nozīmīgo meža koku sugu selekcijas pētījumi kvalitatīvu, produktīvu un ģenētiski daudzveidīgu mežaudžu atjaunošanai”. Promocijas darba izstrāde atbalstīta ar grantu (Nr. JD-18) no ESF Nacionālās programmas: „Atbalsts doktorantūras programmu īstenošanai un pēcdoktorantūras pētījumiem” projekta „Atbalsts doktorantūras studijām un pēcdoktorantūras pētījumiem inženierzinātnēs, lauksaimniecības inženierzinātnēs un mežzinātnē” (Līguma Nr. 2004/0004/VPD1/ESF/PIAA/04/NP/3.2.3.1./0001/0005/0067).

1. STĀVOKĻA RAKSTUROJUMS

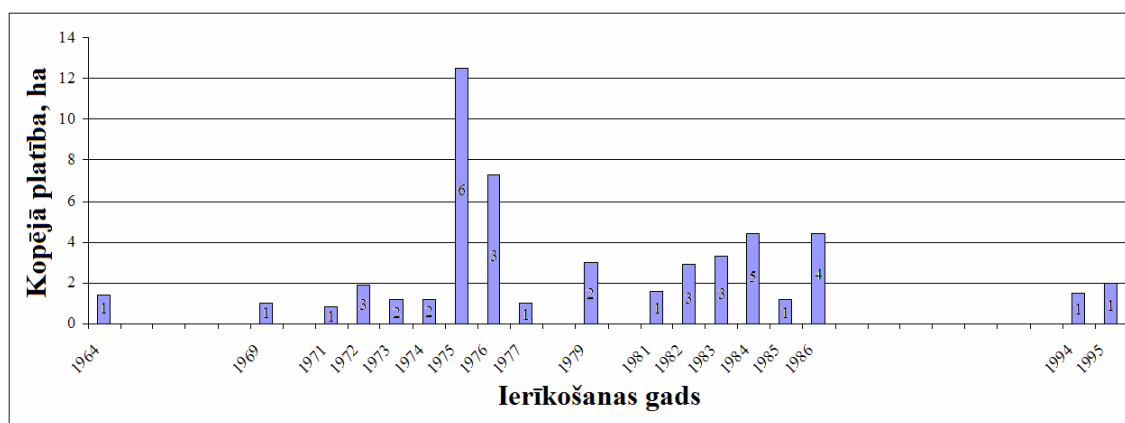
1.1. Pieejamais materiāls nākamā selekcijas cikla uzsākšanai

Selekcijas darba izejas materiāls ir pluskoki, kas no mežsaimnieciskā viedokļa ir “attiecīgās sugas koka ideāls” (Gailis, 1964). Šādu koku atlase tiek veikta tikai produktīvās un kvalitatīvās mežaudzēs, pluskoki izceļas starp pārējiem viena vecuma un vienādos apstākļos blakus augošiem attiecīgās koku sugas kokiem. Šajā kategorijā izvēlas tikai veselīgus kokus (bez trupes vai citu slimību pazīmēm), kuriem nav acīm redzamu defektu.

Priedes pluskoki tiek iedalīti 2 tipos – kvalitātes un masas koki. Kvalitātes koki ir ar tieviem, īsiem zariem, kas attiecībā pret stumbru ir maksimāli platā leņķī (tuvu 90°). Vainags šaurs, 1/3 – 1/2 no koka garuma. Stumbrs labi atzarojies, slaidis, vesels, taisnšķiedrains. Masas koki caurmērā ievērojami pārsniedz visus kaimiņus, bet stumbra kvalitāte un vainaga veidojums īsti neatbilst ideālajam. Vainags samērā plats un garš, stumbra gludā daļa, kurai nav zaru pēdu, aizņem 1/3 koka garuma.

Saskaņā ar atlases metodiku (Gailis, 1968), pluskokus izvēlas pēc indeksa, kur aptuveni 20% nosaka masas (augstuma- h un caurmēra- d) pārkums, 30% – augstuma pārkums, 25% – atzarošanās pārkums (stumbra gludās daļas garums, pirmā sausā zara augstums, pirmā zaļā zara augstums), 25% – vainaga kvalitātes pārkums (vainaga platums, forma, zaru leņķis).

Liela daļa no atlasītajiem pluskokiem mežaudzēs vairs nav atrodami (aizgājuši bojā vētrās, bioloģiskā vecuma dēļ, mežizstrādē), taču pieejamas to klonālās kopijas arhīvos un sēkļu plantācijās. Daļai no sākotnēji atlasītajiem pluskokiem ierīkoti brīvapputes vai kontrolēto krustojumu iedzimtības pārbaužu stādījumi. Šī darba intensitāti atspoguļo 1.1. attēls, kurā ietverti visi par 5 gadiem vecākie priedes selekcijas stādījumi, kas šobrīd izmantojami vērtēšanai. Sākotnēji ierīkoto stādījumu apjoms bijis ievērojami lielāks, taču daļa no tiem paredzēti tikai īslaicīgām (piemēram, skujbires rezistences) pārbaudēm, daļa biotisko (piemēram, aļņu apgrauzumu) un abiotisko (piemēram, vējgāzes) faktoru ietekmes rezultātā vairs nav izmantojami koku īpašību ģenētiskās nosacītības vērtēšanai.



Piezīme: uz kolonnām atzīmēts eksperimentu skaits

1.1. att. Saglabājušies priedes selekcijas eksperimentālie stādījumi

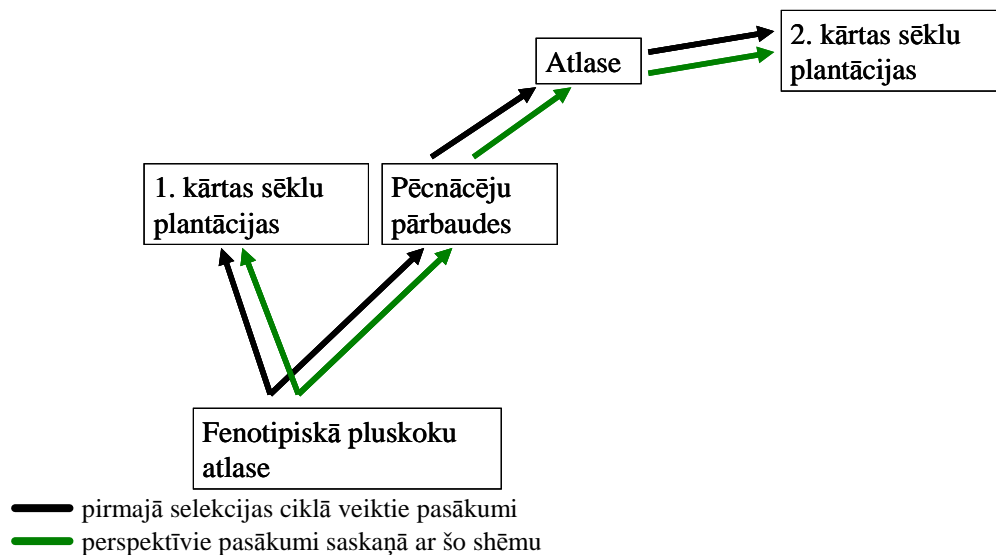
Priežu selekcijas eksperimentālo stādījumu ierīkošana notikusi LVMI „Silvas” vadošā pētnieka, Dr.silv. I. Baumaņa un Meža pētīšanas stacijas mežkopja L. Bambes un Dr. silv. V. Bambes vadībā. Iedzimtības pārbaužu stādījumos kopumā ietvertas 860 koku brīvapputes pēcnācēju ģimenes; 412 kloni ievietoti tikai sēkļu plantācijās, tiem

nav ierīkotas iedzimtības pārbaudes. Materiāla papildināšanai jaunu pluskoku atlase veikta pagājušā gadsimta deviņdesmitajos gados: kopumā vēl kokaudzētavā vai 2006.-2008. gadā ierīkotajos stādījumos ir 531 koku brīvapputes pēcnācēji, no kuriem lielākā daļa uzpotēti arī jaunajās pirmās kārtas plantācijās. Esošā selekcijas bāze kopā ar plānoto papildinājumu ir pietiekams pamats ilgtermiņa selekcijas programmas uzsākšanai, nodrošinot atlases intensitāti ~20%.

Otrais selekcijas cikls uzsākts arī citās Baltijas jūras reģiona valstīs ar augstu meža sektora nozīmi ekonomikā – Somijā, Zviedrijā. Šajās valstīs sēkļu plantāciju sēklas tiek izmantotas 70-80% priežu stādu izaudzēšanai (Latvijā – tuvu 100%), tādā jau sasniegtais selekcijas darba rezultāts tiek realizēts praksē, vienlaikus turpinot pētījumus selekcijas efekta (mežaudžu produktivitātes un kvalitātes uzlabošanā) palielināšanas.

1.2. Selekcijas shēma

Nākamā selekcijas darba etapa izpildei, izmantojot pieejamo materiālu, iespējamās vairākas shēmas: atkārtota pluskoku atlase (1.2. att.); atkārtota atlase; atkārtota atlase, izvēloties indivīdus ar augstām specifiskās kombinatīvās spējas vērtībām.



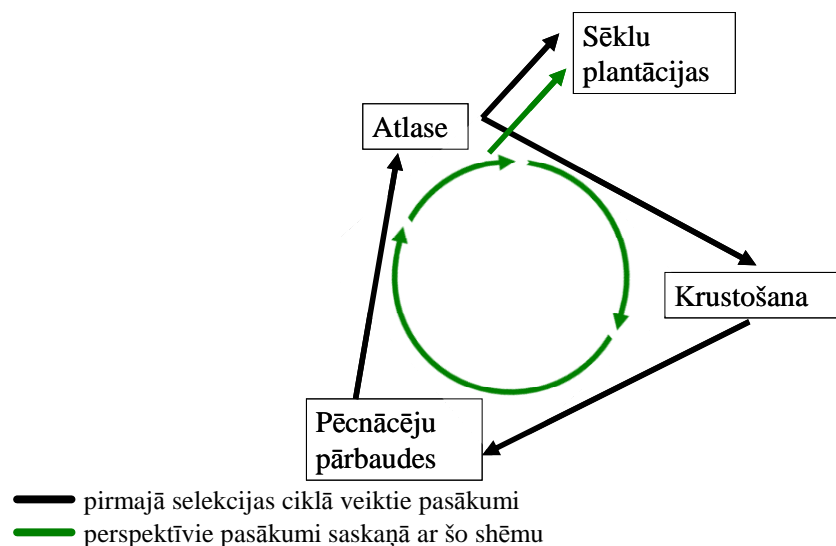
1.2. att. Atkārtotas pluskoku atlases selekcijas shēma

Izmantojot atkārtotu pluskoku atlasī, nav pamata uzskatīt, ka sasniedzamais ģenētiskais ieguvums var būt augstāks par jau realizēto no iepriekšējām pluskoku atlasēm, tajā pašā laikā darba un līdzekļu ieguldījums pēcnācēju pārbaudžu ierīkošanai katram no mātes kokiem līdzvērtīgs kā citās shēmās. Sēkļu materiāla ražošanā tiks iesaistīti citi vecāku koki, kas ir pozitīvi no ģenētiskās daudzveidības saglabāšanas viedokļa, taču nesniedz papildus ekonomisko efektu.

Atkārtota pluskoku atlasī parasti pielieto gadījumos, kad iepriekš izvēlētais pluskoku skaits nav pietiekams augstas atlases intensitātes (un līdz ar to selekcijas efekta) nodrošināšanai. Kā jau minēts, šāda pluskoku papildus atlase veikta Latvijā, taču līdzīgi arī Lietuvā, Zviedrijā, Somijā (Ståhl, Jansson, 2002). Somijā rekomendēts turpmākajos selekcijas ciklos atsevišķus mazāk produktīvos selekcijas populācijas kokus aizstāt ar jauniem atlasītiem pluskokiem, nodrošinot papildus selekcijas darba potenciālu, kā arī palēninot radniecības pakāpes paaugstināšanos selekcijas populācijas ietvaros (Haapanen, 2005). Atkārtoto pluskoku atlasī pielieto arī gadījumos, ja kādai koku sugai mākslīgā meža atjaunošana intensīvi netiek izmantota (piemēram, priede Dānijā – Nielsen, 2002), vai arī meža mākslīgā atjaunošana dotā reģiona ietvaros tiek

veikta ļoti nelielā apmērā, kā, piemēram, Norvēģijas ziemeļu daļā (Skrøppa, 2002). Atkārtotu pluskoku atlasī izmanto arī situācijās, kad nepietiek līdzekļu intensīva selekcijas darba veikšanai, kā, piemēram, priedei Krievija, Komi autonomajā republikā. Igaunijā, kur vēsturiski parastās priedes selekcija attīstījusies līdzīgi kā Latvijā, – veikta pluskoku atlase, ierīkotas sēklu plantācijas un neliels skaits iedzimtības pārbaudžu stādījumu (Tamm, 1996), – šobrīd tiek veikta atkārtota augstvērtīgu audžu izdalīšana, pluskoku atlase, taču intensīvāks selekcijas darbs nav plānots. Šādu nostāju noteicis politisks lēmums – veicināt pakāpenisko ciršu un dabiskās atjaunošanas izmantošanu. Līdzīga situācija ir arī Vācijā, taču šajā valstī, atšķirībā no Igaunijas, meža sektora nozīme kopējā valsts ekonomikā ir niecīga. Augsts priežu audžu īpatsvars (~80%) ir Brandenburgas federālajā zemē, kur šai sugai veikts intensīvs selekcijas darbs, atlasot pluskokus, ierīkojot brīvapputes un kontrolēto krustojumu iedzimtības pārbaudžu stādījumus (Schneck, Schneck, 1997, Schneck, 2002). Taču, ņemot vērā augstās mežkopības izmaksas un līdz ar to zemo stādmateriāla pieprasījumu, selekcijas darbs praktiski ir apstājies un turpmāk plānota tikai atkārtota pluskoku vai pat tikai augstvērtīgu populāciju atlase (Paul u.c., 2000). Augstvērtīgu populāciju (sēklu audžu) izvēle un pārbaudes kā galvenais priedes selekcijas darba uzdevums izvirzīts Polijā. Tur plānota atkārtota pluskoku atlase esošā materiāla papildināšanai, tomēr paredzot, ka sēklu plantācijas ar atlasītiem un iedzimtības pārbaudes izgājušiem kloniem nebūs galvenais sēklu ieguves avots un likumsakarīgi šo darbu nenosakot kā prioritāru (Matras, 2005).

Atkārtotas atlases shēmas (1.3. att.) mērķis ir paaugstināt no mežsaimnieciskā viedokļa nozīmīgāko koku pazīmju pozitīvi ietekmējošo allēļu īpatsvaru katrā selekcijas ciklā. Sākotnēji tiek izvēlēti ģenētiski pārrāki koki, tos krusto, tādējādi rekombinējot allēles, un veic atkārtotu atlasī – izvēloties īpatņus ar augstākām selekcijas indeksa vērtībām, respektīvi, labākajām gēnu kombinācijām. Tos izmanto sēklu plantācijās, kā arī atkārtoti krusto, ģenētisko informāciju atkārtoti rekombinējot, atlasot vēl labākas kombinācijas utt.



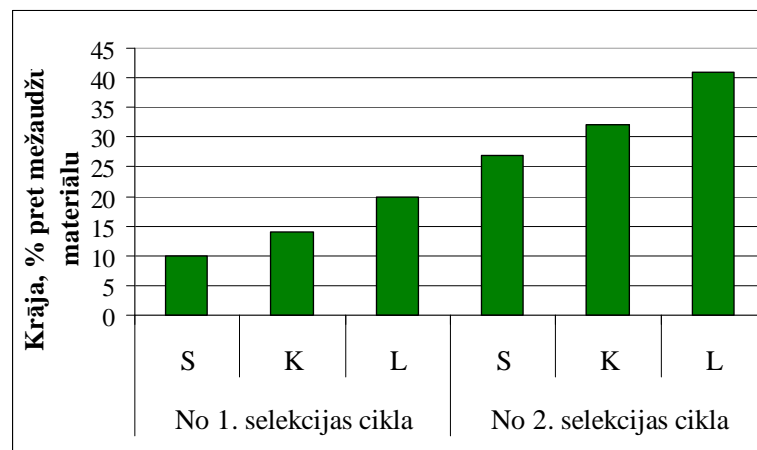
1.3. att. Atkārtotas atlases selekcijas shēma

Atkārtotas atlases shēma pielietota lielākajā daļā Baltijas jūras reģiona valstu, galvenokārt meža koku sugām ar augstāko ekonomisko vērtību. Zviedrijā saimnieciski nozīmīgākās koku sugas ir parastā priede un parastā egle, tādēļ lielākā daļa (80%) kopējo selekcijas līdzekļu tiek novirzīti darbam ar tām. Veikta pluskoku atlase, kontrolēto krustojumu un brīvapputes iedzimtības pārbaudžu stādījumu ierīkošana. Pēc šo stādījumu rezultātu izvērtēšanas uzsākta 2. kārtas plantāciju izveide, kā arī kontrolētā

krustošana materiāla ieguvei jaunam selekcijas ciklam (Ståhl, Jansson, 2002). Atkārtotās atlasē shēmu izmanto arī priedes selekcijai Somijā. Šīs valsts ziemeļu daļā notiek pēcnācēju pārbaūžu izvērtēšana, dienviņu daļā tā jau pabeigta un uzsākta atlasīto īpatņu krustošana nākamās paaudzes pēcnācēju pārbaūžu ierīkošanai (Haapanen, 2005). Ņemot vērā plantāciju ražības kritumu novecošanas dēļ un to, ka ir pieejams ģenētiski augstvērtīgāks materiāls, izstrādāta programma un uzsākta jaunu 2. kārtas plantāciju ierīkošana (Nikkanen u.c., 2005).

Otrās kārtas sēkļu plantāciju izveide 2004. gadā uzsākta arī Lietuvā, kur priedei pieejami fenotipiski atlasīto pluskoku iedzimtības pārbaūžu stādījumu rezultāti (Baliuckas u.c., 2004). Turpmāko darbu ģenētiski augstvērtīga materiāla ieguvei plānots veikt izmantojot atkārtotās atlasē shēmu (Meža ģenētisko..., 2003), taču kontrolētā krustošana otrajam selekcijas ciklam vēl nav uzsākta.

Atkārtotā atlasē katrā ciklā tiek paaugstināts ģenētiskais ieguvums gan selekcijas populācijā, gan sēkļu plantācijās. Eksperimentālu rezultātu vairāk kā par 1. selekcijas ciklu Baltijas jūras reģionā nav. Taču augšanai labvēlīgākā klimatā, kur koki ātri sasniedz pēcnācēju pārbaūžu novērtēšanai vajadzīgās dimensijas, atsevišķām *Pinus* sugām jau uzsākts 3. selekcijas cikls (White et al., 2003, McKeand, Bridgwater, 1998). Līdz ar to ir pieejami eksperimentāli (tiešu mērījumu) dati par pirmajos 2 ciklos sasniegto papildus krāju salīdzinot selekcionētu un mežaudžu materiālu visa (20 gadu) rotācijas perioda laikā (1.4. att.). Dati par šo sugu pirmo selekcijas ciklu saskan ar parastās priedes pirmā selekcijas cikla rezultātiem Latvijā 21 gada (Baumanis u.c., 2002) un 32 gadu (Jansons u.c., 2008) vecumā. Līdzīgi rezultāti konstatēti arī Zviedrijas dienviņu (Jansson, 2007) un ziemeļu (Andersson et al., 2006) daļā. Tāpat parastās priedes kontrolēto krustojumu eksperimentu rezultāti Somijā liecina par iespēju ievērojami paaugstināt selekcijas efekta vērtību nākamajā selekcijas ciklā – līdzīgi, kā tas redzams 1.4. attēlā citām *Pinus* sugām.



S – sākotnējā vērtība

K – plantācijā, saskaņā ar pēcnācēju pārbaūžu rezultātiem, veikta ģenētiskā kopšana

L – atlasīti paši labākie kloni, saskaņā ar pēcnācēju pārbaūžu rezultātiem

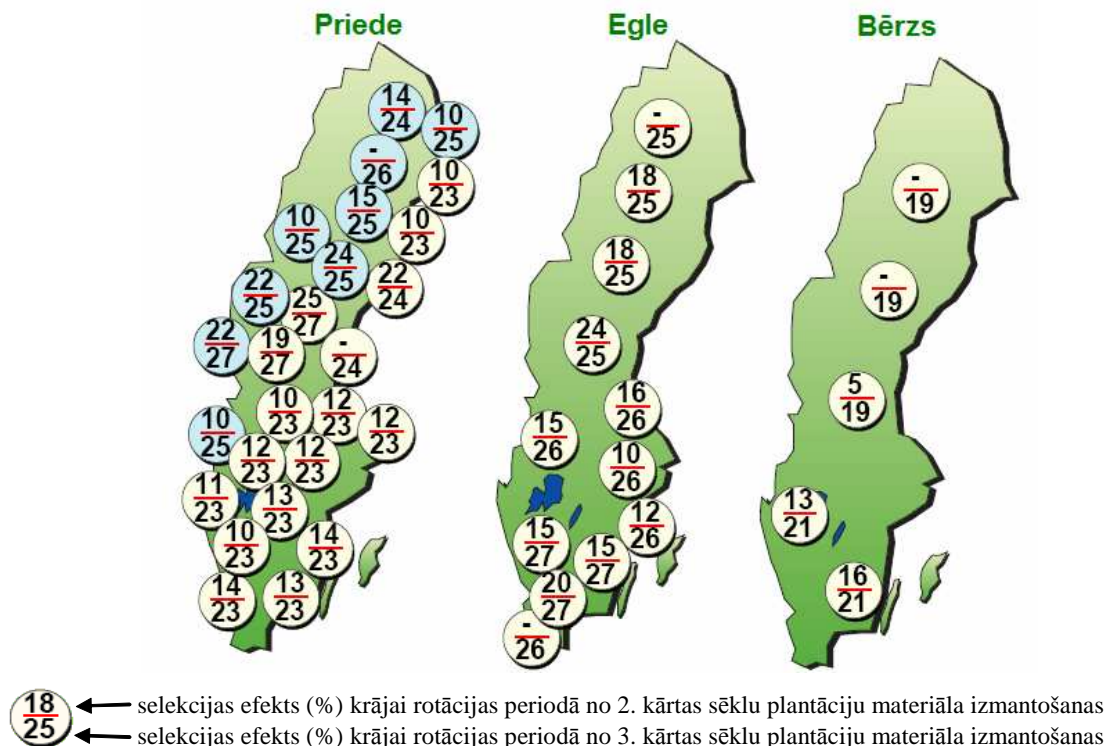
1.4. att. Ar dažādas pakāpes sēkļu plantāciju materiālu ierīkoto audžu papildus krāja 20 gadu vecumā (dati no White et al., 2003)

Latvijā nav rotācijas vecumu sasniegušu pēcnācēju pārbaūžu stādījumu, taču var pieņemt, ka rezultāti 30-35 gadu vecumā ir labs indikators potenciālajam ģenētiskajam ieguvumam pieaugušas audzes vecumā (Jansson et al., 2003). Tajā pašā laikā jāņem vērā, ka pieaugot pēcnācēju pārbaūžu vecumam, sasniegtās selekcijas starpības absolūtā vērtība (tātad no mežaudzes iegūstamais papildus koksnes apjoms) palielinās, taču procentuālā starpība samazinās matemātisku iemeslu dēļ – koku vidējās dimensijas, pret

kurām aprēķina selekcijas starpību, palielinās (Дрейманис, 1990). Pagaidām Latvijā trūkst plašāku eksperimentālo datu par iegūstamo papildus pieaugumu rotācijas vecumā. Aprēķināts, ka Zviedrijā līdzīgos klimatiskajos apstākļos 1. kārtas sēklu plantācijās tas ir aptuveni 10% (Rosvall et al., 2002), Somijā – priedei ~4% (Velling et al., 2002), pēc citu autoru informācijas vidēji ~7% (Nikkanen, Haapanen, 1997). Ieguvumu no 1. kārtas sēklu plantācijām Zviedrijas meža selekcionāri daļēji skaidro ar sēklu plantāciju sēklu augstāku fizioloģisko kvalitāti (Rosvall et al., 2002, Prescher et al., 2006). Līdzīgi Latvijā Gailis (1974) konstatējis, ka plantācijās klonu čiekuru izmēri ir vidēji par 20% lielāki nekā to mātes kokiem, tāpat par ~18% (6-24%) lielāks ir arī sēklu svars.

Potenciālais ģenētiskais ieguvums no 2. un 3. kārtas sēklu plantācijām Zviedrijā parādīts 1.5. attēlā. Nedaudz augstākus rezultātus 2. kārtas sēklu plantāciju izmantošanai (selekcijas efekts krājai līdz 25%) prognozē Ståhl un Jansson (2002). Līdzīgi Polijā prognozēts, ka, izmantojot sēklu materiālu no plantācijām, kuru kloni atlasīti pēc individuālu koku pēcnācēju pārbaužu rezultātiem, krājas selekcijas efekts attiecībā pret vidējo mežaudžu paraugu būs ap 25%. Fenotipsiki atlasītu pluskoku (1. kārtas) plantācijās tas prognozēts zemāks – ap 15% un, izmantojot kategorijas “ieguves vieta zināma” materiālu – tikai 2-5% (Matras, 2005).

Jāņem vērā, ka selekcijas efekta vērtības galvenokārt balstās uz aprēķinātiem, nevis praktiski (uzmērot) salīdzinātiem lielumiem, taču, veicot salīdzinājums starp šiem rādītājiem atsevišķām koku sugām, konstatēta augsta izskaitļotā selekcijas efekta precizitāte (Carson et al., 2000).



1.5. att. Potenciālais selekcijas efekts no 2. un 3. kārtas sēklu plantāciju materiāla izmantošanas Zviedrijā (attēls no Rosvall, 2001)

Tieša salīdzināšana ir apgrūtināša, jo:

- 1) priedes saimnieciskās rotācijas cikls ir garš, tātad eksperimentu ierīkošanai un precīzai rezultātu izvērtēšanai būtu nepieciešams ļoti ilgs laika periods;
- 2) sarežģīti izvēlēties atskaites sistēmu – respektīvi, mežaudžu skaitu, ar kuru pēcnācējiem salīdzināt selekcionēto materiālu, un šo audžu atlases kritērijus. Var

pieņemt, ka lielāka skaita kontroles audžu iekļaušana palielina rezultātu precizitāti, taču vienlaikus – arī eksperimenta platību un izmaksas.

Atkārtotas atlases shēma var balstīties uz kontrolēto krustojumu vai brīvapputes pēcnācēju pārbaudēm. Izmantojot brīvapputi vai polikrosu, eksperimentu izmaksas ir zemākas un iespējams veikt precīzu ģimeņu ranžēšanu. Taču informācija ir tikai par vienu no vecāku kokiem. Ja brīvapputes pēcnācēju pārbaudžu stādījumos tiek veikta atlase pēc fenotipa starp pēcnācējiem, pastāv varbūtība atlasīt īpatņus ar kopēju tēva koku; ļoti augsta šī varbūtība ir izmantojot polikrosu (kurā ietverti tikai nedaudzu koku putekšņi). Lai turpinātu selekcijas darbu, var:

- 1) veikt kontrolēto krustošanu starp labākajiem vecāku kokiem un atlasītiem no krustojumu pēcnācējiem;
- 2) veikt atlasītiem starp brīvapputes pēcnācējiem un ierīkot atlasīto pēcnācēju (kandidātu) iedzimtības pārbaudžu stādījumus;
- 3) veikt atlasītiem starp brīvapputes krustojumu pēcnācējiem, kontrolējot to radniecības pakāpi ar ģenētisko marķieru palīdzību.

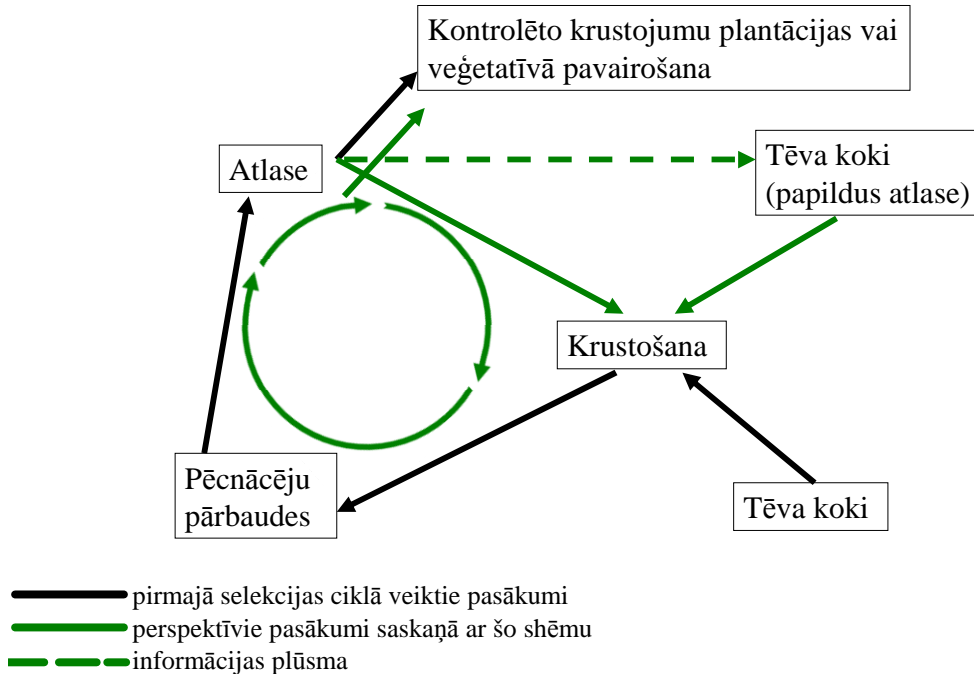
Jāņem vērā, ka visas minētās alternatīvas saistītas ar papildus līdzekļu ieguldījumu un lielāku laika patēriņu (pat 2 reizes, salīdzinot ar atlasītiem pēc fenotipa – White et al., 2003). Fenotipiski labāko koku atlase brīvapputes ģimenes ietvaros var būt lētākā un ātrākā alternatīva, taču nenodrošina maksimālo ģenētisko ieguvumu (tas tiks izklāstīts atsevišķi 1.5. nodaļā), kā arī nav izmantojama vairākās paudzēs, jo zūd iespēja kontrolēt radniecības pakāpi starp kokiem selekcijas grupā.

Minēto grūtību dēļ vairākumā gadījumu tiek izvēlēti kontrolētie krustojumi – mežsaimnieciski nozīmīgākajām koku sugām Zviedrijā, Somijā, Lietuvā, daļēji arī Polijā un Vācijā (Ståhl, Jansson, 2002, Haapanen, 2005, Kohlstock, Schneck, 1992). Tādējādi tiek saglabāta informācija par jebkura koka izcelsmi, kuru var izmantot, izvēloties partnerus kontrolētai krustošanai un klonus sēklu plantācijām, lai saglabātu mazāko iespējamo radniecības pakāpi un novērstu tuvradnieciskās krustošanās nelabvēlīgās sekas (McKend, Beineke, 1980). Drošāk ir izvēlēties selekcijas shēmas ar kontrolēto krustošanu arī tādēļ, ka “ciltskoku” informācijas, ja tā pazaudēta, rekonstruēšana ir ļoti dārga un reizēm pat neiespējama. Potenciālā ģenētiskā ieguvuma vērtības ir augstākas, ja atlasīti var veikt pēc informācijas par abiem vecāku kokiem (McKeand, Bridgwater, 1998).

Atkārtotas atlases shēma, izvēloties īpatņus ar augstām specifiskās kombinatīvās spējas vērtībām, atspoguļota 1.6. attēlā. Shēmas būtība: izvēlas (homozigotu) testerī – tēva koku – ar vēlamajām īpašībām (vai vairākus šādus kokus) ar kuru krusto lielu daudzumu mātes koku (pēc faktoriālās shēmas). Atlasa krustojumus ar augstākajām specifiskās kombinatīvās spējas vērtībām. Pielietojot šo shēmu liela nozīme sekmīga rezultāta sasniegšanai ir izvēlētajam tēva kokam (kokiem), tādēļ atsevišķos gadījumos lietderīgi un nepieciešami procesu atkārtot izvēloties citus tēva kokus. Papildus atlasīti arī mātes kokiem nākamajam selekcijas ciklam var veikt balstoties gan uz vispārējām, gan specifiskajām kombinatīvajām spējām.

Šo shēmu nozīmīgi izmantot tikai gadījumos, ja iespējama un ir lietderīga selekcijas darba realizācija (stādāmā materiāla ieguve), pielietojot kontrolēto krustošanu vai veģetatīvo pavairošanu. Shēmas realizācijai nepieciešamas augstas investīcijas, jo notiek atlase gan ģimeņu ietvaros, gan starp ģimenēm. Lai ieguldītie līdzekļi atmaksātos, dominances ģenētiskajam efektam jānosaka nozīmīga daļa no ģenētiskās variācijas pazīmēm, pēc kurām tiek veikta atlase. Parastajai priedei, līdzīgi kā citām *Pinus* sugām, konstatēts, ka dominances ģenētiskajam efekta ietekme produktivitātes pazīmēm ir aptuveni 1/3 no aditīvā ģenētiskā efekta ietekmes (Danusevicius, Lindgren, 2002a, Jansson et al., 2003, Xiang et al., 2003a). Taču, kā jau minēts, dominances efekta noteiktais pārkums praktiski realizējams tikai, vai nu materiālu pavairojot

veģetatīvi vai izmantojot kontrolētos krustojumus. Abas šīs metodes parastās priedes stādāmā materiāla ieguvei rūpnieciskos apjomos ir dārgas (neefektīvas), tādēļ praksē dominances efekta noteiktais pārākums nav realizējams. Reizē ar ekonomiski neizdevīga ir papildus līdzekļu ieguldīšana selekcijas darbā īpatņu ar augstām specifiskās kombinatīvās spējas vērtībām atlasei un šī selekcijas shēma nav rekomendējama.



1.6. att. Atkārtota atlase pēc indivīdiem ar augstām specifiskās kombinatīvās spējas vērtībām

Izvērtējot literatūras datus, kā arī ņemot vērā pieejamo selekcijas materiālu (1.1. nodaļa), parastās priedes selekcijas darba turpināšanai augstāku selekcijas vērtību ieguvei rekomendējama atkārtotās atlases shēma.

1.3. Selekcijas populācija

Selekcijas populācijas ir atlasīto koku kopa, kas paredzēta selekcijas darba veikšanai un ir bāze ģenētiski augstvērtīga meža reproduktīvā materiāla ieguvei – vai nu no sēkļu plantācijām, vai pavairojot veģetatīvi.

Monolītas selekcijas populācijas apsaimniekošana – krustošana dažū gadu laikā, pēcnācēju pārbaudu ierīkošana un kopšana, uzmērīšana – ir praktiski grūti izpildāma lielā koku skaita dēļ. Reģionu klimatiskie un augsnes apstākļi, kā arī selekcijas mērķi atsevišķos gadījumos var būt atšķirīgi. Tādēļ parasti selekcijas populācija tiek sadalīta vairākās atsevišķās selekcijas grupās. Piemēram, Lietuvā priedei izdalītas 6 selekcijas zonas jeb reģioni (Sakalauskaitē, Kazlauskienē, 2003). Balstoties uz temperatūras un fotoperioda režīmu, priedei Zviedrijā izdalītas 24 selekcijas zonas (Wilhelmsson, Andersson, 1993), Somijā – 6 (Haapanen, 2005). Selekcijas zonu izdalīšanā parasti tiek ņemti vērā arī iedzimtības pārbaudu stādījumu un ģeogrāfisko provenienču eksperimentu rezultātus, kas palīdz izprast reģionālo atšķirību lielumu un nozīmi konkrētajai koku sugai. Katrā zonā parasti izvietoj vienu selekcijas grupu, taču koku skaits tajā var būt atšķirīgs. Piemēram, selekcijas grupa Somijā (160 koki) ir gandrīz 3 reizes lielāka nekā Zviedrijā un Lietuvā (50 koki). Vērtējot selekcijas darba intensitāti kontekstā ar tā potenciālās izmantošanas platību, redzam, ka Zviedrijā un Somijā 50

selekcijas populācijas koki ir uz ~0,9 miljoniem ha mežu platības, Lietuvā uz ~0,3 miljoniem ha.

Izvēloties koku skaitu selekcijas grupai, jārod pamatots kompromiss starp selekcijas efektu un ģenētisko daudzveidību. Pētījumi par ģenētisko daudzveidību galvenokārt veikti sēkļu plantācijās, taču to rezultāti ir attiecināmi arī uz selekcijas grupu ar tādu pašu koku skaitu. Analīzei parasti izmanto efektīvo populācijas īpatņu skaitu (N_e), t.i. īpatņu skaitu ideālā populācijā (kas atrodas Hardija-Weinberga līdzsvara stāvoklī), kam ir tāds pats inbrīdīngs koeficients kā konkrētajai populācijai (Falconer, Mackay, 1996). Vienkāršoti N_e var definēt kā reproducējošu īpatņu skaitu populācijā (McDonald, 2004), taču tā vērtību samazina atšķirīgais katra īpatņa atstātais pēcnācēju skaits un selektīva krustojumu (pāru) izvēle. Precīzas N_e aprēķina formulas atsevišķiem gadījumiem aprakstītas literatūrā (Kang et al., 2001, Lindgren, Mullin, 1998, Prescher et al., 2004, 2006, Xie et al., 1994).

Veicot tiešu salīdzinājumu starp sēkļu plantācijām un mežaudzēm dažādām koku sugām secināts, ka heterozigotāte sēkļu plantāciju kloniem un to pēcnācējiem, pat ja efektīvais klonu skaits ir tikai 18 – 23 vai atsevišķos gadījumos vēl mazāks, neatšķiras no mežaudzēs konstatētās. Procentuāli nelielam paraugu skaitam konstatētas zināmas atšķirības allēļu klātbūtnē. Turklāt atsevišķas plantācijās konstatētas allēles nav atrastas mežaudžu paraugos un otrādi (Godt et al., 2001, Schmidting, Hipkins, 1998, Stoehr, El-Kassaby, 1997, Muona, Harju, 1989, Wang et al., 1991). Literatūrā norādīts, ka iespēja konstatēt reti (1-5% gadījumu) sastopamās allēles (kas var būt arī jaunas mutācijas) ir tieši atkarīga no ievākto paraugu skaita (Godt et al., 2001, Muona, Harju, 1989). Nevienā gadījumā nav atzīmēts kādas bieži pārstāvētas (sastopamības biežums > 0.1) un tādēļ mežaudzes ģenētiskās noturības nodrošināšanā nozīmīgas (Yanchuk, 2001, Libby et al., 1997) allēles iztrūkums.

Reti pārstāvētu allēļu saglabāšanai, kuras var būt nozīmīgas no evolucionārā viedokļa, nepieciešams uzturēt 500 koku vai pat lielāku (~1000 koku) selekcijas populāciju (Kang, 1979, Lynch et al., 1995), kas izmaksā ļoti dārgi. Tādēļ šī funkcija veicama klonu arhīvos un rezervātos (Yanchuk, 2001), kā arī attīstot sadarbību ar kaimiņvalstīm, kur klimatiskie apstākļi ir līdzīgi (Lietuvu, Igauniju, Zviedrijas daļu Latvijai atbilstošajos ģeogrāfiskā platuma grādos, Krievijas un Baltkrievijas pierobežas apgabaliem), lai nepieciešamības gadījumā varētu apmainīties ar līdzīgas uzlabojuma pakāpes selekcijas materiālu.

Allēļu, kuru sastopamības biežums zemāks par 0.01, zudumu modelētā selekcijas grupā ar 50 kokiem pēc 10 selekcijas cikliem (paaudzēm) konstatējis Rosvall et al. (1998)., tajā pašā laikā norādot, ka selekcijas grupā saglabājušies 94% no sākotnējās ģenētiskās daudzveidības. Tāpat McKeand un Bridgwater (1998), atsaucoties uz White (1992), atzīmē, ka 20 – 50 koki spēj selekcijas grupai nodrošināt nepieciešamo ģenētiskās daudzveidības bāzi. Selekcijas grupa ar 50 kokiem ir pietiekama, lai saglabātu bieži pārstāvētās allēles pat 80 selekcijas ciklu laikā (Kang, 1979). Konstatēts, ka mutācijas un epistātiskās ģenētiskās mijiedarbības iziršana pat nelielās grupās (30-50 koki) pretdarbojas gēnu dreifam, nodrošinot ģenētiskās daudzveidības saglabāšanos (Eriksson, Ekberg, 2001). Apkopojot lielu skaitu dažādu autoru pētījumu, Yanchuk (2001), norāda, ka 20-80 koku grupa ir optimāla pietiekamas aditīvās ģenētiskās variācijas nodrošināšanai 10-20 selekcijas ciklu laikā; 50 koku selekcijas grupa atzīta par optimālu Lietuvā, Zviedrijā (Rosvall et al., 2002) un atsevišķu *Pinus* sugu selekcijā arī ASV (White et al., 2003). Salīdzinot selekcijas grupas ar 20 un 200 kokiem, Andersson et al. (1998), secina, ka sasniedzamā ģenētiskā ieguvuma vērtības nosaka katras sibu ģimenes koku skaits, nevis grupas apjoms, taču lielākā selekcijas grupā kopējā ģenētiskā daudzveidība samazinās lēnāk (lielākā selekcijas ciklu skaitā).

Piemērotākais (optimālais) selekcijas grupas lielums ir kompromiss starp īstermiņa un ilgtermiņa ieguvumu no meža selekcijas (McKeand, Bridgwater, 1998):

- 1) īstermiņa ieguvums palielinās reizē ar atlasē intensitāti, tātad – samazinoties atlasītajai grupai;
- 2) ilgtermiņā augstākos rezultātus iespējams sasniegt ar zemāku atlasē intensitāti un lielāku selekcijas grupu.

Optimāla selekcijas grupas lieluma noteikšanai jāņem vērā aprakstītie, ar ģenētiskās daudzveidības saglabāšanu saistītie ierobežojumi, kā arī kopējās izmaksas (budžets), paredzamais ģenētiskais ieguvums, iedzīstamības koeficienta vērtības, plānotais (vēlamais) efektīvais koku skaits pēc atlasē. Šos rādītājus iespējams apvienot kompleksā funkcijā (Lindgren et al., 1997).

Lai salīdzinātu vairākus iespējamus selekcijas populāciju lielumus un noteiktu optimālo, Danusevicius un Lindgren (2005) veikuši datorsimulācijas studijas, aprēķinos pieņemot, ka:

- 1) katru pazīmi ietekmē bezgalīgs skaits savstarpēji nesaistītu allēļu ar nelielu (un vienādu) individuālo ietekmi. Šis pieņēmums ir patiess tikai daļēji (Zeng et al., 2004, Wu et al., 2001), piemēram, pētot pumpuru plaukšanas un salcietības iestāšanās laikus, Hurme (2000) secina, ka atšķirības starp populācijām ir lielā mērā ģenētiski determinētas un minētās adaptācijas pazīmes nosaka neliels skaits gēnu ar nozīmīgu individuālo ietekmi;
- 2) pēcnācēju pārbaudes tiek ierīkotas vienos un tajos pašos ekoloģiskajos apstākļos, respektīvi, neņemot vērā vides un genotipa mijiedarbības ietekmi. Tomēr šāda ietekme pastāv un nav ignorējama, praktiski ierīkojot un analizējot selekcijas eksperimentus (Haapanen, 1996, Baumanis, Birģelis, 1991, Pliūra, Kundrotas, 2002);
- 3) nozīmīgākās pazīmes (pēc kurām tiek veikta atlasē) neietekmē mātes koka klonālais un epistatiskais ģenētiskais efekts, kaut arī vairumā gadījumu neliela šo efektu eksistē un zināmā mērā var iespaidot eksperimentu rezultātus.

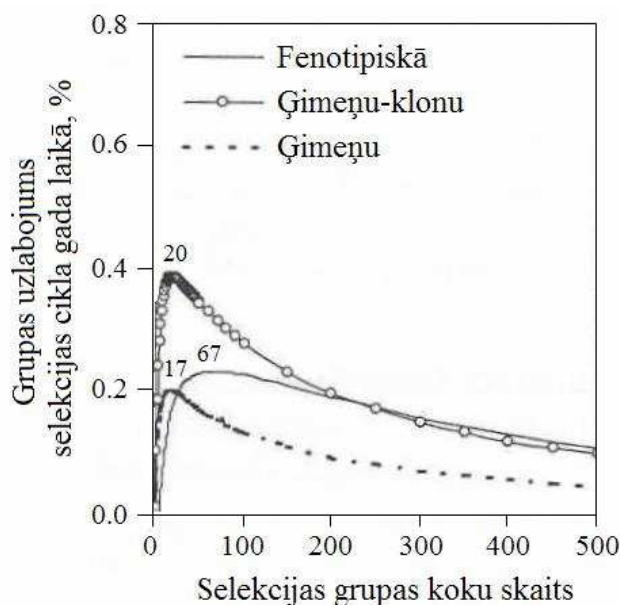
Nav pamata uzskatīt, ka šie pieņēmumi varētu radīt nozīmīgas kļūdas simulāciju rezultātos, tomēr tos interpretējot, minētos pieņēmumus aizmirst nevajadzētu.

Danusevicius un Lindgren (2005) pētījums raksturo vispārīgās likumsakarības un aptuveno selekcijas populācijas lielumu, kā arī sekas, turpmākam atlasē un krustošanas darbam izvēloties ievērojami mazāku vai lielāku koku skaitu. Kā indikators izmantots grupas uzlabojums, viena selekcijas cikla gada laikā ietverot pilnu selekcijas ciklu. Grupas uzlabojums ir selekcijas procesā panāktā ģenētiskā ieguvuma un paaugstinātās radniecības pakāpes, kura pārvērsta tādās pat mērvienībās kā ieguvums, starpība. Pieņemts, ka tiek veikta dubultpāru krustošana un no katra krustojuma tālākam selekcijas darbam izvēlēts 1 koks, izmantojot:

- 1) fenotipisko atlasē starp pēcnācējiem;
- 2) ģimeņu-klonu atlasē (krustojuma kokus pavairojot veģetatīvi un labākos atlasot pēc klonālo pārbaužu rezultātiem);
- 3) ģimeņu atlasē (krustojuma koki pavairoti ar sēklām un labākie atlasēti pēc pēcnācēju pārbaužu rezultātiem).

Optimālais selekcijas grupas lielums, izmantojot dažādas atlasē metodes un pieņemot, ka ģenētiskās daudzveidības saglabāšana ir 2 reizes nozīmīgāka par ģenētisko ieguvumu, $h^2=0.1$ uzrādīts 1.7. attēlā. Kā redzams, izmantojot atlasē, kas balstīta uz ģeneratīvo vai veģetatīvo pēcnācēju pārbaužu rezultātiem, selekcijas populācijas optimālais lielums ir ap 20 (± 5) koku un izmantojot fenotipisko atlasē starp pēcnācējiem – ap 70 (± 10) koku. Konstatēts, ka, palielinoties iedzīstamības koeficienta vērtībai, samazinās optimālās selekcijas populācijas lielums – respektīvi, ja iespējams precīzāk noteikt ģenētiski pārākos kokus, proporcionāli lielāku budžeta daļu var atvēlēt

pēcnācēju pārbaudēm (pārbaudot lielāku kandidātu skaitu no katra kontrolētā krustojuma) un ievērojami lielāks būs arī grupas uzlabojums. Paaugstinot ģenētiskās daudzveidības saglabāšanas nozīmi, samazinās grupas uzlabojums un pēcnācēju pārbaudēm atvēlamā budžeta daļa, vienlaikus selekcijas grupā nepieciešams vairāk koku.



1.7. att. Optimālais selekcijas grupas lielums izmantojot dažādas atlasēšanas metodes (attēls no Danusevicius, Lindgren, 2005)

Palielinoties pieejamajiem resursiem, palielinās gan pēcnācēju pārbaudžu apjoms (tām atvēlētā budžeta daļa), gan selekcijas grupas lielums (koku skaits), taču tas visu laiku ir robežās starp 30 un 80. Vienlaikus konstatēts, ka iegūstamais grupas uzlabojums nepalielinās tieši proporcionāli budžeta pieaugumam, tātad ir arī budžeta optimums (līdzekļi, ar kuru palīdzību iespējams nosegt izmaksas pēcnācēju pārbaudēm ar ~100 kokiem ģimenē). To pārsniedzot, atdeve no papildus investētajiem līdzekļiem būs neliela.

Pētījums galvenokārt sniedz vispārīgu likumsakarību aprakstu, vienlaikus izmantojot Baltijas jūras reģionā praktiski konstatētās priedes un egles parametru vērtības. Tādēļ autori norāda, ka iegūtais rezultāts – optimālais selekcijas grupas lielums 30-70 koku, veicot fenotipisko atlasēšanu, un 20-25 koku, izmantojot ģimeņu vai ģimeņu-klonu atlasēšanu, ir tuvs šajā reģionā praktiski izmantojamām vērtībām.

McKeand un Bridgwater (1998) norāda, ka lielāks koku skaits selekcijas grupā var būt nepieciešams, ja:

- 1) uzsākot selekcijas procesu, koki savstarpēji ir radniecīgi, tātad efektīvais populācijas apmērs ir ievērojami mazāks nekā koku skaits;
- 2) notiek atlasēšana pēc daudzām pazīmēm vienlaicīgi;
- 3) plānots ieguldīt ievērojamus līdzekļus un sasniegt augstu ģenētisko ieguvumu dažos pirmajos selekcijas ciklos, kas nozīmē, ka veicama arī intensīva atlasēšana starp ģimenēm;
- 4) selekcijas grupa pilda arī ģenētisko resursu saglabāšanas funkcijas, respektīvi, ir jāsaglabā neitrālas allēles un allēles ar zemu sastopamības biežumu.

Latvijas apstākļos palielinātas selekcijas grupas izvēlei priedes nākamajam selekcijas ciklam varētu būt vēl cits cēlonis: iespējamās neprecizitātes atlasēšanā, jo daudzas no vērtētajām ģimenēm ir tikai 1 eksperimentā; stādījumi ierīkoti ar augstu sākotnējo

biezumu un uzmērīti tikai 20-30 gadu vecumā; bieži vien nav arī informācijas par stādījumu attīstības gaitu un to ietekmējošajiem faktoriem; eksperimentos konstatēti sakņu trupes un dzīvnieku bojājumi. Tas nozīmē, ka optimālo koku skaitu selekcijas grupā nepieciešams palielināt, lai nodrošinātu iespēju selekcijas cikla beigās veikt atlasī arī starp ģimenēm, izslēdzot no turpmākā darba mazvērtīgākās. Līdzīgi McKend un Bridgwater (1998) norāda, ka pirmajos selekcijas ciklos svarīgi saglabāt lielākas selekcijas grupas, lai reti sastopamās allēles, kuras pazīmes ietekmē pozitīvi (no selekcijas viedokļa), krustošanas rezultātā atlasītajā grupā tiktu pārstāvētas biežāk. Tas nozīmē, ka selekcijas darbam nākamajos ciklos būs labāki rezultāti.

Izvēloties selekcijas grupu skaitu un koku skaitu tajās, jāņem vērā arī ar sēklu plantāciju ierīkošanu saistītie jautājumi – galvenokārt nepieciešamais klonu skaits, kāds šobrīd noteikts normatīvajos aktos (Noteikumi par meža..., 2003), ir 50. Tajā pašā laikā Skandināvijas valstīs praksē (meža atjaunošanā) realizētā selekcijas efekta paaugstināšanai rekomendēts izmantot 16-20 neradniecīgus klonus (Rosvall, Ståhl, 2007, Rusanen et al., 2004, Lindgren, 2003). Britu Kolumbijā, Kanādā, kā rādītājs sēklu plantācijas sertificēšanai (atļaujai izmantot stādus valsts mežos), tiek izmantots vēl zemāks kritērijs: $N_e \geq 10$ (Stoehr et al., 2004). Tas liecina, ka, iegūstot precīzus rezultātus no 2. selekcijas cikla (materiālu ar jau pārbaudītām īpašībām), arī Latvijā nepieciešamo klonu skaitu sēklu plantācijās būtu iespējams samazināt, tādējādi paaugstinot no viena un tā paša selekcijas darba (tātad investīcijām) iegūto selekcijas efektu (papildus krāju un kvalitāti ar selekcionētu materiālu atjaunotās mežaudzēs).

Var secināt, ka, izmantojot dubultpāru krustošanu, ~70 koku selekcijas grupa katrā no meža reproduktīvā materiāla ieguves apgabaliem ir nepieciešama un pietiekama ģenētiskās daudzveidības un ieguvuma nodrošināšanai. Tajā pašā laikā, ņemot vērā nepieciešamību nezaudēt augstvērtīgu ģenētisko materiālu atsevišķu iedzimtības pārbažu stādījumu zemās precizitātes dēļ, kā arī iespēju 2. selekcijas cikla beigās selekcijas populācijā saglabāt tikai neradniecīgus kokus, rekomendējams izmantot viena pāra krustošanu un koku skaitu selekcijas grupā – 160 (t.i. 80 kontrolēto krustojumu ģimenes). Lai nezaudētu pluskoku atlasē jau ieguldītos resursus, kā arī laiku līdz jaunu iedzimtības pārbažu izaugšanai, rekomendējams sēklu plantāciju kloniem, kuriem vēl nav pēcnācēju pārbaudes, veikt viena pāra krustojumu (kopumā 205) un iekļaut tos selekcijas populācijā, radot iespēju selekcijas cikla beigās veikt atlasī starp ģimenēm un tādējādi paaugstinot selekcijas efektu. Tāpat kontrolēti krustojumi veicami tiem pagājušā gadsimta deviņdesmitajos gados atlasītajiem kloniem, kam vēl nav ierīkotas brīvapputes pēcnācēju iedzimtības pārbaudes. Ja pārbaudes jau ir, lai nezaudētu ieguldītos līdzekļus un nenotiktu to dublēšana veicot kontrolēto krustošanu, materiāls var tikt ar augstu atlases intensitāti integrēts kopējā selekcijas populācijā, veicot fenotipiski labāko koku atlasī labāko ģimeņu ietvaros 2. selekcijas cikla beigās.

Veicot krustojumus starp selekcijas grupas kokiem, to radniecības pakāpe katrā selekcijas ciklā palielinās. Lai nodrošinātu iespēju plantācijām vienmēr atlasīt savstarpēji neradniecīgus klonus, katra selekcijas grupa tiek sadalīta atsevišķās „līnijās”. Krustošana tiek veikta tikai starp vienas līnijas kokiem, bet nekad starp kokiem dažādās līnijās (McKend, Beineke, 1980, Burdon, Namkoong, 1983, Zobel, Talbert, 1984, Routsalainen, Lindgren, 2000). Rezultātā radniecības pakāpe starp kokiem katrā no līnijām palielinās ievērojami straujāk, taču sēklu plantāciju ierīkošanai vienmēr iespējama neradniecīgu klonu atlase. Pārāk strauju radniecības pakāpes palielināšanās starp kokiem līnijas ietvaros ir novērojama, vairākas no tām apvienojot.

Salīdzinot dažādu koku un krustojumu skaitu katrā līnijā 20 paaudžu laikā ar datorsimulāciju palīdzību, McKend un Bridgwater (1998) konstatē, ka līnijas ar mazāko koku skaitu (4) saglabā augstāku selekcijas grupas aditīvo ģenētisko dispersiju (tātad atlases potenciālu), kā arī augstāku efektīvo populācijas koku skaitu (tātad ģenētisko

daudzveidību). Ģenētiskais ieguvums (vidējā selekcijas vērtība) starp dažādām alternatīvām pirmajos 3 selekcijas ciklos būtiski neatšķirās, taču nākamajos bija augstāks, izmantojot līnijas ar lielāku koku skaitu (10).

Šāda sīkaka grupējuma izmantošanas papildus priekšrocība ir iespēja fiksēt populācijā reti satopamas, bet no selekcijas viedokļa nozīmīgas pazīmes pozitīvi ietekmējošas allēles. Piemēram, ja šāda allēle raksturīga tikai 1 kokam no 200 populācijā esošajiem, tās pārstāvētība ir 1/200 un līdz ar to samērā maza varbūtība nonākt nākamajā paaudzē. Turpretī, ja šis pats koks ietverts līnijā, pārstāvētība palielinās līdz 1/4 (ja līnijā ir 4 koki).

Gan izmantojot grupējumu līnijās, gan veicot krustojumus visas selekcijas populācijas ietvaros, svarīgi ir krustot labākos kokus ar labākajiem un kokus ar mazāko selekcijas vērtību ar tādiem pašiem mazāk vērtīgajiem. Tas nodrošina iespēju pie viena un tā paša ieguldītā darba palielināt sēklu plantācijā realizēto selekcijas efektu (izvēloties klonus tikai no pašu labāko koku krustojumiem), kā arī nepieciešamības gadījumā aizstāt pašus mazvērtīgākos krustojumus ar jaunu materiālu (Haapanen, 2005, Stāhl, Jansson, 2002).

1.4. Krustošanas shēma un atlases metodes

Krustošanas shēmas izvēli nosaka no krustošanas mērķis. Izmantotjot shēmas ar lielāku krustojumu skaitu, iespējams precīzāk novērtēt dažādu ģenētisko parametru vērtības, taču darbs saistīts ar ievērojamām izmaksām un laika patēriņu (1.1. tabula). Atsevišķas no tām (piemēram, diallālā krustošana visas selekcijas grupas ietvaros) praktiski ļoti grūti realizējamās atšķirīgo klonu ziedēšanas laiku un intensitātes dēļ. Lai samazinātu selekcijas darbu izmaksas un krustošanai patērēto laiku, līdz ar to paaugstinot ieguldīto līdzekļu atdevi, rekomendējams pielietot shēmas ar minimālo nepieciešamo krustojumu skaitu.

1.1. tabula

Iespējamās kontrolētās krustošanas shēmas un to novērtējuma kopsavilkums

Shēma	VKS novērtēšanas iespēja	SKS novērtēšanas iespēja	Vecāku koku atlases iespēja saskaņā ar pēcnācēju pārbaudēm	Izmaksas
Brīvappute	vidēja	slikta	mazefektīva	zemas
Polikross	ļoti laba	slikta	nenozīmīga	ļoti zemas
Testeru (faktoriālā)	laba	laba	nenozīmīga	augstas
Viena pāra	slikta	slikta	laba	ļoti zemas
Dubultpāru	slikta	slikta	laba	ļoti zemas
"Ligzdu"	vidēja	laba	laba	ievērojamas
Pusdiallālā	izcila	ļoti laba	izcila	ļoti augstas
Modificēta diallālā	laba	laba	ļoti laba	augstas
Diallālā	izcila	izcila	izcila	ļoti augstas

VKS – vispārējā kombinatīvā spēja;

SKS – specifiskā kombinatīvā spēja.

Mežsaimnieciski nozīmīgajām koku sugām nākamā selekcijas cikla bāzes materiāla izveidei Zviedrijā un Lietuvā plānots izmantot dubultpāru krustošanas shēmu, iegūstot kontrolēto krustojumu skaitu, kas vienlīdzīgs ar vecāku koku skaitu selekcijas grupā (Danell, 1993a, Baliuckas et al., 2004). Paredzēts veikt atlasī tikai starp pēcnācējiem katras sibu ģimenes ietvaros, tātad ģenētiskais ieguvums šajā gadījumā ir tikai no variācijas ģimeņu iekšienē, kas ideālā populācijā ir puse no kopējās variācijas (Danusevicius, Lindgren, 2005).

Augstākas ģenētiskā ieguvuma vērtības iespējams sasniegt:

- 1) veicot atlasī starp krustojumiem;
- 2) nodrošinot ģimenēm (kokiem) ar augstāku selekcijas vērtību lielāku pārstāvniecību nākamajā selekcijas ciklā.

Iespējamais papildus ieguvums no atlasē starp ģimenēm demonstrēts, veicot 7 – 12 gadus vecu parastās priedes kontrolēto krustojumu stādījumu analīzi Vācijā – labāko kontrolēto krustojumu (atlasē intensitāte ~10%) augstums par 10-15% pārsniedz kontroles (vietējas izcelsmes sēklu audzes) koku augstumu un konstatētas arī nozīmīgas (līdz pat 35%) atšķirības tā paša mātes koka krustojumiem ar dažādiem tēva kokiem (Schneck, Schneck, 1997). Līdzīgi rezultāti iegūti Latvijā, analizējot 27 gadus vecu parastās priedes kontrolēto krustojumu stādījumu Ugālē (ierīkošanas materiāls un metodika – Birģelis, Baumanis, 1989), kas kopumā ietver 211 ģimenes. Taču lielāka krustojumu skaita izmantošana katram no vecāku kokiem ierobežota kopējā budžeta ietvaros nozīmē, ka iespējams pārbaudīt mazāku skaitu vecāku koku (tātad – ir mazāka selekcijas grupa), kas savukārt pazemina ģenētisko daudzveidību un veicina straujāku radniecības pakāpes palielināšanos. Kā kompromisa variantu iespējams izmantot lielāku skaitu krustojumu kokiem ar augstāku selekcijas vērtību (kur atdeve no papildus ieguldītajiem līdzekļiem būs lielākā) un minimālo krustojumu skaitu kokiem ar zemu vai vidēju selekcijas vērtību. Lai nezaudētu augstvērtīgus genotipus un iepriekšējā selekcijas darba etapā ieguldītos līdzekļus, arī priedei Latvijā plānota atlasē starp ģimenēm 2. selekcijas cikla beigās, iekļaujot selekcijas populācijā papildus materiālu (skat. 1.3. nodaļu).

Pieļaujot nevienlīdzīgu ģimeņu pārstāvniecību jāņem vērā – ja no atsevišķām ģimenēm tiek atlasīti vairāki koki (palielinot to pārstāvniecību), vienlaikus saglabājot konstantu selekcijas grupu, citu ģimeņu pārstāvniecība būs mazāka vai vispār nenotiks. Vairāku koku atlasē no vienas ģimenes arī nozīmē, ka radniecības uzkrāšanās starp kokiem grupā tiek paātrināta. Rezumējums: sasniegt augstāko tūlītējo ģenētisko ieguvumu ir iespējams, taču tikai uz ilgtermiņa potenciālā ģenētiskā ieguvumu samazinājuma rēķina (Wei, 1995). Šādas stratēģijas izmantošana, iespējams, būtu attaisnojama sēklu plantācijās, bet ne selekcijas grupā.

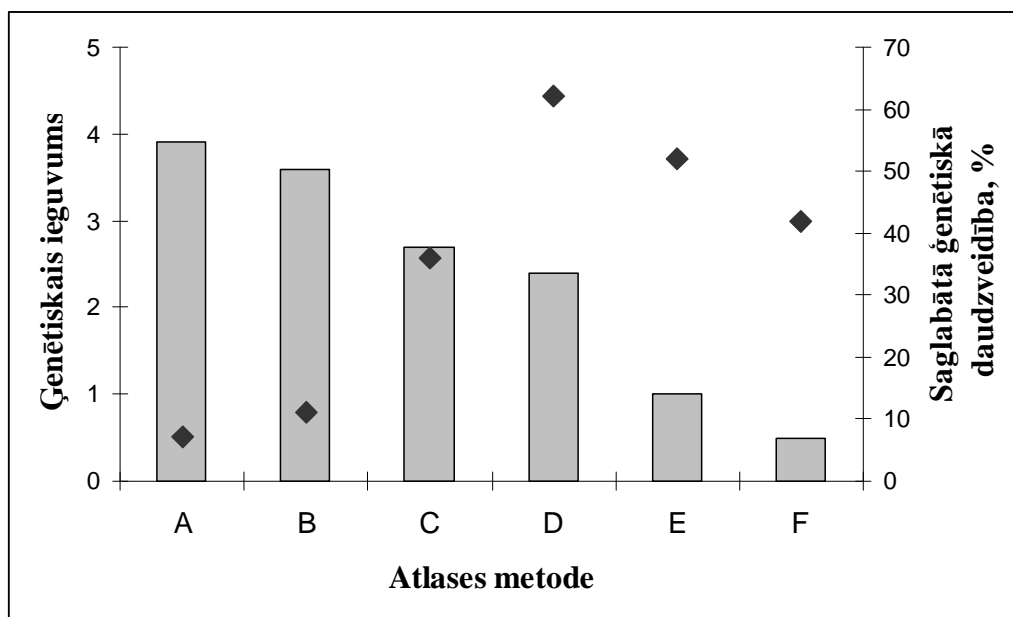
Situāciju ilustrē Kowalczyk (2005) analizējot 3 atsevišķus parastās priedes stādījumus Polijā (vienkoka parces, 1 stādījuma vieta, 68-180 koki katrā ģimenē, koku vecums 18-20 gadi) un salīdzinot šādas atlasē metodes:

- A. labāko koku atlasē pēc selekcijas indeksa vērtībām, neņemot vērā piederību pie kādas ģimenes (izmantota tikai individuālu koku selekcijas indeksa vērtība);
- B. 10-12 labāko koku atlasē no katras ģimenes, sākot atlasī ar labākajām ģimenēm (izmantota gan ģimeņu, gan individuālu koku selekcijas indeksa vērtības). Ņemot vērā, ka atlasīto koku skaits visos gadījumos ir konstants, šis variants ilustrē lielāka koku skaita atlasī no labākajām ģimenēm un mazāka – no sliktākajām;
- C. 30% (no kopskaita) labāko ģimeņu atlasē, no katras ģimenes izvēloties vienādu koku skaitu (izmantotas gan ģimeņu, gan individuālu koku selekcijas indeksa vērtības);

- D. tāda paša skaita ģimeņu atlase kā fenotipiskajā selekcijā, no katras ģimenes izvēloties vienādu koku skaitu (izmantojot gan ģimeņu, gan individuālu koku selekcijas indeksa vērtības);
- E. atlase pēc koku fenotipiskajām vērtībām (neveicot mērījumus)
- F. atlase pēc koku fenotipisko mērījumu datiem, neņemot vērā ģimeņu struktūru un iedzimstamības koeficienta vērtības

Pēc katras metodes izvērtēts sasniedzamais ģenētiskais ieguvums un ģenētiskās daudzveidības saglabāšanās (to izsakot % no efektīvā populācijas koku skaita: $100\% - N_e$). Viena eksperimenta vārdējie rezultāti atspoguļoti 1.8. attēlā. Konstatēts, ka, ģenētiskajā atlase neievērojot ģimeņu struktūru (A), kā arī liela koku skaita atlase no katras ģimenes, sākot ar labākajām (B), kas faktiski nozīmē nevienlīdzīgu no dažādām ģimenēm pārstāvēto īpatņu skaitu, nodrošina augstāko ģenētisko ieguvumu, taču arī zemāko saglabāto ģenētisko daudzveidību. Atlasot 30% labāko ģimeņu ar vienādu koku skaitu (pārstāvēniecību) (C), ģenētiskās daudzveidības saglabāšanās ir tuva pēc fenotipiskās atlases iegūtajai, toties ģenētiskais ieguvums ir ievērojami (3-5 reizes) lielāks. Līdzīgi, ranžējot pēc koku vidējā caurmēra 100 kontrolēto krustojumu ģimenes konstatēts, ka no 10 augstvērtīgākajiem krustojumiem 6 ir vienam un tam pašam mātes kokam: klonam Ka18 (Baumanis, Jansons, 2004).

Ņemot vērā, ka selekcijas procesā nepieciešams ne tikai sasniegt maksimālo ģenētisko ieguvumu, bet arī saglabāt ilgtermiņa atlases potenciālu un allēļu daudzveidību iespējamai klimata apstākļu / atlases mērķu maiņai, rekomendēts atlasīti veikt starp kokiem ģimenes ietvaros, katru selekcijas grupas koku nākamajā ciklā pārstāvēt ar maksimāli 2, no atšķirīgiem krustojumiem atlasītiem, pēcnācējiem.



■ Ģenētiskais ieguvums, aprakstīts izmantojot kā mērvienību pazīmes standartnovirzes vērtību;
 ◆ Saglabātā ģenētiskā daudzveidība, %;
 atlases metožu simbolu izskaidrojumu skatīt tekstā.

1.8. att. Ģenētiskais ieguvums un daudzveidība selekcionētajā grupā izvēloties atšķirīgas atlases metodes (dati no Kowalczyk, 2005)

Somijā plānots izmantot viena pāra krustojuma shēmu (Haapanen, 2005). Lai nesamazinātu kopējo koku skaitu selekcijas populācijā, no katra vecāku koka pēcnācējiem šajā gadījumā jāatlasa 2 pēcnācēji, kas palielina radniecību starp indivīdiem nākamajā selekcijas ciklā. Taču Latvijas parastās priedes selekcijas gadījumā

2. selekcijas ciklam iespējams atlasīt tikai 1 labāko pēcnācēju no krustojuma, saglabājot selekcijas populācijā tikai neradniecīgus kokus. Precīzāki rezultāti ģimeņu ranžēšanai (tātad atlasei starp tām) iegūstami, paralēli ierīkojot ne tikai viena pāra krustojumus, bet arī visu vecāku koku brīvapputes vai polikrosa pēcnācēju iedzimtības pārbaudes. Tas nepieciešams, jo, izmantojot viena pāra krustojumus, ģimeņu ranžējuma rezultātu ietekmēs arī dominances un epistatiskie ģenētiskie efekti. Dominances ģenētisko efektu noteiktais variācijas koeficients parastās priedes augstumam 5 – 39 gadu vecumā svārstās no 0% līdz 11% un ir vidēji 1/3 no aditīvā ģenētiskā efekta variācijas koeficienta vērtības, turklāt tā vērtībām nav noteiktas izmaiņu tendences saistībā ar stādījuma vecuma izmaiņām (Jansson et al., 2003). Līdzīgi Xiang et al. (2003a), analizējot *Pinus taeda* stādījumus, konstatē, ka dominances efekta vērtība ir aptuveni 30% no kopējās ģenētiskā efekta noteiktās dispersijas daļas. Turklāt gan aditīvā, gan dominances (Isik et al., 2003, Xiang et al., 2003a) ģenētiskā efekta daļa kopējā koku augstuma, caurmēra un stumbra tilpuma dispersijā palielinās, pieaugot stādījumu vecumam uzmērīšanas brīdī. Kontrolēto krustojumu izmantošana rūpnieciskai pavairošanai šai koku sugai nodrošina par 10-40% lielāku stumbra tilpumu (Xiang et al., 2003b). Tas liecina, ka no viena pāra krustojumiem iegūtajā ģimeņu ranžējumā var būt neprecizitātes, tomēr papildus brīvapputes pēcnācēju ģimeņu izmantošana ievērojami palielina kopējās izmaksas un ierobežota budžeta apstākļos nav uzskatāma par prioritāru.

Daļai koku (ar augstāko selekcijas indeksu) augstāka ģenētiskā ieguvuma sasniegšanai un tūlītējai realizēšanai var veikt intensīvāku krustošanas darbu kā citiem. Ieteicamā krustošanas shēma šajā gadījumā ir nesaistītās 6 koku pus-diallēles (katrā 15 krustojumu kombinācijas), kas ļauj novērtēt dažādu ģenētisko efektu ietekmi (1.9. att.). Tas ir svarīgi gan no praktiskā (iespējas sasniegt augstāku ģenētisko ieguvumu), gan teorētiskā viedokļa (samērā maz ir pētījumu par dažādu ģenētisko efektu lomu parastās priedes attīstībā). Katru komplektu var analizēt (kā arī krustots un stādījumi ierīkoti) atsevišķi, tādā veidā ievērojami atvieglojot praktisko darbu.

Koka Nr.*	Pus-diallēle 1						Pus-diallēle 2					
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1		x	x	x	x	x						
2			x	x	x	x						
3				x	x	x						
4					x	x						
5						x						
6												
7							x	x	x	x	x	
8								x	x	x	x	
9									x	x	x	
10										x	x	
11											x	
12												x

*Kolonnā uz leju - mātes koku numuri, rindā pa labi - tēva koku numuri.

1.9. att. Nesaistītā 6 koku pus-diallēlā krustošanas shēma

Atšķirībā no faktoriālās krustošanas shēmas, diallēlā nodrošina lielāku skaitu krustojumu ar atšķirīgiem tēva kokiem (vai, ja tēva koku skaits saglabāts vienāds – mazāku krustojumu skaitu un līdz ar to arī mazākas izmaksas). Svarīgi, ka krustošanas

shēma ir derīga, lai, pielietojot statistikas metodes, ar augstu varbūtību identificētu kokus ar kvantitatīvās pazīmes nozīmīgi ietekmējošiem gēniem (Wu et al., 2001). Tas ļauj šādus kokus turpmākā selekcijas darbā izmantot plašāk, sasniedzot augstākas ģenētisko ieguvumu vērtības. Turklāt, turpinot ģenētisko izpēti (genoma posma kartēšanu), ir augsta varbūtība identificēt konkrēto gēnu un izstrādāt marķierus selekcijas efektivitātes paaugstināšanai.

1.5. Pēcnācēju pārbaudes

Izmantojot atkārtotās atlasē selekcijas shēmu, jāierīko kontrolēto krustojumu stādījumi, kuros veicama atlase vai nu pēc koku fenotipa, vai arī no katra krustojuma izvēloties noteiktu skaitu pēcnācēju: kandidātus, kuriem ierīko veģetatīvo (ģimeņu-klonu atlase) vai ģeneratīvo (ģimeņu atlase) pēcnācēju pārbaudes un pēc šo pārbaudu rezultātiem izvēlas labāko kandidātu selekcijas darba turpināšanai.

Fenotipiskā atlase balstās uz pieņēmumu, ka koka fenotips cieši saistīts ar tā genotipu. Atlasi veic pēc vizuāli novērtētu vai uzmērītu atsevišķu pazīmju vērtībām. Metodes priekšrocība ir tās zemās izmaksas, jo nav jāierīko kandidātu iedzimtības pārbaudu stādījumi. Metodes trūkums – samērā zema precizitāte, uz ko norāda, piemēram, pēc fenotipa atlasīto pluskoku pēcnācēju ģimeņu visai atšķirīgās produktivitātes un kvalitātes rādītāju vērtības iedzimtības pārbaudu stādījumos. Pēc fenotipa atlasīto koku (1. kārtas) sēklu plantāciju loma ir nozīmīga, izslēdzot no līdzdalības meža atjaunošanā materiālu ar ļoti zemu ģenētisko kvalitāti (Hansen, Kjaer, 1999). Tajā pašā laikā, izveidojot plantācijas no labākajiem (atlasītiem) pluskokiem saskaņā ar to pēcnācēju pārbaudu rezultātiem, koksnes krājas ieguvums tiek paaugstināts vēl par 10-15% (Rosvall et al., 2002). Šis papildus ieguvums ir kombinācija no:

- 1) pirmās atlasē „kļūdu” – respektīvi, gadījumu, kad fenotipiskais pārākums nav bijis ģenētiski noteikts – izslēgšanas;
- 2) paaugstinātas atlasē intensitātes.

Nodalīt abu minēto faktoru ietekmi un precīzi raksturot fenotipiskās un ģenētiskās atlasē saistību var tikai eksperimentāli (Kowalczyk, 2005). Vienlaikus Rosvall et al. (2002) secina, ka augsta selekcijas efekta sasniegšanai ir nepieciešama pēcnācēju pārbaudu izmantošana; šo atziņu akceptējuši arī citi selekcionāri (Gailis, 1962, Birģelis, Baumanis, 1989, Lindgren, 1991). Fenotipisko atlasē vēlams izmantot vienīgi gadījumos, kad citas atlasē metodes nav pieejamas.

Tiešu salīdzinājumu (izmantojot datorsimulāciju) starp minētajiem atlasē veidiem veikuši Danusevičius un Lindgren (2002a), kā selekcijas mērķi izvēloties grupas uzlabojumu viena selekcijas cikla gada laikā. Jau iepriekš definēts, ka grupas uzlabojums ir selekcijas procesā sasniegtā selekcijas efekta un paaugstinātās radniecības pakāpes, kura pārvērsta tādās pašās mērvienībās kā ieguvums, starpība.

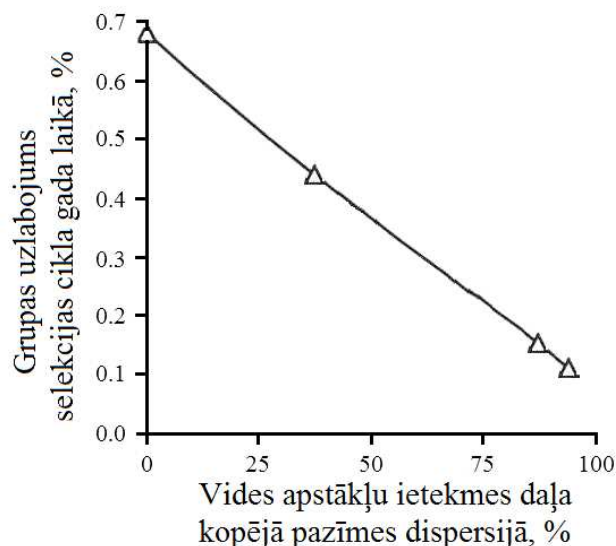
Saglabājot konstantu investīciju apjomu vienam selekcijas grupas kokam, konstatēts, ka augstāko grupas uzlabojumu gada laikā iespējams sasniegt, izmantojot ģimeņu-klonu atlasē; atšķirības starp fenotipisko un ģimeņu atlasē shēmu ir nelielas. Sakarība ir robusta gan pret atšķirīgiem dominances ģenētiskā efekta līmeņiem, gan aditīvā ģenētiskā efekta noteiktām standartnovirzēm rotācijas vecumā, gan dažādu pieņemto relatīvo selekcijas efekta un ģenētiskās daudzveidības saglabāšanas nozīmīguma attiecību, kā arī rotācijas periodu (no 60 līdz 120 gadiem). Ja tiek pieņemts īsāks ar selekcionētu reproduktīvo materiālu atjaunotas mežaudzes rotācijas periods (30-40 gadi), atlase pēc fenotipa ir ievērojami pārāka par ģimeņu atlasē, bet atpaliek no ģimeņu-klonu atlasē. Augstāku selekcijas efekta palielinājumu no papildus investīcijām iespējams iegūt, izmantojot ģimeņu-klonu atlasē metodi. Nozīmīga vērtība

jāvelta arī optimālā budžeta (respektīvi – optimālā koku skaita ģimenē, kandidātu skaita un to pēcnācēju skaita) noteikšanai, lai no ieguldītajiem līdzekļiem iegūtu maksimālo atdevi.

Ja iedzīstamības koeficienta vērtība ir 0.1, optimālais ģimenes lielums ģimeņu-klonu, fenotipiskās un ģimeņu atlasēs gadījumā ir attiecīgi 20 orteti, 15 rameti katram; 182 koki un 11 kandidāti, 47 pēcnācēji katram (Danusevicius, Lindgren, 2002a). Augstākas iedzīstamības koeficienta vērtības samazināja optimālo ģimenes lielumu fenotipiskās atlasēs gadījumā, kā arī palielināja pārbaudāmo kandidātu (ortetu vai sibu) skaitu un samazināja katram no tiem nepieciešamo pēcnācēju (rametu vai ģeneratīvo pēcnācēju) skaitu.

Tāpat parastās priedes izpētē Somijā secināts, ka atlase starp ģimenēm (kāda pēc būtības ir izvēloties ģenētiski augstvērtīgāko kandidātu ģimeņu vai ģimeņu-klonu atlasē) ir ievērojami efektīvāka nekā starp kokiem ģimenes ietvaros: tātad fenotipiskā atlase (Haapanen, 2001). Īpaši izteikta starpība starp atlasēs metodēm ir produktīvākajām (augstvērtīgākajām) ģimenēm; atzīmējams, ka starpība palielinās, samazinoties iedzīstamības koeficienta vērtībai (Routsalainen, Lindgren, 1998). Ņemot vērā, ka parastās priedes kvalitāti un produktivitāti raksturojošajām pazīmēm vairākumā gadījumu raksturīgas samērā zemas iedzīstamības koeficienta vērtības (Velling, 1982, Haapanen, et al., 1997, Hannrup et al., 1998, Rosvall, 1999, Olsson, 2001), priekšrocības vienmēr ir ģimeņu-klonu atlasēs izmantošanai.

Secināms, ka augstāko grupas uzlabojumu gada laikā iespējams sasniegt, izmantojot ģimeņu-klonu atlasē, kuras rezultātus arī vismazāk ietekmē eksperimentālajos stādījumos esošā vides apstākļu variācija (Burdon, Shelbourne, 1974). Ģimeņu un fenotipiskās atlasēs metodes uzrāda līdzīgus rezultātus, taču jāņem vērā, ka fenotipiskā atlase balstīta uz pieņēmumiem par ļoti ciešu ģenotipa un fenotipa korelāciju un to nozīmīgi ietekmē arī vides apstākļu (augšnes, koku savstarpējās konkurences) variācija eksperimentālajā stādījumā (1.10. att.) un citi iedzīstamības koeficienta vērtību samazinoši faktori.



1.10. att. Fenotipiskajā atlasē sasniedzamais grupas uzlabojums atkarībā no vides apstākļu heterogenitātes eksperimenta ietvaros (attēls no Danusevicius, Lindgren, 2002b)

Ģimeņu atlasēs efektivitāti (grupas uzlabojumu gada laikā) lielā mērā nosaka laiks no kontrolēto krustojumu pēcnācēju ieguves līdz to ziedēšanas sākumam (iespējai iegūt

sēklas kandidātu iedzimtības pārbaužu stādījumu ierīkošanai). Šo laika periodu ir iespējams saīsināt veicot ziedēšanas stimulēšanu, taču zināms laiks līdz ziedēšanai būs jāgaida jebkurā gadījumā. Tādēļ izvērtētas iespējas šo laiku izmantot, veicot fenotipiski labāko kandidātu (no katras ģimenes) atlasī. Ar datorsimulāciju palīdzību Danusevicius un Lindgren (2004) salīdzinājuši alternatīvas, nosaucot tās par:

- 1) kombinēto fenotipisko-ģimeņu atlasī – kontrolētā krustojuma pēcnācēji izvietoti eksperimentālos stādījumos, vienlaikus stimulējot to ziedēšanu. Tiklīdz ziedēšanas fāze sasniegta, stādījumos tiek atlasīti fenotipiski labākie kandidāti no katras ģimenes, kam veic krustošanu (pārsvarā gadījumu polikrosu) un ierīko pārbaudes, saskaņā ar kuru rezultātiem tiek atlasīts viens, ģenētiski labākais koks nākamajam selekcijas ciklam;
- 2) ģimeņu atlasī – kontrolētā krustojuma ģimenes ietvaros kandidāti tiek atlasīti pēc nejaušības, stimulēta to ziedēšana un ierīkotas pēcnācēju pārbaudes, saskaņā ar kuru rezultātiem izvēlēts viens, ģenētiski labākais koks nākamajam selekcijas ciklam.

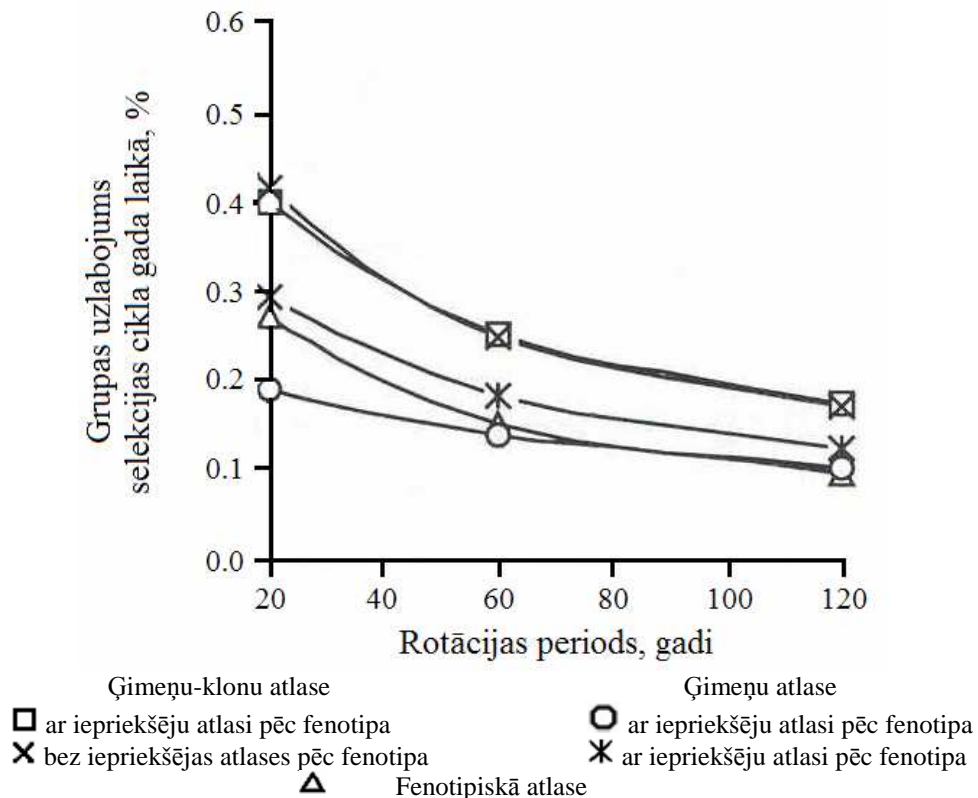
Konstatēts, ka ar kombinēto fenotipisko-ģimeņu atlasī iespējams iegūt papildus selekcijas efektu (grupas uzlabojumu gada laikā). Tāpat konstatēts, ka zemas iedzimstamības koeficienta vērtības, stādāmā materiāla un kontrolētās krustošanas izmaksas un mazs ikgadējo investīciju apjoms, kā arī garš plānotais rotācijas periods (80 gadi) samazina abu metožu pielietošanas atšķirības, taču priekšrocības visos gadījumos saglabā kombinētā fenotipiskā-ģimeņu atlase. Tikai pēcnācēju pārbaužu metodes izmantošana ir efektīvāka (vai tik pat efektīva) vienīgi tad, ja ziedēšanu iespējams panākt ļoti ātri (2-4 gadu laikā). Ja tas nav iespējams, lietderīgāk līdzekļus ieguldīt precīzākā fenotipiskajā atlasē un stimulēt stādījumā ziedēšanu, tam sasniedzot 10-12 gadu vecumu, kad atsevišķiem kokiem pēcnācēju pārbaužu eksperimentos Latvijā jau novērota ziedēšana, tādēļ tās veicināšana prasīs mazākus līdzekļus. Izvērtējot ģenētiskos un ekonomiskos faktorus kandidātu (ģimeņu ietvaros) fenotipisko atlasī un krustošanu tiek rekomendēts (optimāli ir) veikt 12 gadu vecumā (Danusevicius, Lindgren, 2002b). Šo darbu izpilde iespējama pat vēl vēlāk (15-17 gadu vecumā), rezultātā zaudējot vidēji tikai 7% (0-14% dažādos pārbaudītajos variantos) no grupas uzlabojuma gada laikā salīdzinājumā ar optimālo krustošanas vecumu (Danusevicius, Lindgren, 2004). Šādu paildzinātu nogaidīšanas periodu, neveicot intensīvu ziedēšanas stimulēšanu, atsevišķos gadījumos paredz Somijas selekcijas programma (Haapanen, 2005).

Salīdzinājumā ietverot arī ģimeņu-klonu atlasē metodi, secināts, ka tā pie visām pārbaudītajām parametru vērtībām sniedz augstāko grupas uzlabojumu gada laikā. Turklāt kandidātu fenotipiskā atlase pirms veģetatīvo pēcnācēju ieguves nenodrošina papildus selekcijas efektu, kā redzams 1.11. attēlā (Danusevicius, Lindgren, 2002b). Tas saistīts ar īso laiku (4 gadi) no kontrolētās krustošanas pabeigšanas līdz klonālo iedzimstības pārbaužu stādījumu ierīkošanai, tātad nelielo vecumu, kādā izdarīta fenotipiskā atlase, kuras precizitāte tādēļ ir zema. Šajā gadījumā nav ņemta vērā iespēja fenotipisko atlasī veikt pēc rezistenci, augšanas ritmu, sausuma izturību raksturojošiem parametriem, kas selekcijas efektu varētu palielināt. Konstatēts, ka ģimeņu-klonu atlase sniedz augstāko papildus grupas uzlabojumu gada laikā, palielinoties arī kopējam investīciju apjomam.

Jāatzīmē, ka augstākas stādu izmaksas nozīmīgi samazina ģimeņu-klonu atlasē priekšrocības. Tādēļ svarīgi ir veikt pētījumus klonālo pēcnācēju ieguves efektivitātes paaugstināšanai. Pieņemot konstantu kopējo budžetu, zemākas stādu izmaksas ļauj katram pārbaudāmajam genotipam iestādīt vairāk pēcnācēju, tādejādi paaugstinot precizitāti un samazinot nepieciešamo stādījuma vecumu gala rezultātu iegūšanai.

Apkopojot iepriekšējo pētījumu rezultātus, rekomendējams izmantot ģimeņu-klonu atlasī visos gadījumos, kad tas praktiski ir iespējams. Ja tehnisku vai finansiālu

apsvērumu dēļ tas nav iespējams, kandidātu ģenētiskai vērtēšanai un labāko atlasei nākamajam selekcijas ciklam un sēklu plantāciju ierīkošanai izmantojamas ģeneratīvo pēcnācēju pārbaudes. Nepieciešamas eksperimentālas ziedēšanas stimulēšanas iespēju pārbaudes, lai atrastu metodes, kā samazināt rotācijas cikla garumu. Gadījumos, ja kādas kontrolēto krustojumu ģimenes koku veģetatīvā pavairošana nav sekmīga, tai ierīko iedzimtības pārbaudes fenotipiskās atlases veikšanai, jo ģimeņu un ģimeņu-klonu atlases ciklu garumi ir pārāk atšķirīgi, lai pēc šīm metodēm atlasīto materiālu būtu iespējams kombinēt.



1.11. att. Grupās uzlabojums selekcijas cikla gada laikā pēc atšķirīgām atlases metodēm (attēls no Danusevicius, Lindgren, 2002b)

Izmantojot veģetatīvās pēcnācēju pārbaudes, iegūto iedzimtības koeficientu vērtības ir ievērojami augstākas nekā no ģeneratīvo pēcnācēju (sējeņu) eksperimentiem (Rone, 1985) – tas nozīmē, ka precīzi tiek atlasīti ģenētiski pārākie vecāku koki. Līdz ar to arī ģenētiskā ieguvuma vērtības selekcijas cikla gada laikā ir augstākas pat par 30%. Būtiski, ka uzlabojas precizitāte ne tikai atlasei starp ģimenēm, bet arī atlasei starp kokiem ģimenes ietvaros. Konstatēts, ka veģetatīvās pēcnācēju pārbaudes nozīmīgi paaugstina selekcijas procesa efektivitāti, samazinot augsnes un klimata mikrovariācijas (variācija viena stādījuma robežās) ietekmi uz ģenētisko parametru novērtējumu (Isik et al., 2003).

Augstāku selekcijas efektu atlasei ģimenes ietvaros iespējams sasniegt, atlasot lielāku skaitu kandidātu un katru no tiem pārbaudot ar nedaudzām (8-10) klonālām kopijām, nevis izmantojot dažus kandidātus un lielu rametu skaitu katram (Isik et al., 2004). Līdzīgu tendenci konstatējuši arī Russell un Loo-Dinkins (1993) norādot, ka optimāli būtu izmantojami tikai 1-2 rameti no katra kandidāta, stādījumus ierīkojot 2-6 vietās; lai rezultāti būtu robusti pret augstām genotipa-vides mijiedarbības vērtībām eksperimenti jāierīko četrās un vairāk stādījumu vietās. Precīzas ģimeņu salīdzināšanas veikšanai izvērtēšanas vecumā tām nepieciešami vismaz 20 koki, tādēļ maza rametu

skaita izmantošanu no katra klona neatzīst Stener un Jansson (2005), norādot, ka pat 3-4 klonālās kopijas (katrā eksperimentā) ir par maz precīzu rezultātu iegūšanai, īpaši ņemot vērā, ka dažas no tām var būt bojātas (biotisku vai abiotisku faktoru ietekmē). Vērtējot iespējamo statistisko analīžu precizitāti un rangu korelācijas, Isik et al. (2005) norāda, ka par optimālu uzskatāma 4-6 rametu izmantošana katram kandidātam 1 stādījuma vietā. Taču jāņem vērā, ka šajā gadījumā iespējama tikai vairāku eksperimentu kopēja analīze, jo katru pārstāvošais koku skaits ir pārāk mazs (<20) precīzai ģimeņu savstarpējai salīdzināšanai.

Salīdzinot no sēklām un mikroklonāli pavairotus kārpainā bērza stādījumus (vērtēta saglabāšanās, koku augstums, peļu un pārnadžu bojājumi), netika konstatētas būtiskas rezultātu (ranžējuma) atšķirības, kas liecina, ka analīzei vienlīdz labi izmantojami abu tipu materiāli (Viherä-Aarnio, Velling, 2001). Tādu pašu secinājumu izdarījuši arī McRea et al. (1993) *Pinus taeda* stādījumos. Vērtējot Zviedrijas parastās egles selekcijas programmu, Rosvall et al. (1998) secina, ka veģetatīvās pēcnācēju pārbaudes ir efektīvākas nekā citi pārbaužu veidi arī gadījumos, kad iedzimstamības koeficienta vērtības ir zemas un izmantots tiek neliels rametu skaits no katra kandidāta.

Nepieciešamo koku skaitu ģimenei katrā stādījuma vietā nosaka plānotā atlasē metode (starp pēcnācējiem ģimenē vai starp ģimenēm), kā arī izvēlēta pēcnācēju pārbaužu stādāmā materiāla veids (veģetatīvais vai ģeneratīvais). Turklāt jāņem vērā plānotais eksperimenta izmantošanas ilgums (un atbilstoši tam iespējamā koku skaita redukcija), kā arī eksperimenta dizains.

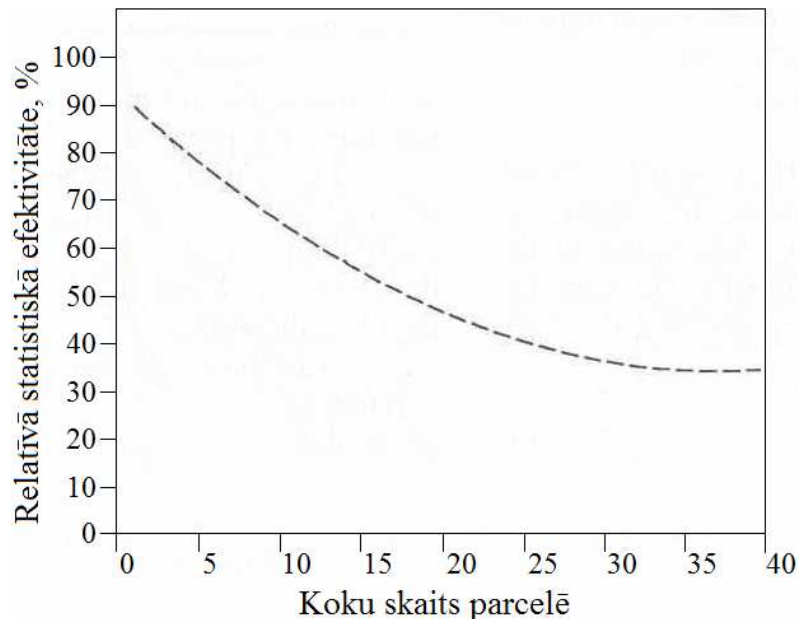
Pinus taeda un *Pinus elliotti* stādījumos rekomendēts izmantot rindu parces (6-10 koku) 6 atkārtojumos. Šāds dizains ļauj ikvienai ģimenei katrā atkārtojumā izvēlēties citus „kaimiņus”, samazinot nevienmērīgas konkurences ietekmi, atkārtojumu skaits ir pietiekami liels, lai aptvertu eksperimentā iespējami esošo augsnes variāciju un rezultātus būtiski neiespaidotu zema saglabāšanās vai trupe kādā stādījuma daļā. Šāds dizains nodrošina iespēju efektīvi veikt gan atlasī starp ģimenēm, gan kandidātu atlasī ģimenes ietvaros (Xiang et al., 2003a, White et al., 2003).

Lielu bloku parcelu – 25 koki – izmantošana nedod papildus informāciju un tādu pašu rezultātu precizitāti iespējams iegūt uzmērot tikai daļu (šajā gadījumā 10) no kokiem katrā parcelē (Haapanen, 1995). Līdzīgi rezultāti iegūti arī Zviedrijā, kur eksperimentos ar vienkoka parcelēm (40 katrai ģimenei), būtiski nezaudējot uzmērījumu precizitāti, izmantoti tikai 30 – 50 % koku (Jansson et al., 2003). Rindu parcelu izmantošana rezultātu precizitāti palielina tikai nedaudz, salīdzinājumā ar tāda paša koku skaita bloku parcelēm. Savukārt statistiskā efektivitāte (vērtēta kā mazākais nepieciešamais koku skaits būtisku atšķirību konstatēšanai starp ģimenēm) samazinās, palielinoties koku skaitam parcelē, kā tas redzams 1.12. attēlā (Haapanen, 1992). Tas nozīmē, ka vienkoka parces nodrošina precīzāku ģenētisko efektu aprēķinu, jo katras ģimenes koki atrodas maksimālajā skaitā eksperimentā ietvertajos konkurences un vides apstākļos (Haapanen, 1992, 1995). Analizējot parastās priedes stādījumus Zviedrijā, konstatēts, ka vienkoka parces, vienlīdz labi kā bloku parces, izmantojamas arī ģimeņu krājas raksturošanai (Jansson et al., 1998). To ierīkošana ir vienkāršāka, toties kopšana sarežģītā un atlasē veikšana ģimenes ietvaros faktiski nav iespējama. Tāpat vienkoka parces stādījums nav izmantojams kā selekcijas efekta demonstrējuma objekts. Šāds dizains ir piemērots īslaicīgu, efektīvu selekcijas stādījumu ierīkošanai, lai atrastu ģenētiski labāko starp viena kontrolētā krustojuma kandidātiem.

Efektīvām pēcnācēju pārbaudēm svarīgs ir ne tikai stādījuma dizains, bet arī izmantot eksperimentu vietu skaits, kas galvenokārt atkarīgs no genotipa-vides mijiedarbības ietekmes uz vērtētajām (atlasē) pazīmēm. Ja genotipa-vides mijiedarbības ietekme ir nozīmīga, tad vienā stādījumā iegūtais ģimeņu ranžējums

nesaskan ar citos konstatējamo – tātad precīzai novērtēšanai jāizmantojami vairāki eksperimenti.

Apjomīgu parastās priedes pēcnācēju pārbaužu stādījumu datu materiāla analīzi Somijā veicis Haapanen (1996), kurš secinājis, ka genotipa-vides mijiedarbības ietekme uz koku augstumu var būt pat 80% no ģimenes (genotipa) ietekmes vērtības. Turklāt šīs mijiedarbības rezultātā ģimeņu ranžējums dažādos eksperimentos nozīmīgi atšķiries. Konstatēts arī, ka mijiedarbības ietekme un tās lielums iepriekš nav paredzami. Tas nozīmē, ka šī faktora ietekme nav novēršama vai izmantojama selekcijas vērtības paaugstināšanai.



Piezīme: efektivitāte noteikta kā iespēja konstatēt mazākās būtiskās atšķirības, salīdzinot ar tāda paša koku skaita vienkoka parcelu izmantošanu.

1.12. att. Statistiskā efektivitāte dažāda koku skaita parcelēm (attēls no Haapanen, 1992)

Līdzīgi White et al. (2003) konstatējuši būtisku genotipa-vides mijiedarbības ietekmi uz stumbra tilpumu *Pinus elliotti* stādījumos, tāpat kā Pliūra un Kundrotas (2002) melnalkšņa pēcnācēju pārbaužu eksperimentos Lietuvā. Analizējot parastās priedes ģeogrāfisko proveniencu koku augstumu 15 gadu vecumā, nozīmīgu vides (stādījuma vietas) ietekmi uz ģimeņu ranžējumu atzīmē arī Baumanis un Birģelis (1991). Savukārt 94 priežu pēcnācēju pārbaužu stādījumos Somijā konstatētais ģimenes-vides mijiedarbības faktors ir neliels, tomēr rekomendēts izvietot eksperimentālos stādījumus ģimeņu pārbaudēm vairākās vietās, lai iegūtu vidējo (precīzāko) novērtējumu (Annala, 1999).

Atsevišķos gadījumos iespējams, ka lielāko daļu no genotipa-vides mijiedarbības dispersijas komponentes nosaka tikai dažas pret augšanas un/vai klimatiskajiem apstākļiem jutīgas ģimenes, kā to *Pinus taeda* pētījumos konstatējuši Li un McKeand (1989). Turklāt ražīgākās ģimenes auglīgākajā augsnē nav starp labākajām arī mazāk auglīgā augsnē (Li, Wu, 1997). Tajā pašā laikā parastās priedes stādījumos konstatēts, ka ģimeņu rangu korelācija eksperimentu pāriem, kas ierīkoti vienādas un kardināli atšķirīgas auglības augsnēs, ir līdzīga (Haapanen, 2001).

Iepriekš minētie fakti liecina, ka pēcnācēju pārbaužu stādījumus vienam un tam pašam materiālam rekomendējams ierīkot vairākās (vismaz 3) stādījuma vietās attiecīgās selekcijas zonas ietvaros.

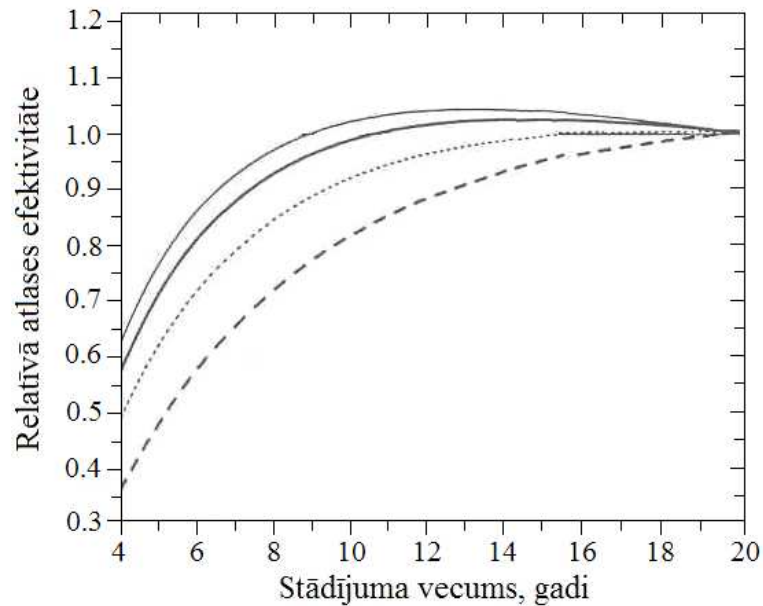
Analizējot parastās priedes provenienču stādījumus un eksperimentus kontrolētos apstākļos, secināts, ka klimata izmaiņas (temperatūras paaugstināšanās) ietekmēs koku augšanas ātrumu, izmantotā veģetācijas perioda garumu un atsevišķos gadījumos arī noteiks citu konkrētai vietai piemērotāko (produktīvāko) sēklu materiālu. Turklāt palielinoties temperatūru svārstību amplitūdai ziemā, iespējams augstāks sala bojājumu risks (Hänninen, 1991, Beuker, 1994, Schmidting, 1994, Persson, Beuker, 1997, Oleksyn et al., 1998, Persson, 1998). Dažāda sēklu materiāla augšanas ritma atbilstību konkrētās vietas klimatiskajiem apstākļiem, salīdzinājumā ar jau zināmu, piemērotu materiālu, iespējams novērtēt veicot sasaldēšanas pārbaudes (Nilsson, Eriksson, 1986, Aho, 1994). Tomēr atšķirīgu klimatisko faktoru ietekmi uz koku augšanas parametriem precīzi iespējams novērtēt tikai eksperimentālajos stādījumos. Lai iespējamo klimata izmaiņu gadījumā būtu pieejama informācija par konkrētajiem apstākļiem piemērotākajiem genotipiem, rekomendējama 1 – 2 papildus stādījumu ierīkošana ārpus noteiktās selekcijas zonas (Danell, 1993b, Haapanen, 2005). Saskaņā ar šo atziņu ģimeņu ranžēšanai Zviedrijā un Somijā tiek rekomendēts ierīkot 3-4 stādījumus attiecīgās klimatiskās (selekcijas) zonas robežās un 1-2 – ārpus tās (Haapanen, 2005). ASV atsevišķām *Pinus* sugu selekcijas stādījumu izveidei tiek izmantotas 4 (Xiang et al., 2003a) vai 5 (White et al., 2003) stādījumu vietas. Vairāku eksperimentu pielietošana viena un tā paša selekcijas materiāla pārbaudēm ieteikta arī Lietuvā (Baliuckas et al., 2004).

Kontrolēto krustojumu stādījumus Somijā paredzēts ierīkot meža zemēs, izmantojot bloku parces 2-4 atkārtojumos, 3 stādījumu vietās. Eksperimenti paredzēti ilgtermiņa apsaimniekošanai un datu ieguvei par atsevišķu ģimeņu augšanas gaitu un pazīmju (piemēram, koksnes īpašību) attīstību. No katras ģimenes atlasītajiem nākamās selekcijas grupas kandidātiem plānots ierīkot intensīvas pēcnācēju pārbaudes 6 stādījumu vietās, izmantojot vienkoka parces. Ņemot vērā, ka atšķirīgi augsnes apstākļi nav noteicošais faktors ģimeņu ranžējumam dažādos stādījumos (genotipavides mijiedarbības komponentes ietekmei), šīs pārbaudes paredzēts ierīkot ar augstu biežību un lauksaimniecības augsnēs (Haapanen, 2005).), kas atbilst iepriekšējo pēcnācēju pārbažu eksperimentu analīzes rezultātiem (Haapanen, 1996, 2001, Annala, 1999) un liecina, ka ātrāku precīzākus un rezultātus iespējams iegūt, izmantojot stādījumus ar lielu sākotnējo koku skaitu: 8800-10000 koku ha⁻¹ (1.13. att.). Tas, protams, nenozīmē, ka augstas biežības izmantošana rekomendējama praksē, veicot meža atjaunošanu ar ģenētiski un fizioloģiski augstvērtīgu materiālu. Konkurence starp kokiem iedzimtības pārbažu stādījumos ieteikta tikai kā līdzeklis ātrākai rezultātu (labāko ģimeņu izvēles) sasniegšanai.

Stādījumos auglīgās, homogēnās augsnēs (piemēram, lauksaimniecības zemēs) koki aug ātrāk (1.14.att.), līdz ar to agrāk notiek arī vainagu saslēgšanās un sākas savstarpējā konkurence, kuras pirmajos gados ģenētisko efektu novērtējums ir visprecīzākais (Mikola, 1985). Analizējot *Pinus contorta* stādījumus, konstatēts, ka ģimenes (ģenētiskā faktora) ietekme kopējā dispersijā paaugstinās, sākoties koku savstarpējai konkurencei. Īpaši spilgti tas izpaužas koku diametram (Xie, Ying, 1996). Kā redzams 1.14. attēlā – sākotnējā stādīšanas attāluma (tātad arī, iespējams, juvenilās saglabāšanās) ietekme var būt nozīmīgāka nekā tā ir augsnes apstākļiem. Liels sākotnējais biežums ļauj to pašu koku skaitu izvietot mazākā platībā: arī tādēļ variācija starp augsnes apstākļiem eksperimenta ietveros ir zemāka un ģenētisko faktoru novērtējums precīzāks.

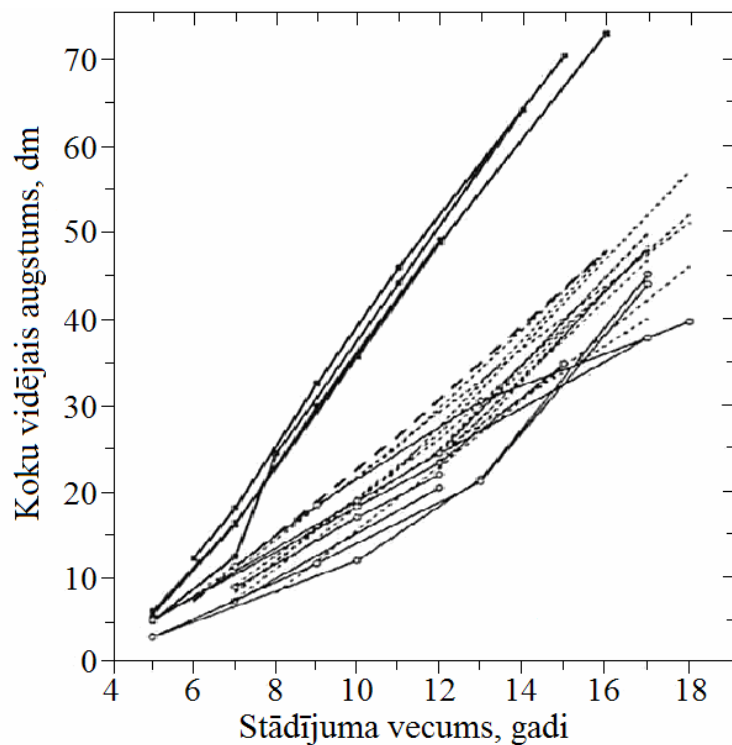
Papildus arguments vairāku eksperimentu vietu izmantošanai ir nepieciešamība samazināt risku, zaudējot rezultātus kādā no stādījumiem dažādu faktoru (piemēram, ugunsgrēka) ietekmē, zaudēt visu selekcijas darba rezultātu (Zhelev et al., 2003). Turklāt tādejādi iespējams atlasīt noteiktiem augšanas apstākļiem un klimatam piemērotākos genotipus. Latvijā konstatēta ievērojama augšanas apstākļu ietekme uz

ģimeņu ranžējumu pēc koku vidējā augstuma gan priedei (Jansons, 2005) gan eglei (Rone, 1973), tādēļ rekomendējams stādījumus ierīkot vairākos ekoloģiskajos fonos, galvenokārt tur, kur sagaidāms lielākais selekcijas darba rezultāts un stādāmā materiāla izmantošana.



Tieva nepārtraukta līnija – 8800-10000 koku ha⁻¹, meža augsnē
 Plata nepārtraukta līnija – 8800-10000 koku ha⁻¹, lauksaimniecības augsnē
 Tieva punktēta līnija – 2500 koku ha⁻¹, meža augsnē
 Plata raustīta līnija – 2500 koku ha⁻¹, lauksaimniecības augsnē

1.13. att. Relatīvā atlasē efektivitāte dažādos selekcijas stādījumos starp kociem ģimenes ietvaros atšķirīgā vecumā ar mērķi uzlabot koku augstumu 20 gadu vecumā (attēls no Haapanen, 2001)



Apzīmējumi kā 1.13. att.

1.14. att. Koku augstumu attīstība stādījumos dažādās augsnēs un biežumā (attēls no Haapanen, 2001)

Ierīkojot pēcnācēju pārbaužu stādījumus, nozīmīgi rūpēties par to kopšanu un aizsardzību pret bojājumiem. Nepietiekama augsnes sagatavošana un stādījumu kopšana ir cēlonis nevienmērīgiem saglabāšanās un augšanas rādītājiem, kā rezultātā zema ir iedzimstamības koeficienta vērtība. White et al., (2003) konstatējuši, ka nekoptiem eksperimentiem stumbru tilpuma iedzimstamības koeficienta vērtība ir vidēji 0.09, bet sagatavotā augsnē ierīkotiem un koptiem – 0.31. Savukārt Jansson et al., (2003) norāda, ka viens no cēloņiem zemām iedzimstamības koeficientu vērtībām Ziemeļzvidrijas pēcnācēju pārbaužu stādījumos ir aļņu bojājumi, kas palielina variāciju starp kokiem ģimenē (vides ietekmes daļu kopējā dispersijā) un apgrūtina precīzu ģimeņu atšķirību noteikšanu, kā arī un ranžēšanu saskaņā ar selekcijas vērtībām (Haapanen, 1996).

1.6. Atlases laiks

Selekcija darba rezultāts – selekcijas efekta pieaugums viena cikla gada laikā – ir tieši atkarīgs no izvēlētajā atlases laika. Veicot novērtēšanu jaunākos stādījumos, iespējams gan saīsināt selekcijas ciklu, gan paaugstināt atlases intensitāti vai samazināt pēcnācēju pārbaužu stādījumu platību (līdz ar to arī izmaksas), ņemot vērā, ka koku izmēri uzmērīšanas vecumā ir mazāki. Jo jaunākā stādījumā paredzēta atlases veikšana, jo sākotnēji stādīšanas attālumi var būt mazāki, neizraisot koku savstarpējās konkurences ietekmi uz ģenētisko parametru novērtējumu (Wu, 1998).

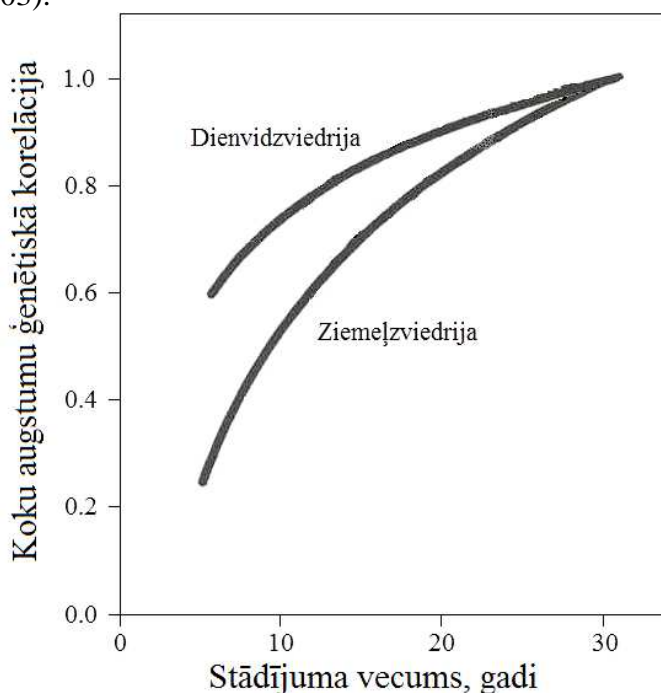
Ģenētiskais ieguvums no selekcijas noteiktā koku vecumā atkarīgs no pazīmes iedzimstamības koeficienta vērtības atlases un mērķa vecumā, kā arī vērtību korelācijas tam pašam kokam dažādā uzmērīšanas vecumā. Paaugstinoties iedzimstamības koeficienta vērtībām un ģenētiskajai korelācijai starp pazīmes vērtībām dažādos uzmērīšanas laikos, samazinās optimālais atlases veikšanas vecums (Xie, Ying, 1996, Wu, 1998, Annala, 1999, Jansson et al., 2003).

Jansson et al. (2003), vērtējot parastās priedes pēcnācēju pārbaužu stādījumus Zvidrijā vecumā no 5 līdz 39 gadiem, konstatējuši, ka koku augstuma iedzimstamības koeficienta vērtība pakāpeniski palielinās, pieaugot stādījuma vecumam (vidēji no 0.12 līdz 0.26 Dienvidzvidrijā un no 0.06 līdz 0.2 Ziemeļzvidrijā). Līdzīga tendence konstatēta *Pinus contorta* (Xie, Ying, 1996) un *Pinus taeda* (Xiang et al., 2003a) stādījumos attiecīgi 7 – 24 un 4 – 8 gadu vecumā. *Pinus sylvestris* stādījumos Somijā (6-18 gadu vecumā) vērojamas nozīmīgas augstuma iedzimstamības koeficienta svārstības dažādos stādījumu uzmērīšanas laikos, taču bez noteiktas tendences. Savukārt augšanas apstākļi un (it īpaši) stādījuma biežums iedzimstamības koeficientu vērtības ietekmē tieši – tās ir augstākas biezos, lauksaimniecības (auglīgās) zemēs ierīkotos stādījumos, kur koki aug ātrāk (Annala, 1999, Haapanen, 2001). Atlase ir precīzāka tūlīt pēc vainagu saslēgšanās (Annala, 1999). Līdzīgi Lindgren (1984) norāda, ka augsnes un/vai klimatisko apstākļu dēļ lēnāk augošiem kokiem pēcnācēju pārbaužu eksperimentos arī galējais novērtējums izdarāms vēlāk – atlase pēc koku augstuma Skandināvijā eglei un priedei optimāli izdarāma, kad stādījuma vidējā vērtība ir starp 3 un 5 m. Līdzīgs novērtējums veikts arī bērzam – optimāli atlase izdarāma, kad koku vidējais augstums ir 4 m (Stener, Jansson, 2005), kas liecina par likumsakarības universālo raksturu.

Ģenētiskā korelācija starp koku augstumu uzmērīšanas brīdī un 30 gadu vecumā pakāpeniski palielinās, pieaugot stādījumu vecumam (1.15. att.), turklāt zemākajām konstatētajām korelācijām arī aprēķinu standartkļūda ir lielākā.

Konstatēts, ka optimālais atlases vecums (sasniedzot maksimālo ģenētisko ieguvumu viena selekcijas cikla gada laikā, izmantojot 5% diskonta likmi selekcijā

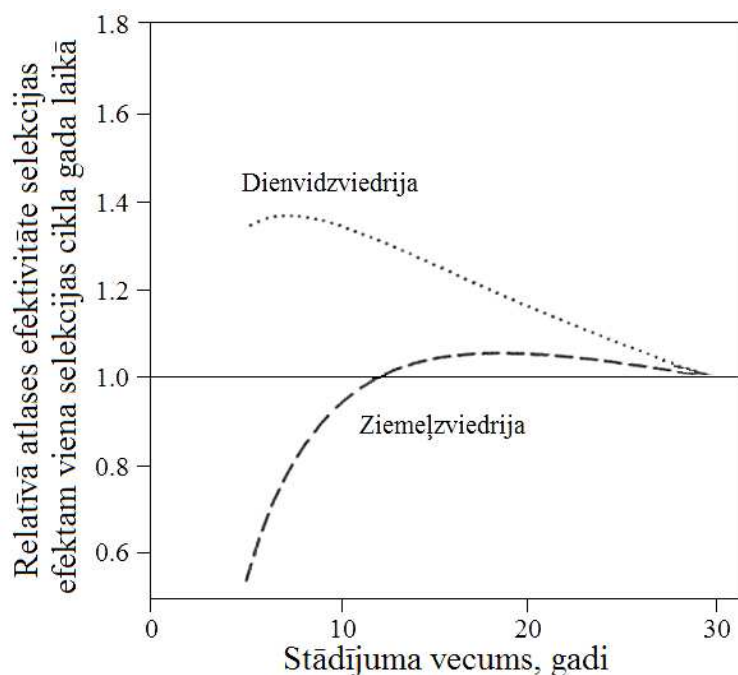
ieguldītajiem līdzekļiem) ir 11 gadi Dienvidzvidrijā un 15 gadi Ziemeļzvidrijā (Jansson et al., 2003).



1.15. att. Koku augstuma dažādā vecumā ģenētiskā korelācija ar šīs pazīmes vērtībām 30 gadu vecumā parastās priedes pēcnācēju pārbaužu stādījumos (attēls no Jansson et al., 2003)

Paaugstinot ieguldīto investīciju atmaksāšanās procentu likmi no 2% uz 8%, optimālais atlasē laiks samazinās no 18 līdz 11 gadiem. Savukārt, jo ilgāks laiks nepieciešams no selekcijas darbu uzsākšanas līdz pēcnācēju pārbaužu stādījumu ierīkošanai, jo lielākā vecumā optimāli veicama galējā koku atlasē: selekcijas darbu uzsākšanas laika pagarināšana par diviem gadiem paaugstina optimālo atlasē laiku vidēji par 1 gadu (Jansson et al., 2003). Optimālā novērtējuma laika noteikšanai svarīga ir arī atlasē metode – parastās priedes pēcnācēju pārbaužu stādījumos, kur katru ģimeni pārstāv 150 pēcnācēji, labākā atlasē starp tiem ir ar 3 reizes mazāku selekcijas efektu nekā atlasē starp ģimenēm (vecāku kokiem). Turklāt galīgā novērtējuma izdarīšanas laiks (par mērķi uzskatot koku augstumu 20 gadu vecumā) palielinās no 5-8 uz 11-16 gadiem, kā tas parādīts 1.17. attēlā (Haapanen, 2001).

Mērījumiem, kas veikti agrākā koku attīstības posmā – līdz 7-8 gadu vecumam – bieži vien raksturīga zema iedzimstamības koeficienta vērtība un zema ģenētiskā korelācija ar vēlāk iegūtajiem rezultātiem, tātad ģimeņu ranžējumā var būt nozīmīgas neprecizitātes (Jansson et al., 2003, Haapanen, 2001, Hodge, White, 1992, Nienstaed, Riemenschneider, 1984). Vadoties pēc atlasē šādā vecumā, selekcijas ciklā iegūtais ģenētiskais uzlabojums būs zems, taču paaudzes nomainītas un līdz ar to paaugstināta koku savstarpējās radniecības pakāpe. Respektīvi, par relatīvi nelielu ieguvumu tiks „maksāta” tāda pat ģenētiskās daudzveidības samazināšanas „cena” kā gadījumā, ja atlasē veiktu vēlāk, kad tā būtu precīzāka un ģenētiskā ieguvuma vērtības ievērojami lielākas (Wei, Lindgren, 2001). Ņemot vērā šo apsvērumu optimālais atlasē vecums var tikt par dažiem gadiem paaugstināts: kā redzams 1. 16. attēlā, augstākā atlasē efektivitāte parastās priedes stādījumos Dienvidzvidrijā būtu 6-8 gadu vecumā, taču rekomendēts to veikt 11 gadu vecumā (Jansson et al., 2003).



Piezīme: atlasē efektivitāte noteikta relatīvi attiecībā pret tiešu atlasē mērķa (30 gadu) vecumā, kas pieņemta par 1.

**1.16. att. Atlasē efektivitāte parastās priedes stādījumos agrīnā vecumā
(attēls no Jansson et al., 2003)**

Selekcijas mērķis ir paaugstināt iegūstamo krāju un koku kvalitāti rotācijas vecumā, tomēr arī pārāk vecu iedzimtības pārbaudžu stādījumu novērtēšana nav optimāla, jo:

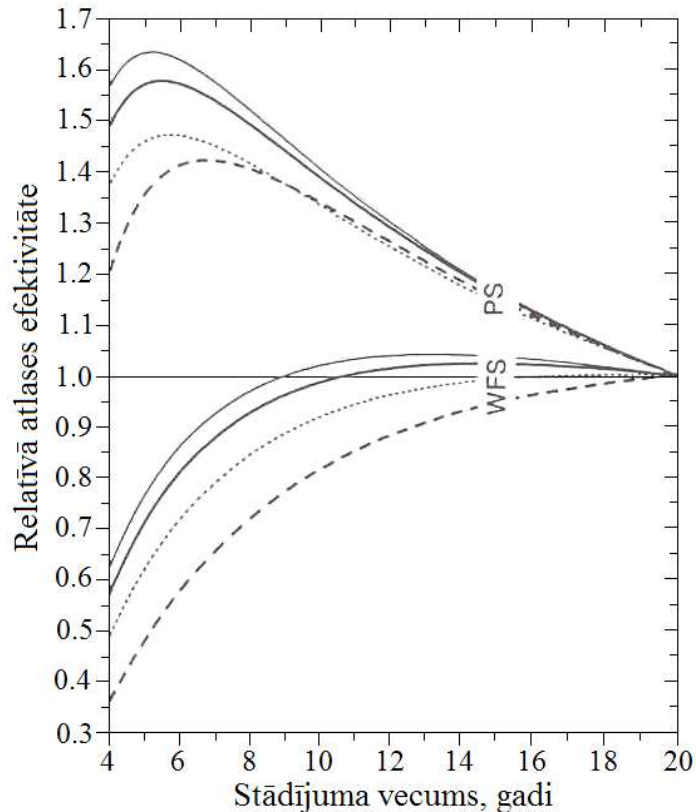
- 1) tiek samazināts no viena selekcijas cikla gada iegūstamais selekcijas efekts;
- 2) rezultātus nozīmīgi ietekmē koku (gan virszemes, gan sakņu daļas) savstarpējā konkurence un dabiskā atmiršana, paaugstinot apkārtējās vides apstākļu noteikto dispersiju un samazinot iedzimtības koeficienta vērtības.

Analizējot koku augstumu *Pinus contorta* stādījumos (vecums līdz 24 gadiem), konstatēts, ka, palielinoties stādījuma vecumam ģimenes ietekmes daļa kopējā pazīmes dispersijā pakāpeniski samazinās (Xie, Ying, 1996), kas ir saskaņā ar *Pinus sylvestris* pēcnācēju pārbaudēs konstatēto aditīvā variācijas koeficienta samazināšanos (Jansson et al., 2003). Parastās priedes stādījumos Somijā savukārt konstatēts, ka, palielinoties stādījuma vecumam (6-18 gadi), neģenētisko faktoru daļa kopējā koku augstuma dispersijā palielinās eksponenciāli (Haapanen, 2001). Tas nozīmē, ka samazinās ģimeņu ranžējuma precizitāte. Šis trūkums daļēji novēršams, ierīkojot lielus stādījumus ar paaugstinātu sākotnējo attālumu starp kokiem, taču tad ievērojami palielinās izmaksas (Wu, 1998, Jansson et al., 2003).

Optimālais atlasē laiks atkarīgs no pārbaudes mērķa (atšķirību noskaidrošana starp ģeogrāfiski attālām proveniencēm, populācijām (audzēm) vai individuāliem kokiem vienas audzes ietvaros), kā arī vērtējamo pazīmju kopuma.

Ģeogrāfiski attālu proveniencu adaptācijas spējas klimatiskajiem, augsnes un kaitēkļu-slimību fona apstākļiem izpaužas jau juvenilā vecumā. Eksperimentālajos stādījumos Latvijā konstatēts, ka proveniencu ranžējums pēc saglabāšanās 6 gadu vecumā bijis tāds pats kā 21 gada vecumā, skaidri norādot uz dažu izcelsmju prieku nepiemērotību mūsu apstākļiem (Jansons, Baumanis, 2005). Līdzīgi Zviedre (1973) konstatē ļoti zemu saglabāšanos 6 gadu vecumā 7 parastās priedes Sibīrijas proveniencēm stādījumā Limbažu rajonā. Pētījumi Skandināvijas valstīs liecina, ka

augšanas ritms (lielākoties vērtējot pumpuru plaukšanas un salcietības iestāšanās laikus) provenienču līmenī ir ar augstu ģenētisko nosacītību (Ekberg et al., 1984, Hurme, 2000). Salcietības iestāšanās pārbaudes sējeņiem var izmantot augšanas ritma noteikšanai un to rezultāti saskan ar pēcnācēju pārbaudžu stādījumos konstatēto (Nilsson, Eriksson, 1986, Andersson, 1992). Šie rezultāti var būt nozīmīgi modelējot iespējamo dažādu genotipu reakciju klimata izmaiņu gadījumā.



WFS – atlase starp kokiem ģimenes ietvaros;

PS – atlase starp ģimenēm;

Atlasē efektivitāte kā proporcija no tiešās atlasē (koku augstuma 20 gadu vecumā), kas pieņemta par 1; Pārējie apzīmējumi kā 1.13. attēlam.

1.17. att. Atlasē efektivitāte parastās priedes stādījumos jaunlā vecumā kā mērķa pazīmi izvēloties koku augstumu 20 gadu vecumā (attēls no Haapanen, 2001)

Taču no praktiskā selekcijas viedokļa, izmantojot jau rajonētu materiālu, nozīmīgāks ir laiks, kad iespējams konstatēt atšķirības starp atsevišķu pluskoku brīvapputes, kontrolēto vai veģetatīvo pēcnācēju ģimenēm.

Izturību pret slimību un kaitēkļu iedarbību lielākoties iespējams salīdzināt jau pirmajos koka augšanas gados. Tā, piemēram, Latvijā 3-5 gadus veciem parastās priedes sējeņiem dobēs veiktas skujbires izturības pārbaudes, kā materiālu izmantojot gan brīvapputes, gan sibu ģimenes, gan arī klonālos (potētos) pēcnācējus. Konstatēta būtiska ģenētiskā faktora ietekme uz skujbires bojājumu pakāpi (1.18 att.) un izdalītas izturīgākās ģimenes (Baumanis, 1975).

Augšanas un kvalitātes parametru novērtēšanai nepieciešams ilgāks laiks. Vērtējot dažādu provenienču ātraudzību (koku augstumu noteiktā vecumā) Baumanis u.c. (1988, npublicēti dati) konstatējuši, ka periodā no 5 līdz 10 gadu vecumam novērojamas būtiskas rangu maiņas starp ģimenēm, bet no 10 līdz 15 gadu vecumam rangi ir nemainīgāki. Turpinot šo pašu eksperimentu analīzi līdz 28 gadu vecumam konstatēts,

ka 7 (no 64) labāko (ātraudzīgāko) un sliktāko (lēnāk augošo) provenienču koku augstumu rangi saglabājas nemainīgi, kamēr ģimenēm ar vidēju produktivitāti arī šajā laikā novērojamas nozīmīgas izmaiņas (Jansons, Baumanis, 2005). Latvijas parastās priedes pluskoku kontrolēto krustojumu stādījumā nav konstatētas nozīmīgas ģimeņu vidējo augstumu rangi izmaiņas starp mērījumiem 21 un 30 gadu vecumā (Baumanis, Jansons, 2004). Aprēķinot korelācijas starp viena un tā paša koka augstuma, caurmēra un stumbra tilpuma vērtībām, Dreimanis secina, ka augstākā rangi stabilitāte 12-16 un 32-38 gadu vecumā novērojama stumbra tilpumam ($r > 0.84$), mazliet zemāka koku augstuma un caurmēram ($r \sim 0.7$). Tātad jau 12-16 gadu vecumā ar augstu ticamību var izdalīt ātraudzīgākos (produktīvākos) kokus (Дрейманис, 1990).



1.18. att. Pret skujbiri izturīgas (labajā pusē, ar zaļajām skujām) un nerezistentas parastās priedes ģimenes

Balstoties uz parastās priedes pluskoku kontrolēto krustojumu pēcnācēju pārbaužu datu analīzi var secināt, ka 3-7 gadu vecumā augšanas ātruma ģenētiskā nosacītība vāji izteikta un vērojamas nozīmīgas ģimeņu rangi maiņas (Baumanis u.c., 1988, Birģelis, Baumanis, 1989), turpretī 11 – 15 gadu vecumā iespējams veikt produktīvāko ģimeņu atlasīti (Baumanis, Birģelis, 1993b), kas saskan arī ar iepriekš aprakstīto pētījumu rezultātiem Skandināvijas valstīs.

Ievērojami mazāk pētījumu ir par koksnes īpašības raksturojošajām pazīmēm un optimālo (pieļaujamo) atlases laiku saskaņā ar tām. Tā, piemēram, Persson (1972) konstatējis ciešu mātes koku un pēcnācēju koksnes blīvuma sakarību, kas liecina par pazīmes ģenētisku nosacītību un uzlabojumu iespējām selekcijas procesā. Taču jautājuma izpēti sarežģītu padara atšķirīgās koksnes īpašības dažādās koka attīstības stadijās. Vērtējot koksni 33 gadus vecos parastās priedes pēcnācēju pārbaužu stādījumos Hannrup et al. (1998) materiālu sadalījuši 4 daļās (norādot, ka to robežas nav strikti noteiktas un par dažiem gadiem var atšķirties):

- 1) 1.-4. gadskārta no serdes – serdes koksne, kur jau sākusies kodolkoksnes veidošanās;
- 2) 5.-8. gadskārta – juvenilā koksne, kodolkoksnes veidošanās vēl nav notikusi;
- 3) 9.-20. gadskārta „pārejas koksne” kam nav raksturīgas ne juvenilās, ne arī vēl pieaugušās koksnes īpašības;
- 4) 21. un tālākas gadskārtas – pieaugusi koksne.

Vērtējot Latvijas parastās priedes koksnes īpašības A. Kalniņš (1930) konstatējis, ka „serdes koksne” (precīzi neminot, cik gadskārtas ap serdi domātas) ir ar samazinātu blīvumu un izturību dažādās slodzēs. Analizējot koksnes paraugus no urbumiem 1.3 m augstumā (koka vecums šajā vietā konkrētajos augšanas apstākļos 8-11 gadi) konstatēta

cieša un būtiska ģenētiskā korelācija starp koksnes blīvumu un traheīdu garumu 8-11 un 28-33 gadu vecumā (attiecīgi $r_a=0.88$ un $r_a=0.92$). Tas liecina par iespējām veikt precīzu atlasīti pēc koksnes īpašībām parastās priedes stādījumos jau 11 gadu vecumā (Hannrup, Ekberg, 1998). Par labu šim viedoklim liecina arī fakts, ka paaugstinot augšanas intensitāti koka stumbrā tiek palielināts juvenīlās koksnes daudzums, kas savukārt nozīmīgi ietekmē zāģmateriāla stiprību. Juvenīlās koksnes īpašību pētīšanu vērtējot iespējamās atšķirības starp ģimenēm var uzsākt uzreiz pēc tās veidošanās beigām – tātad 10-11 gadu vecumā.

Optimālais atlasē laiks kvalitātes parametru (zaru resnuma, zaru leņķa, atzarošanās intensitātes, pirmā zaļā zara augstuma u.c.) kontekstā parastajai priedei nav ticis analizēts.

Atlasē laika saīsināšanai bijusi mērķis lielam skaitam eksperimentu meklējot dažādos kontrolētos apstākļos (augšanas kamerās) noteiktā gaismas, barošanas, mitruma un temperatūras režīmā audzētu sējeņu un to pašu ģimeņu iedzīmtības pārbažu stādījumos augošu koku rangu korelācijas paaugstināšanas iespējas. Ja tiktu atrasta augsta rangu korelācija, būtu iespējams radikāli saīsināt selekcijas ciklu, nozīmīgi samazinot nepieciešamo investīciju apjomu. Taču līdz šim tikai atsevišķos gadījumos un dažām pazīmēm konstatēta 1-3 gadīgu sējeņu augstas korelācijas ar šīs pašas pazīmes vērtībām attiecīgajām ģimenēm 10-30 gadu vecumā (Sonesson et al., 2001, Jonsson et al., 2000, Nienstaed, Riemenschneider, 1984). Tas nozīmē, ka dažu gadu vecumā iegūtos mērījumu rezultātus iespējams izmantot kā papildus informāciju precīzākai selekcijas stādījumu analīzei un ģimeņu ranžēšanai lielākā koku vecumā (Wu, 1998), taču ne kā pamatu augstvērtīgāko ģimeņu atlasēi.

Var secināt, ka optimālais iedzīmtības pārbažu izvērtēšanas vecums ir kokiem sasniedzot 11-15 gadu vecumu un vismaz 4 m augstumu. Lai paaugstinātu novērtējumu precizitāti atsevišķu pazīmju (saglabāšanās, rezistences u.c.) novērtējumu nepieciešams veikt jau pirmajos koku attīstības gados.

1.7. Selekcijas indekss

Selekcijas indekss ietver pazīmju kompleksu, pēc kurām plānots veikt labāko ģimeņu (vai individuālu koku) atlasīti, ņemot vērā šo pazīmju iedzīmtības koeficientu vērtības, ģenētisko variāciju un korelāciju, kā arī ekonomiskās vērtības.

Selekcijas indeksā parasti augstākais īpatsvars ir produktivitāti (augšanas ātrumu) raksturojošajām pazīmēm – koku augstumam un caurmēram. Aprēķinot korelācijas starp viena un tā paša koka augstuma, caurmēra un stumbra tilpuma vērtībām parastās priedes stādījumos, kā jau norādīts iepriekš, redzams, ka augstākā rangu stabilitāte kokiem 12-16 un 32-38 gadu vecumā novērojama stumbra tilpumam ($r>0.84$), mazliet zemāka ($r\sim 0.7$) – koku augstumam un caurmēram (Дрейманис, 1990). Līdzīgi, analizējot *Pinus contorta* stādījumus līdz 24 gadu vecumam, Xie un Ying (1996) konstatējuši – ja selekcijas mērķis ir paaugstināt vidējo stumbra tilpumu (un reizē ar to krāju), tad, izmantojot atlasīti pēc stumbra tilpuma juvenīlā vecumā, vienmēr iespējams sasniegt labākus rezultātus nekā atsevišķi pēc koku diametra vai augstuma. Papildus, īpaši analizējot stādījumus 25-35 gadu vecumā, produktivitātes rādītājā varētu iekļaut arī koku saglabāšanos un par galveno atlasē kritēriju izmantot visu percales koku krāju.

Lai būtu iespējama precīzāka atlasē agrākā koku vecumā, Rone (1985) iesaka eglei kā galvenās pazīmes izmantot pieauguma sākuma laiku un izmantotā veģetācijas perioda ilgumu, kā arī augusta dzinuma garumu. Šo rādītāju vērtības pozitīvi korelē ar koku augstumu un caurmēru, un vienlaikus raksturo augstākas iedzīmtības koeficienta vērtības. Līdzīgi Isik et al. (2002) konstatējuši ikgadējā augstuma pieauguma veidošanās laika un kopējā garuma vērtību atšķirības starp *Pinus brutia*

populācijām, ar kuru palīdzību iespējams izskaidrot koku garuma atšķirības vēlākās to attīstības stadijās. Minētie autori norāda, ka šīs sakarības var būt pamatā attiecīgam klimatiskajam reģionam piemērotu provenienču (populāciju) atlasē. Līdzīgi Hurme (2000), vērtējot parastās priedes populācijas, secina, ka pumpuru plaukšanas un salcietības iestāšanās laiki ir ģenētiski noteikti, un var tikt izmantoti reģionam piemērotu populāciju un atsevišķu koku atlasē. Nozīmīgas šīs sakarības varētu būt, vērtējot iespējamo klimata izmaiņu ietekmi, atlasot jaunu materiālu selekcijas darbam vai specifiskām salnu apdraudētām teritorijām.

Nozīmīga ir atlasē pēc ātraudzības ietekmes uz koksnes īpašībām novērtēšana. Parastās egles pēcnācēju pārbaužu stādījumos konstatēta negatīva ģenētiskā korelācija ($r_a = -0.71$) starp koku caurmēru un koksnes blīvumu (Danusevicius, Gabrilavičius, 2002, Costa e Silva et al., 2000). Vienlaikus atzīmēts, ka iespējams atrast un atlasīt klonus, kas ir gan ātraudzīgi, gan ar augstu koksnes blīvumu kā eglei (Danusevicius, Gabrilavičius, 2002, Rone, 1985), tā arī priedei (Kalniņš, 1930). Turklāt pētījumos ar egli Latvijā konstatēts, ka, nozīmīgi paaugstinot ātraudzības rādītājus, no 1 hektāra iegūstamā koksnes masa palielinās pat neskatoties uz blīvuma samazinājumu: to svarīgi ņemt vērā ierīkojot papīrmalkas vai enerģētiskās koksnes plantācijas (Rone, 1985).

Dažādi zaru un stumbra parametri (zara absolūtais un relatīvais diametrs, leņķis, skaits mieturī, stumbra taisnums) pašlaik galvenokārt tiek izmantoti, lai, atlasot produktīvākos klonus, nepazeminātos nākamās meža paaudzes koku kvalitāte. Atsevišķi no minētajiem parametriem ir analizēti vairāku autoru pētījumos (Velling, 1982, Prescher, Stāhl, 1985, Stāhl et al., 1990, Kohlstock, Schneck, 1994, Haapanen et al., 1997), taču konstatēto iedzīstamības koeficientu vērtībām raksturīgas augstas standartklūdas, kas norāda uz rezultātu nozīmīgu izkliedi un zemu precizitāti. Literatūras dati nesniedz skaidru atbildi par to, kuras kvalitātes pazīmes noteikti nepieciešams uzskatīt un vērtēt kokiem pēcnācēju pārbaužu stādījumos un kuras ir ar zemu ģenētisko nosacītību un/vai būtiski korelē ar citām, tātad atsevišķi mērit nav lietderīgi.

Papildus jau aprakstītajām pazīmēm koku kvalitāti nozīmīgi ietekmē arī padēlu klātbūtne. Stādījumu vietās ar dažādu klimatu Zviedrijā konstatēts, ka koku ar padēliem procentuālais īpatsvars ir būtiski atšķirīgs, tomēr katra eksperimenta ietvaros saglabājas būtiskas provenienču atšķirības, kas norāda uz pazīmes ģenētisko nosacītību un tā jāņem vērā veicot pēcnācēju pārbaužu analīzi (Prescher, Stāhl, 1985, Stāhl et al., 1990).

Klonu atlase selekcijas grupā notiek ar mērķi iegūt paaugstinātas ģenētiskās vērtības materiālu pavairošanai (sēklu ražošanai plantācijās). Konstatēts, ka izcilo koku sēklu ražotspēja ir ģenētiski nosacīta – ja kādam kokam mežaudzē raksturīga bagāta sēklu raža, tad arī tā klonālās kopijas sēklu plantācijā ražo bagātīgi (Gailis, 1974). Analizējot pēcnācēju pārbaužu stādījumus, konstatēta būtiska ģimenes ietekme uz koku ziedēšanu, kā arī nozīmīgas aditīvā ģenētiskā efekta vērtības (individuālu koku līmenī) nosakot gan sievišķo, gan vīrišķo ziedu klātbūtni (Kowalczyk, 2005). Tas nozīmē, ka selekcijas grupā iekļaujami tikai kloni ar labu vai vidēju ziedēšanas intensitāti. Grūtības pazīmes analīzē rada fakts, ka ziedēšanu pēcnācēju pārbaudēs lielākoties novērtēt nav iespējams, kā arī noteikta klona sēklu raža pa gadiem var ievērojami atšķirties, tādēļ objektīvu vērtējumu sniedz vismaz 3 gadu novērojumi (Baumanis u.c., 1975-1980 – nepublicēti materiāli).

Tāpat konstatēts, ka ģenētiski determinēts ir arī ziedēšanas laiks, un maksimālais ģenētiskais ieguvums no sēklu plantāciju pēcnācējiem sasniedzams tikai tad, ja tur augošajiem kloniem ir aptuveni vienāds ziedēšanas laiks, kas nodrošina bagātīgu plantācijas putekšņu klātesamību un piedalīšanos apputeksnēšanā) Rezultātā:

- 1) būs mazāk neapputeksnēto sēklu un bagātīgāka no tā paša ievākto čiekuru daudzuma iegūtā sēklu raža;

2) iespējams varētu samazināties apkārtējo audžu (fona) putekšņu proporcionālā līdzdalība. Par šo tematu lietderīgi veikt atsevišķu pētījumu, jo, izmantojot ģenētiskos marķierus, konstatēts, ka apkārtējo audžu koki apputeksnē relatīvi daudz plantācijas klonu sievišķo ziedu – vidēji 60% (Almqvist, Pulkkinen, 2006), bet atsevišķos gadījumos 30-70% (Paule et al., 1993). Tas nozīmē, ka ievērojami samazinās sēklu ģenētiskā vērtība (praksē realizētais ieguvums no selekcijas darba).

Selekcijas procesā rekomendējams vienlaikus ar iegūto kontrolēto krustojumu pēcnācēju pārbaudēm ierīkot arī to klonu arhīvu (potējot uz potcelmiem un stādot vai potējot vecu plantāciju koku vainagos agrākas ziedēšanas veicināšanai), tādējādi:

- 1) nodrošinot ziedošu materiālu nākamajai krustošanas kārtai, kad pārbaūžu rezultāti būs jau zināmi;
- 2) novērtējot ziedēšanas fenoloģiju un izmantojot to kā vienu no kritērijiem klonu atlasē no selekcijas grupas sēklu plantācijas ierīkošanai.

Tāpat svarīgi noskaidrot, vai pastāv sakarības starp klona ziedēšanas sākuma laiku vai intensitāti pirmajos ziedēšanas gados un ziedēšanas intensitāti turpmākā koka augšanas gaitā. Ja tāda tiek konstatēta, arhīvus varētu izmantot kā papildus informācijas bāzi atlasē, nākamajam selekcijas ciklam izvēloties klonus ar labu vai vismaz apmierinošu ziedēšanu.

Atsevišķu augšanas, saglabāšanās un koku (kā arī koksnes) kvalitāti raksturojošo ģenētisko lielumu (aditīvā ģenētiskā variācija, iedzīstamības koeficients, ģenētiskā korelācija starp pazīmēm, kā arī vienai un tai pašai pazīmei dažādos vecumos) vērtības iespējams atrast jau minētajās un citās publikācijās (piemēram, Olsson, 2001). Taču jāņem vērā, ka iztīrītie lielumi ir „populācijas parametri”, respektīvi, specifiski katram individuālam eksperimentam ar tajā ietvertajām ģimenēm vai kloniem (Falconer, Mackay, 1996). Tādēļ potenciālā ģenētiskā ieguvuma analīzei un labāko ģimeņu noteikšanai tos nepieciešams aprēķināt katrā eksperimentā (vai eksperimentu sērijā) atsevišķi, vienlaikus ar pēcnācēju pārbaūžu uzmērīšanu un analīzi nākamo gadu laikā. Šie rādītāji nepieciešami arī pamatota selekcijas indeksa un atlasē metodikas izstrādei.

Papildus ģenētiskajām likumsakarībām selekcijas indekss formulējams tā, lai saglabātu iespējami plašas no atlasītā materiāla iegūto pēcnācēju audžu koksnes izmantošanas iespējas nākotnē, jo nav prognozējams kādas koksnes īpašības, šīm mežaudzēm sasniedzot ciršanas vecumu, tiks pieprasītas tirgū.

Kopsavilkums

1. Pieejamā selekcijas materiāla (kloni plantācijās ar un bez iedzīstības pārbaūžu stādījumiem) apjoms ir pietiekams ilgtermiņa selekcijas darba uzsākšanai, jauna pluskoku atlasē nav lietderīga.

2. Selekcijas darba turpināšanai augstāka selekcijas efekta sasniegšanai rekomendējams izmantot atkārtotās atlasē shēmu.

3. Lai nezaudētu augstvērtīgu ģenētisko materiālu atsevišķu iedzīstības pārbaūžu stādījumu zemās precizitātes dēļ, kā arī iespēju 2. selekcijas cikla beigās selekcijas populācijā saglabāt tikai neradniecīgus kokus, rekomendējams izmantot viena pāra krustošanu, katrā meža reprodūktīvā materiāla ieguves reģionā izveidojot selekcijas grupu ar 160 kokiem. Sēklu plantāciju kloniem, kuriem vēl nav pēcnācēju pārbaudes, rekomendējams veikt viena pāra krustojumus un iekļaut tos selekcijas populācijā, radot iespēju selekcijas cikla beigās veikt atlasē starp ģimenēm, tādējādi paaugstinot selekcijas efektu. Tāpat kontrolēti krustojumi veicami tiem pagājušā gadsimta deviņdesmitajos gados atlasītajiem kloniem, kam vēl nav ierīkotas brīvapputes pēcnācēju iedzīstības pārbaudes.

4. Pēcncēju pārbaudes rekomendējams ierīkot, izmantojot viena koka vai nelielas rindu parces, galvenokārt tādās augsnēs, kur sagaidāms augstākais selekcijas efekts un selekcionētā reproduktīvā materiāla pielietojums mākslīgai meža atjaunošanai.

5. Optimālais iedzimtības pārbaužu izvērtēšanas laiks ir tad, kad koki sasnieguši 11-15 gadu vecumu (atkarībā no stādāmā materiāla veida un vides apstākļiem) un vismaz 4 m augstumu. Lai paaugstinātu vērtējuma precizitāti un nodrošinātu iespēju modelēt materiāla piemērotību noteiktām klimatisko apstākļu izmaiņām nākotnē, atsevišķu pazīmju (saglabāšanās, rezistences, augšanas ritma, sausuma izturības u.c.) novērtējumu nepieciešams veikt jau pirmajos koku attīstības gados.

Citu valstu pētījumos konstatēts, ka augstāko selekcijas efektu gada laikā garantē ģimeņu-klonu atlases metode. Taču nepieciešams precizēt tās pielietošanas ekonomiskos aspektus, kā arī, izvēles pamatojumam, veikt ekonomisko rādītāju salīdzinājumu ar citām alternatīvām: ģimeņu atlasī vai atlasī pēc fenotipa. Tāpat no literatūras apskatā ietvertajiem pētījumiem secināms, ka iedzimtības pārbaužu stādījumus svarīgi ierīkot vairākās eksperimenta vietās, taču nepieciešamo eksperimentu skaitu svarīgi precizēt veicot analīzi esošajos selekcijas eksperimentālajos stādījumos. Selekcijas indeksā ietveramas gan produktivitāti, gan kvalitāti raksturojošās pazīmes. Taču šobrīd trūkst analīzes par atsevišķu kvantitatīvi noteiktu zarojumu pazīmju savstarpējo korelāciju, kā arī saikni ar produktivitāti raksturojošām pazīmēm. Tikai pamatojoties uz šādu analīzi, iespējama precīza atlases kritēriju izvēle.

2. PĒTĪJUMA MATERIĀLS UN METODIKA

2.1. Materiāls

Pētījuma ietvaros uzmērīti un analizēti 22 stādījumi, kuros iekļauti Latvijas parastās priedes pluskoku un kvalitatīvu mežaudžu koku brīvapputes pēcnācēji, no tiem 17 izvietoti dažādās vietās Latvijā (2.1. tabula) un 5 Zviedrijā (2.2. tabula). Stādījumu apzīmēšanai tekstā un tabulās lietoti to numuri „Ilglaicīgo pētniecisko objektu reģistrā”, kur arī atrodama plašāka informācija par katru no eksperimentiem (Baumanis u.c., 2006), kā arī „Zviedrijas meža selekcijas objektu reģistrā”.

2.1. tabula

Pētījumā iekļautie priedes brīvapputes pēcnācēju iedzimtības pārbaužu stādījumi Latvijā

Nr.	Vecums	Meža tips	Ģimeņu skaits	Atkārtojumi	Koku skaits parcelē	Saglabāšanās, %	Rajons	Veikta kopšana
235	28	Sl	156	8	8	42	Madonas	nē
46	21	Mr	47	8	8	30	Aizkraukles	nē
39	31	Ln	100	4	15	35	Madonas	nē
33	36	Vr	49	4	25	13*	Madonas	jā
234	34	Sl	49	4	15	41*	Madonas	jā
36	34	Vr	49	4	15	18	Madonas	nē
351	24	Dm	79	5	16	38*	Kuldīgas	jā
38	33	Mr	49	4	15	27	Madonas	nē
35	33	Dm	49	4	15	18	Madonas	nē
34	34	Dm	49	4	15	26*	Madonas	jā
37	34	Sl	49	4	15	34	Madonas	nē
28	33	Ln	313	3	15	33	Bauskas	nē
29	32	Sl	313	4	12	33	Rīgas	nē
30	27	Mr	100	8	10	47	Bauskas	nē
31	27	Dm	100	6	10	46	Ventspils	nē
32	27	Mr	100	8	8	33	Aizkraukles	nē
41	28	Mr	106	6	8	59	Madonas	nē

Nr. – eksperimenta Nr.

* – saglabāšanās rādītāji noteikti pēc dabiskā atmiruma un kopšanas cirtes izpildes

Eksperimenti Latvijā ierīkoti ar sākotnējo biežumu 5000 koki ha⁻¹ (stādīšanas attālums 2x1m), Zviedrijā: eksperiments Nr. 1111 ar biežumu 2500 koki ha⁻¹, pārējie stādījumi ar biežumu 6600 koki ha⁻¹. Lielākajā daļā (17 no 22) eksperimentu pirms uzmērīšanas nav veiktas kopšanas cirtes.

Pētījumā iekļautajos stādījumos pavisam pārstāvētas 834 koku brīvapputes pēcnācēju ģimenes, kas ir 97% no visa Latvijā esošo par 5 gadiem vecāko priežu iedzimtības pārbaužu stādījumu ģimeņu skaita. Lielākā daļa (47%) ģimeņu pārstāvētas 2 stādījumos, 17% - 3 stādījumos un 12% - vairāk nekā 3 stādījumos. Tikai 1

eksperimentā pārstāvētas 24% (202 gab.) no visām pētījumā iekļautajām brīvapputes pēcnācēju ģimenēm. Pētījumā ietvaros uzņēmēti 36400 koki vecumā no 14 līdz 34 gadiem.

2.2. tabula

Pētījumā iekļautie priedes brīvapputes pēcnācēju iedzimtības pārbaužu stādījumi Zviedrijā

Nr.	Vecums	Meža tips	Ģimeņu skaits	Atkārtojumi	Koku skaits parcelē	Saglabāšanās, %	Ģeogrāfiskās koordinātes		Veikta kopšana
							Z.p.	A.g.	
1217	14	Ln	36	13	1	76	57°3'	16°1'	nē
1218	14	Ln	36	19	1	55*	57°4'	15°3'	jā
1111	17	Dm	37	14	1	51	57°5'	15°6'	nē
204A	17	Dm	37	17	1	72	58°5'	13°5'	nē
204B	17	Sl	37	17	1	63	60°0'	12°9'	nē

Nr. – eksperimenta Nr.

* – saglabāšanās rādītāju nosaka gan dabiskā atmiršana, gan kopšanas cirte

2.2. Uzmērīšanas metodika

Eksperimentos uzmērīts katra koka augstums un caurmērs krūšu augstumā. Eksperimentos Latvijā vizuāli novērtēts stumbra taisnums un zaru resnums 3 ballu skalā, kur 1 – tievi zari, taisns stumbrs, 2 – vidēji resni zari, stumbrs ar 1 līkumu, 3 – resni zari, stumbram vairāk nekā 1 līkums. Par līkumu tiek uzskatīta novirze no iedomātas vertikālas līnijas gar stumbra malu, kas pārsniedz 5 cm. Zaru resnuma novērtējums tiek izdarīts relatīvi – salīdzinot ar citiem līdzīga caurmēra kokiem attiecīgā stādījuma ietvaros. Eksperimentos Zviedrijā koku stumbra taisnuma novērtēšanai izmantota 5 ballu skala, kur 1- taisns stumbrs; 2 stumbrs ar ļoti nelielu līkumu (piemēram, bijusi padēla vieta), 3 – stumbrs ar 1 līkumu, 4 – stumbrs ar 2 līkumiem, 5 – stumbrs ar vairāk nekā 2 līkumiem. Zaru resnums novērtēts 9 ballu skalā eksperimenta ietvaros, salīdzinot to starp kokiem ar līdzīgu caurmēru: 1 – ļoti tievi, 2 – starp ļoti tieviem un tieviem, 3 – tievi, 4 – starp tieviem un vidējiem, 5 – vidēji, 6 – starp vidējiem un resniem, 7 – resni, 8 – starp resniem un ļoti resniem, 9 – ļoti resni.

Lielākajā daļā (20 no 22) eksperimentu uzmērīts resnākā zara līdz 2 m augstumam diametrs. Detāla analīze 1.3 m augstumam tuvākajam mieturim bez padēliem vai citiem defektiem veikta 8 eksperimentos, nosakot zaru skaitu mieturī (3 stādījumos), kā arī izmērot visu mieturī esošo zaru caurmēru paralēli stumbra asij 1 cm attālumā no tā (5 stādījumos). Tāpat 5 stādījumos nomērīts zemākā zaļā zara augstums (attālums no zemes līdz zara pamatnei). Uzmērot stādījumu atsevišķi atzīmēti starpaudzēs (šajā gadījumā 4. Krafta klases) koki un tiem nav veikta zaru parametru uzmērīšana.

Ja eksperimentā konstatēta sakņu trupes infekcija, tā kā iespējams bojāejas cēlonis atzīmēta visiem nokaltušajiem valdaudzēs kokiem bez cita acīmredzama bojāejas iemesla.

2.3. Kamerālo darbu metodika

Stumbra tilpums kokiem aprēķināts pēc I. Liepas (Liepa, 1996) formulām.

Dispersijas komponentes aprēķinātas ar SAS proc mixed procedūru (REML-Restricted Maximum Likelihood – metode), saskaņā ar aditīvu lineāru modeli:

$$Y_{ijk} = \mu + t_i + b(t)_{ij} + f_k + ft_{ik} + fb(t)_{ijk} + e_{ijk}, \quad (1)$$

kur

- Y_{ijk} – individuāls fenotipiskais mērījums;
- μ – pazīmes vidējā vērtība visā analizētajā eksperimentā;
- t_i – stādījuma vietas (ja eksperiments ierīkots vairākās stādījuma vietās) ietekme;
- $b(t)_{ij}$ – atkārtojuma (stādījuma vietas ietvaros) ietekme;
- f_k – aditīvā ģenētiskā efekta (ģimenes) ietekme;
- ft_{ik} – aditīvā ģenētiskā efekta (ģimenes) un stādījuma vietas mijiedarbības ietekme;
- $fb(t)_{ijk}$ – aditīvā ģenētiskā efekta (ģimenes) un atkārtojuma (stādījuma vietas ietvaros) mijiedarbības ietekme;
- e_{ijk} – nekontrolēto (modelī neietvertu faktoru) ietekme.

Iedzīstamības koeficients („šaurā nozīmē” – ieverot tikai aditīvā ģenētiskā efekta ietekmi), kas determinē pēc fenotipa veiktās atlasas ietekmi uz pazīmes vērtību nākamajā paaudzē, raksturojot fenotipisko un ģenētisko vērtību skaitliskās attiecības, aprēķināts pēc formulas (Falconer, Mackay, 1996):

$$h^2 = \frac{4\sigma_f^2}{\sigma_f^2 + \sigma_{fb(t)}^2 + \sigma_{ft}^2 + \sigma_e^2}, \quad (2)$$

kur:

- σ_f^2 – aditīvā ģenētiskā efekta noteiktā (ģimeņu) dispersijas komponente;
 - $\sigma_{fb(t)}^2$ – atkārtojuma (stādījuma vietas ietvaros) un ģimeņu mijiedarbības (parceles) dispersijas komponente;
 - σ_{ft}^2 – ģimeņu un stādījuma vietas mijiedarbības dispersijas komponente (iekļauta gadījumos, kad kompleksi analizēti vairāki eksperimenti);
 - σ_e^2 – nekontrolētā (modelī neietvertā) dispersijas komponente;
- Koeficients 4 izmantots pieņemot, ka brīvapputes ģimenēs koki ir pussibi (tiem kopīgs tikai viens no vecākiem).

Iedzīstamības koeficienta standartklūda aprēķināta pēc formulas (Falconer, Mackay, 1996):

$$se = \frac{4\sigma_f^2}{\sigma_f^2 + \sigma_{fb(t)}^2 + \sigma_{ft}^2 + \sigma_e^2}, \quad (3)$$

apzīmējumi kā 2. formulā.

Ģimenes selekcijas vērtība, kas raksturo tās novirzi no eksperimenta vidējās vērtības (kura pieņemta par 0) pēc noteiktas pazīmes, aprēķināta izmantojot SAS proc mixed/solution funkciju, BLUP (Best Linear Unbiased Prediction) metodiku (White, Hodge, 1989). Tādā veidā tiek novērstas neprecizitātes, kuras var rasties veicot vienkāršu (aritmētisku) selekcijas vērtību aprēķinu, jo:

- 1) ne visas ģimenes pārstāvētas visos atkārtojumos, tātad ģimenei, kura pārstāvētā tikai dažos atkārtojumos ar labākajiem augsnes apstākļiem, būtu nepamatotas priekšrocības (augstāka selekcijas vērtība) salīdzinot ar visos atkārtojumos pārstāvētu ģimeni. Tas pats princips attiecas arī uz pārstāvniecību dažādā skaitā eksperimentu kompleksas datu no vairākiem stādījumiem analīzes gadījumā;
- 2) ne visas ģimenes pārstāvētas visos atkārtojumos ar vienādu koku skaitu, tātad ģimenei, kura atkārtojumos ar labākajiem augsnes apstākļiem ir proporcionāli

vairāk koku, būtu nepamatotas priekšrocības (augstāka selekcijas vērtība) salīdzinot ar visos atkārtojumos ar vienādu koku skaitu pārstāvētu ģimeni.

Pussību ģimeņu vidējo vērtību iedzimstamības koeficients (turpmāk tekstā „ģimeņu iedzimstamības koeficients”), aprēķināts pēc formulas:

$$h_f^2 = \frac{\sigma_f^2}{\left(\sigma_f^2 + \frac{\sigma_{fb(t)}^2}{bt} + \frac{\sigma_{ft}^2}{t} + \frac{\sigma_e^2}{btn} \right)}, \quad (4)$$

kur:

n – vidējais koku skaits parcelē;

b – vidējais atkārtojumu skaits ģimenei;

t – vidējais eksperimentu skaits ģimenei;

pārējie apzīmējumi kā 2. formulā.

Komponenti t un σ_{ft}^2 iekļauti formulā tikai gadījumos, kad kompleksi tiek analizēti vairāki eksperimenti.

Ģimeņu iedzimstamības koeficienta standartklūda aprēķināta pēc formulas (Falconer, Mackay, 1996):

$$se_f = \frac{\sigma_f^2}{\sigma_f^2 + \frac{\sigma_{fb(t)}^2}{bt} + \frac{\sigma_{ft}^2}{t} + \frac{\sigma_e^2}{btn}}, \quad (5)$$

apzīmējumi kā 4. formulā.

Aditīvās ģenētiskās mainības variācijas koeficients aprēķināts pēc formulas (Falconer, Mackay, 1996):

$$cv_a = \frac{200\sigma_f}{\mu}, \quad (6)$$

kur:

σ_f – aditīvā ģenētiskā efekta noteiktā standartnovirze;

μ – pazīmes vidējā vērtība.

Ģimeņu vidējo vērtību fenotipiskās variācijas koeficients aprēķināts pēc formulas (Falconer, Mackay, 1996):

$$cv_{pf} = \frac{100 \sqrt{\sigma_f^2 + \frac{\sigma_{fb(t)}^2}{bt} + \frac{\sigma_{ft}^2}{t} + \frac{\sigma_e^2}{btn}}}{\mu}, \quad (7)$$

apzīmējumi kā 4. un 6. formulā.

Fenotipiskās variācijas koeficients (cv_{pi}) aprēķināts no fenotipisko mērījumu datiem, neņemot vērā eksperimenta ģimeņu struktūru.

Aditīvā ģenētiskā efekta noteiktā korelācija starp 2 viena un tā paša indivīda pazīmēm (x un y) aprēķināta pēc formulas (Falconer, Mackay, 1996):

$$r_a = \frac{cov_{xy}}{\sqrt{\sigma_{f(x)}^2 \sigma_{f(y)}^2}}, \quad (8)$$

kur:

cov_{xy} – kovariācija starp pazīmēm.

Aditīvā ģenētiskā noteiktās korelācijas standartklūda aprēķināta pēc formulas (Falconer, Mackay, 1996):

$$se_{r_a} = \frac{1 - r_a^2}{\sqrt{2}} \sqrt{\frac{se_{(x)} se_{(y)}}{h_{(x)}^2 h_{(y)}^2}}, \quad (9)$$

Ģenētiskā korelācija starp vienas un tai pašas pazīmes vērtībām dažādos eksperimentos (t.s. b-tipa ģenētiskā korelācija) aprēķināta saskaņā ar Yamada I formulu, kas nodrošina mazāko novirzi no faktiskās ģenētiskās korelācijas (Lu et al., 2001):

$$r_b = \frac{\sigma_{f(12)}^2}{\sigma_{f(1)}^2 + \sigma_{f(2)}^2 - \frac{(\sigma_{f(1)} + \sigma_{f(2)})^2}{2}}, \quad (10)$$

kur:

σ_f^2 – ģimenes dispersijas komponente, atbilstoši indeksiem stādījuma vietā 1 un 2, kā arī analizējot abus eksperimentus kopā (1,2).

Selekcijas efekts (ģenētiskais ieguvums) vecot atlasī starp ģimenēm pēc pēcnācēju pārbaužu rezultātiem aprēķināts pēc formulas (Falconer, Mackay, 1996):

$$\Delta g\% = ih_f^2 cv_{pf} 2, \quad (11)$$

kur:

i – atlasē intensitāte. Koeficients 2 izmantots, jo analizētas pussibu ģimenes.

Selekcijas efekts pazīmei y , ja atlase veikta pēc pazīmes x (korelatīvais selekcijas efekts) aprēķināts pēc formulas (Falconer, Mackay, 1996):

$$\Delta cg\% = ih_{f(y)} h_{f(x)} r_{a(xy)} cv_{pf(y)} 2 \quad (12)$$

Vidējās ģenētisko parametru vērtības no vairākiem eksperimentiem aprēķinātas pēc formulas (Haapanen et al., 1997):

$$x = \frac{\sum_i^n x_i w_i^{-1}}{w^{-1}}, \quad (13)$$

kur:

x_i – ģenētiskā parametra vidējā vērtība i -tajā eksperimentā;

w_i – ģenētiskā parametra standartklūdas vērtība i -tajā eksperimentā.

Aprēķinot cv_a , cv_{pi} , cv_{pf} vidējo vērtību starp eksperimentiem izmantota ģimeņu iedzimstamības koeficienta standartklūda.

3. REZULTĀTI UN DISKUSIJA

3.1. Atlases kritēriji

Atlases kritēriju definēšana ir galvenais priekšnosacījums koku izvēlei nākamā selekcijas cikla uzsākšanai. Koku produktivitāti iespējams raksturot ar tieši uzmērāmām pazīmēm – augstumu, caurmēru, vai aprēķināmām – stumbra tilpumu, krāju. Caurmēra izmantošana samazina stādījumu uzmērīšanas darbietilpību un paātrina rezultātu iegūvi, taču atklāts paliek jautājums, vai 20-30 gadus vecos stādījumos ar augstu sākotnējo biežumu šīs pazīmes novērtējums sniedz pietiekamu pamatu ģimeņu ranžējumam pēc produktivitātes. Svarīgi izvēlēties tādu produktivitātes indikatoru, kam ir no selekcijas viedokļa pozitīva vai vismaz iespējami zema korelācija ar koku kvalitātes parametriem, lai būtu iespējami viegli atlasīt produktīvas un vienlaikus kvalitatīvas ģimenes.

Latvijas priedei raksturīga augsta kvalitāte (taisns stumbrs, tievi zari), ko apliecinājuši rezultāti no starptautiskiem ģeogrāfisko provenienču stādījumiem Latvijā (Jansons, Baumanis, 2005) un citās valstīs (Pedersen, 1994, Kohlstock, Schneck, 1994, Shutyaev, Giertych, 2000). Tādēļ atsevišķos gadījumos Latvijas priede izdalīta pat kā atsevišķa varietāte *Pinus sylvestris* var. *rigensis* (Правдин, 1964, Molotkov, Patlaj, 1991). Kvalitātes saglabāšana un tālāka paaugstināšana selekcijas procesā jāņem vērā arī ilgtermiņā, vērtējot iespējamo Latvijas koksnes „tirgus nišu”, jo mūsu klimatiskajos apstākļos nav iespējams panākt tādas priedes augšanas tempus, lai globālajā tirgū varētu konkurēt tikai ar koksnes krāju. Šim aspektam veltīta nozīmīga uzmanība jau pluskoku atlases gaitā, kad no pluskoku selekcijas vērtības indeksa 25% sastādīja stumbra bezzaru daļas proporcionālais garums un 25% vainaga kvalitāti raksturojošas pazīmes (Gailis, 1964, 1968). Līdz šim Latvijā priedes iedzimtības pārbaužu stādījumos precīza zarojuma kvalitāti aprakstošo parametru izvērtēšana nav veikta. Taču, stādījumu vecumam tuvojoties 1/3 no rotācijas perioda un uzsākot jaunu selekcijas ciklu, tāda ir gan iespējama, gan nepieciešama. Izvērtējumam jāsniedz priekšstatu par selekcijas darba potenciālu zaru resnumu un citu dabiskās atzarošanās intensitāti nosakošo pazīmju uzlabošanā. Bez tam svarīgi noteikt minimālo nepieciešamo uzmērāmo pazīmju skaitu zarojuma kvalitātes raksturošanai. Kvalitātes pazīmes individuālam kokam nozīmīgi ietekmē konkurences faktori (Persson, 1994), tātad saglabāšanās.

Augsta saglabāšanās ir nepieciešama meža atjaunošanas izmaksu samazināšanai un produktīvas audzes veidošanās nodrošināšanai. Īpaši aktuāli tas ir kontekstā ar tendenci samazināt sākotnējo stādījuma biežumu. Nozīmīgas koku skaita atšķirības konstatētas gan provenienču (Shutyaev, Giertych, 2000), gan populāciju un ģimeņu (Ruotsalainen, Lindgren, 1998) līmenī. Taču jāņem vērā, ka koku skaita atšķirības pa ģimenēm 20-30 gadus vecajos iedzimtības pārbaužu stādījumos ir daudzu procesu kompleksas iedarbības rezultāts: to ietekmē ieaugšanās (īpaši pirmajos 2 gados, kas atkarīga no klimatiskajiem apstākļiem, stādu un stādīšanas kvalitātes), slimības (t.sk. trupe, skujbire), pārnadžu bojājumi (īpaši aļņu savairošanās maksimuma periodā ierīkotajos eksperimentos: Avotiņš, 1980). Turpmākā audzes attīstības gaitā koku skaitu nozīmīgi ietekmē to savstarpējā konkurence. Tikai no dažiem eksperimentiem pieejami dati par saglabāšanos, trūkst informācijas par tās atšķirību cēloņiem. Ņemot vērā minētos apstākļus ir svarīgi izdarīt slēdzienu par koku skaita kā atlases kritērija izmantošanu un novērtēt tā ietekmi uz citiem iespējamajiem atlases kritērijiem.

Atlases kritēriju izvēles ietekmi un selekcijas darba potenciālo rezultātu visprecīzāk atspoguļo selekcijas efekts. Svarīgi novērtēt šī rādītāja vērtību pie 10% atlases intensitātes, kas, balsoties uz pieejamā materiāla apjomu, varētu būt reālā, kādu iespējams izmantot koku izvēlei sēklu plantāciju ierīkošanai.

Pazīmei, kura tiek izvēlēta par galveno atlasē kritēriju jābūt ar iespējami augstu iedzimstamības koeficientu un aditīvās ģenētiskās mainības variācijas koeficientu. Šie priekšnosacījumi nodrošina iespējas veikt uzlabojumus (paaugstināt vai samazināt pazīmes vērtību nākamajā paaudzē) ar selekcijas metodēm. Dažādu pazīmju ģenētisko un fenotipisko parametru vērtības valdaudzes kokiem apkopotas 3.1. tabulā. Tabulā eksperimenti Nr. 28, 30, 31, 32, 41 izdalīti atsevišķā grupā, jo tajos ir lielāks uzmērīto pazīmju skaits un eksperimenti Nr. 1217, 1218, 1111, 204A, 204B tādēļ, ka tie nozīmīgi atšķiras pēc vecuma uzmērīšanas laikā.

3.1. tabula

Valdaudzes koku ģenētisko un fenotipisko parametru vērtības 14 – 36 gadu vecumos priežu iedzimtības pārbaužu stādījumos

Nr.	Pazīme	h^2	se	h^2_f	se_f	cv_a	cv_{pi}	cv_{pf}	\bar{x}	s
33, 34, 36, 37, 38, 39, 46, 234, 235, 351	h	0.38	0.09	0.43	0.07	9.2	15.6	9.2	12.7	2.8
	d	0.19	0.04	0.34	0.06	11.4	25.5	9.8	13.1	2.6
	tilp	0.21	0.04	0.35	0.06	24.2	51.5	20.2	0.11	0.05
	zd	0.12	0.02	0.26	0.05	9.3	26.4	9.3	15.2	2.1
	zdprocx	0.18	0.03	0.33	0.04	12.0	28.8	11.3	10.6	3.0
	zb	0.13	0.02	0.26	0.04	13.7	39.9	13.9	1.5	0.2
28, 30, 31, 32, 41	sb	0.09	0.03	0.22	0.05	11.2	35.9	12.4	1.2	0.4
	h	0.45	0.05	0.49	0.04	7.8	11.8	5.6	11.9	1.5
	d	0.14	0.04	0.27	0.08	8.9	25.0	8.9	12.3	3.0
	tilp	0.20	0.04	0.35	0.08	22.3	52.7	19.5	0.08	0.04
	hzz	0.20	0.07	0.27	0.05	7.8	16.2	7.5	6.6	1.1
	z1	0.17	0.02	0.31	0.04	12.1	30.7	11.2	12.3	3.9
	z2	0.17	0.02	0.29	0.05	12.5	31.8	12.0	10.8	3.5
	z3	0.12	0.03	0.23	0.06	11.0	34.3	12.6	9.4	3.3
	zdvid	0.15	0.03	0.28	0.05	11.5	30.8	11.4	8.6	2.8
	zdtop	0.17	0.02	0.30	0.05	12.1	30.7	11.7	10.9	3.4
	zdsun	0.12	0.01	0.23	0.04	12.5	37.5	13.8	54.8	19.3
	zdprocx	0.14	0.04	0.25	0.05	10.4	27.4	10.1	11.4	2.9
	zdprocm	0.09	0.05	0.18	0.07	8.9	28.1	10.1	7.3	2.0
1217, 1218, 1111, 204A, 204B	zn	0.07	0.04	0.20	0.06	6.7	23.5	7.5	6.1	1.5
	zv	0.07	0.01	0.14	0.02	4.8	18.1	6.7	44.1	8.2
	hd	0.08	0.01	0.18	0.05	5.6	20.2	7.0	1.0	0.2
	d	0.21	0.05	0.37	0.06	10.0	22.3	8.2	10.7	2.4
	zb	0.28	0.03	0.45	0.05	18.6	35.8	14.0	4.8	1.8
1111, 204A, 204B	zd**	0.15	0.05	0.31	0.07	10.4	28.0	9.6	16.2	5.1
	zn*	0.18	0.00	0.34	0.01	8.5	21.4	7.4	7.2	1.5
	sb	0.22	0.04	0.39	0.04	15.5	33.5	12.5	2.5	0.8

Nr. – eksperimenta Nr.

**izmantoti tikai 3 eksperimentu dati;

*izmantoti tikai 2 eksperimentu dati;

Vidējā vērtība un standartnovirze aprēķināta kā mediāna no rezultātiem atsevišķos eksperimentos.

Salīdzinot produktivitāti raksturojošās pazīmes redzams, ka augstākās iedzimstamības koeficienta vērtības visās eksperimentu grupās ir koku augstumam. Caurmēra un stumbra tilpuma iedzimstamības koeficienta vērtības ir vidēji 2 reizes mazākas. Līdzīga tendence konstatēta arī parastās priedes iedzimtības pārbaužu stādījumos Zviedrijā, Somijā, Lietuvā (Haapanen et al., 1997, Danusevicius, 2000, Hannrup et al., 1998, Jansson et al., 2003). Likumsakarība ir spēkā aprēķiniem izmantojot gan tikai valdaudzes koku datus, gan arī visu koku datus vai summārās vērtības parcelu ietvaros (3.2. tabula).

3.2. tabula

Iedzimstamības koeficientu vērtības 21-36 gadus vecos priežu iedzimtības pārbaužu stādījumos

Eksperimenti Nr.	Pazīme	h^2	se	h^2_f	se_f
33, 34, 36, 37, 38, 39, 46, 234, 235, 351	h_visi	0.20	0.03	0.39	0.07
	d_visi	0.07	0.02	0.24	0.06
	tilp_visi	0.11	0.02	0.33	0.06
	h	0.38	0.09	0.43	0.07
	d	0.19	0.04	0.34	0.06
	tilp	0.21	0.04	0.35	0.06
	h_sum			0.49	0.06
	d_sum			0.50	0.06
	tilp_sum			0.49	0.06

Aprēķiniem izmantojot tikai valdaudzes kokus iegūtās iedzimstamības koeficienta vērtības ir aptuveni 2 reizes lielākas nekā izmantojot visu koku datus. Šī likumsakarībā līdzīgi kā atšķirības starp atsevišķu produktivitāti raksturojošo pazīmju vērtībām visticamāk ir saistīta ar koku savstarpējās konkurences ietekmi. Konkurence analizētajos eksperimentos ir nozīmīgs faktors: iedzimtības pārbaužu stādījumi ierīkoti ar biežumu 4400 – 5000 koki ha^{-1} un lielākajā daļā no tiem (17 no 22) nav veikt kopšanas cirte, saglabāšanās vidēji 41%. Valdaudzes koki ir konkurences mazāk ietekmēti, tātad to pazīmju dispersija ir zemāka, reizē ar to aditīvā ģenētiskā efekta noteiktā dispersija sastāda proporcionāli lielāku daļu no kopējās. Tādēļ izmantojot tikai valdaudzes koku datus aprēķinātais iedzimstamības koeficients ir augstāks.

Vērtējot iedzimstamības koeficienta atšķirības starp pazīmēm jāņem vērā kopšanas ciršu intensitātes izmēģinājumos konstatētais: priežu augstumu koku savstarpējā konkurence ietekmē ievērojami mazāk nekā caurmēru (Mäkinen et al., 2005, Ulvcrone et al., 2007) un stumbra tilpumu. Reizē ar to koku augstuma iedzimstamības koeficients vairākumā gadījumu ir lielāks nekā caurmēram vai stumbra tilpumam – apkopojot datus no liela skaita eksperimentu Cornelius (1994) konstatējis vidējās koeficientu vērtības: augstumam $h^2=0.25$, caurmēram $h^2=0.19$, stumbra tilpumam $h^2=0.18$. Līdzīgi vērtējot parastās priedes iedzimtības pārbaužu stādījumos Somijā 11-24 gadus vecumā Haapanen et al. (1997) konstatē koku augstuma iedzimstamības koeficientu vidēji 0.48 un caurmēra – 0.22. Atšķirību tendence augstuma, caurmēra un stumbra tilpuma iedzimstamības koeficienta vērtībās aprakstīta arī citām koku sugām. Piemēram, trijos *Picea glauca* iedzimtības pārbaužu stādījumos 22 gadu vecumā koku augstuma iedzimstamības koeficienti ir 0.17, 0.18, 0.32 un caurmēra attiecīgi 0.10, 0.07, 0.07 (Ying un Morgenstern, 1979). Analizējot *Pinus tadea* iedzimtības pārbaužu stādījumos

5 gadu vecumā, vienā eksperimentā konstatētās iedzīstamības koeficientu vērtības ir: augstumam 0.26, caurmēram 0.14, stumbra tilpumam 0.14, otrā eksperimentā attiecīgi – 0.16, 0.06 un 0.14 (Paul et al., 1997). Šīs pašas koku sugas iedzīstības pārbažu stādījumos 8-11 gadu vecumā koku augstuma iedzīstamības koeficients ir 0.24-0.28, caurmēra 0.01, stumbra tilpumam 0.05-0.06 (Svensson et al., 1999). *Pinus pinaster* stādījumā 12 gadu vecumā koku augstuma iedzīstamības koeficients ir 0.33, caurmēra 0.18, stumbra tilpuma 0.21 (Aguiar et al., 2003).

Eksperimentos ar zemu konkurences faktora ietekmi (zems stādījuma biežums, mērījumi veikti agrā vecumā) atšķirības starp produktivitāti raksturojošo pazīmju iedzīstamības koeficientu vērtībām nav izteiktas. Piemēram, 12 gadu vecumā *Pinus caribaea* stādījumos, kur saglabāšanās 90-97%, koku augstuma, caurmēra un stumbra tilpuma iedzīstamības koeficienti ir attiecīgi 0.31, 0.29 un 0.34 (Moura, Dvorak, 2001). Līdzīgi 33 gadus vecā, lēni augušā (vidējais augstums 10.8 m) parastās priedes iedzīstības pārbažu stādījumā Zviedrijā, kur veikta viena kopšanas cirte, konstatētās augstuma un caurmēra iedzīstamības koeficienta vērtības ir attiecīgi 0.27 un 0.32 (Hannrup et al., 1998).

Ņemot vērā konstatētās likumsakarības koku savstarpējās konkurences ietekmētos eksperimentos kā galveno pazīmi produktivitātes raksturošanai rekomendējams izmantot augstumu.

Koku kvalitāte eksperimentos raksturota ar stumbra taisnumu un zarojuma parametriem. Stumbra taisnuma iedzīstamības koeficients 14-17 gadus vecos eksperimentos, kur pazīme novērtēta 5 ballu skalā, līdzīgi kā zaru un stumbra diametram. Tas saskan ar rezultātiem no parastās priedes iedzīstības pārbažu stādījumiem Polijā (aprēķinātas pēc datiem publikācijā), kur h^2 zaru resnumam 0.09-0.15, stumbra taisnumam 0.11-0.18 (Kowalczyk, 2005) un parastās egles iedzīstības pārbažu stādījumiem Zviedrijā, kur iedzīstamības koeficients attiecīgi 0.13-0.19 un 0.19-0.21 (Karlsson, Högborg, 1998). Līdzīgi kvalitātes pazīmju iedzīstamības koeficienti konstatēti arī citām *Pinus* ģints sugām: *Pinus radiata* – zaru resnumam ballēs 0.27, stumbra taisnumam 0.23 (Wu et al., 2007); *Pinus nigra* – stumbra taisnumam 0.19 (Matzirs, 2005). Zems stumbra taisnuma iedzīstamības koeficients konstatēts 21-36 gadus veco stādījumu grupā, kur šī pazīme novērtēta 3 ballu skalā. Tas ir līdzīgs kā konstatēts *Pinus caribaea* iedzīstības pārbažu eksperimentos: zaru resnumam 0.26, stumbra taisnuma – 0.06 (Moura, Dvorak, 2001) un liecina, ka 3 ballu skala nav pietiekama precīzai pazīmes novērtēšanai. Ņemot vērā, ka Latvijas priedēm raksturīgi taisni stumbri, šīs pazīmes uzlabošana nav uzskatāma par selekcijas mērķi. Tādēļ pazīmes novērtēšanai iespējams izmantot nelielu ballu skaitu vai tikai atzīmēt kokus ar līkumainiem stumbriem, izmantojot šo kritēriju, lai no tālāka selekcijas darba izslēgtu ģimenes ar neapmierinošu kvalitāti.

Līdzīgi kā stumbra taisnums, arī zaru resnums novērtēts 2 atšķirīgās skalās – vecākajos eksperimentos 3 ballu un 14-17 gadīgajos – 9 ballu skalā. Iedzīstamības koeficienti ir attiecīgi 0.13 un 0.28, kas liecina par plašas novērtējuma skalas izmantošanas nepieciešamību raksturojot zaru resnumu. Rezultāti no 14-17 gadus vecajiem eksperimentiem ir līdzīgi kā priedes iedzīstības pārbažu stādījumos Somijā konstatētie: zaru resnumam ballēs $h^2=0.26$, uzmērītam zaru diametram $h^2=0.24$ (Haapanen et al., 1997). Zaru resnuma novērtējuma ballēs, salīdzinot ar uzmērītu zara diametru, konstatēts augstāks iedzīstamības koeficients ($h^2=0.27$) arī *Pinus radiata* eksperimentā (Wu et al., 2007). Iespējamais izskaidrojums: zaru resnums ballēs tiek novērtēts balstoties kopējo iespaidu par koka zaru resnumu dažādās stumbra daļās, turpretī diametrs tiek uzmērīts tikai atsevišķiem zariem stumbra lejas daļā (līdz 2 m augstumam), tātad atspoguļo noteiktu koka attīstības periodu. Tanī pat laikā Moberg (1999) konstatējis, ka stumbra lejas daļās (tātad vērtīgākā sortimenta ieguves zonā) zaru

caurmēra maksimums parastajai priedei ir ap 2 m augstumā. Ņemot vērā, ka novērtēšanas vecumā kokiem līdz 2 m augstumam zari visos eksperimentos jau nokaltuši, tādēļ konstatētais resnākā zara caurmērs ir faktiski maksimālais, kas var ietekmēt koka resgaļa kvalitāti, šī pazīme var tikt izmantota kā kvalitātes indikators augstvērtīgāko ģimeņu un koku atlasei.

Resnākā zara līdz 2 m augstumam iedzimstamības koeficienta vērtības analizētajos eksperimentos līdzīgas kā koku caurmēram. Analizējot zaru diametrus vienā mieturī (tuvākajā 1.3 m augstumam) konstatēts, ka līdzīgas iedzimstamības koeficienta vērtības ir 2 resnāko zaru diametriem, 3 resnāko zaru vidējam diametram un visu zaru vidējam diametram. Zemāka iedzimstamības koeficienta vērtība ir 3. resnākā zara diametram, kas liecina, ka šis rādītājs nav tik piemērots koku kvalitātes ģenētiski noteikto atšķirību raksturošanai. Resnākā zara diametra iedzimstamības koeficienta vērtības eksperimentos Latvijā līdzīgas kā stādījumos Polijā konstatētās: 0.09 – 0.15 (Kowalczyk, 2005), taču nedaudz zemākas nekā fiksēts eksperimentos Somijā: 0.21 – 0.24 (Haapanen et al., 1997, Haapanen, Pöykkö, 1993). Liela skaitu eksperimenta vidējā zara diametra iedzimstamības koeficienta vērtība ir 0.24 (Cornelius, 1994). Turcija un Kellomäki (1987) analizējot 17-26 gadus vecas priežu audzes norāda, ka lielāko daļu (54%) resnākā zara diametra atšķirību izskaidro atšķirīga augsnes auglība, mazāk (20%) atšķirības audzes biežībā. Bez tam konstatēts, ka viena nogabala robežās sastopama ievērojama augsnes auglības variācija. Ja eksperimentā izmantots neliels atkārtojumu skaits, varbūtība, ka visa ģimenes tiks pārstāvētas visos atšķirīgajos augsnes apstākļos ir zema, tādēļ arī atsevišķos eksperimentos konstatētas zemas resnākā zara diametra iedzimstamības koeficienta vērtības.

Zaru diametra/stumbra diametra attiecībai vienā no eksperimentu grupām iedzimstamības koeficients zemāks un otrā nedaudz augstāks nekā resnākajam zaram. Šī attiecība ir svarīgs koku kvalitātes rādītājs – tievāki zari resnākam stumbram nozīmē, ka dabiskā atzarošanās notiks īsākā laika periodā, un, ņemot vērā augstāku radiālo pieaugumu, arī zara rēta apaugs īsākā laika posmā. Tātad veidosies biežāks bezzaru koksnes slānis un garāka bezzaru daļa.

Viens no potenciālās bezzaru daļas garuma cērtamā vecumā indikatoriem 14-34 gadus vecās audzēs ir pirmā zaļā zara augstums. Jo jaunākam kokam zars nokalst, jo vairāk laika dabiskās atzarošanās procesam – tātad augstāka varbūtība, ka cērtamā vecumā šī zara rēta jau būs apaugusi. Reizē ar to var pieņemt, ka garāka sauso zaru zona jaunaudzēs vecumā paaugstina varbūtību iegūt koku ar garu bezzaru zonu cērtamā vecumā. Gan absolūto, gan relatīvo koku zaļā vainaga garumu ietekmē audzes biežība (Petersson, 1997, Valinger et al., 2000, Ulvcrone et al., 2007). Taču konstatēts, ka pirmā zaļā zara augstuma iedzimstamības koeficients valdaudzēs kokiem 27-33 gadu vecās audzēs nedaudz pārsniedz caurmēra iedzimstamības koeficientu, kas norāda uz ievērojamu selekcijas darba potenciālo efektu šīs pazīmes uzlabošanā. Zems iedzimstamības koeficients konstatēts zaļā vainaga relatīvajam garumam, ko var izskaidrot ar nepieciešamību pēc noteiktas fotosintezējošās virsmas augšanas procesa nodrošināšanai.

Priedes zarojumu raksturo arī zaru skaits mieturī. Šīs pazīmes iedzimstamības koeficienta vērtība jaunākajos (14-17 gadīgajos) eksperimentos ir līdzīga, ka literatūrā aprakstītā: parastajai priedei $h^2=0.18$ (Velling, Tigerstedt, 1984), $h^2=0.21$ (Haapanen et al., 1997), $h^2=0.24$ (Pöykkö, 1982), duglāzijai $h^2=0.19$ (King et al., 1992), *Pinus palustris* $h^2=0.21$ (Snyder, Namkoog, 1978). Taču vecākajos eksperimentos zaru skaita mieturī iedzimstamības koeficienta vērtības ir vidēji 2 reizes zemākas. To var izskaidrot, uztverot zaru skaitu mieturī kā kompleksu pazīmi, kuru ietekmē vairākas citas:

- 1) zaru diametrs – resnākiem zariem ir garāks dzīves laiks un tie ilgāk saglabājas pie stumbra (Kellomäki, 1983);
- 2) stumbra radiālais pieaugums – ja radiālais pieaugums ir lielāks, straujāk aizaug nokritušo zaru rētas (Mäkinen, 1999b);
- 3) zaru diametra/stumbra diametra attiecība – resnākiem kokiem ar tievākiem zariem zari nokaltīs un atdalīsies no stumbra īsākā laika posmā, kā arī to rētas ātrāk apaus.

Vērtējot empīriskos rezultātus: vidējais zaru skaits 1.3 m augstumam tuvākajā mieturī 14-17 gadus vecos stādījumos ir 7.2 un 27-33 gadus vecos 6.1, kontekstā ar citu autoru pētījumu datiem (Mäkinen, 1996, Mäkinen, Colin, 1999, Ulvcrone et al., 2007) var secināt, ka šī pazīme 27-33 gadus vecās priežu audzēs uzskatāms par zaru atmiršanas procesa indikatoru. Ja nepieciešama koku ar mazāku zaru skaitu mieturī atlase, to nepieciešams veikt jaunākos stādījumos.

Jaunākos stādījumos, kur konkurence starp priedēm nav izteikta un nav nepieciešamības analīzei izmantot tikai valdaudzes kokus, iespējas daudz precīzāk noteikt arī iedzimstamības koeficienta vērtību stabilitātes koeficientam (h/d attiecībai). Aprēķinos izmantojot tikai valdaudzes kokus, šis rādītājs ir ievērojami zemāks nekā iegūts pētījumos Somijā, kur $h^2 = 0.26$ (Velling, Tigerstedt, 1984, Haapanen, Pöykkö, 1993).

Pussibu ģimeņu vidējo vērtību iedzimstamības koeficientu izmanto aprēķinot selekcijas efektu, ja atlase notiek balstoties uz pēcnācēju pārbaužu rezultātiem. Attiecības starp šī parametra vērtībām atsevišķām pazīmēm atbilst tām pašām tendencēm, kādas jau aprakstītas analizējot iedzimstamības koeficienta vērtības. Taņī pat laikā redzams, ka pussibu ģimeņu iedzimstamības koeficienta vērtības ir vidēji 1.6 reizes augstākas par iedzimstamības koeficienta vērtībām – kas atspoguļo papildus ieguvumu no pēcnācēju pārbaužu izmantošanas. Īpaši izteikta šī starpība ir koku kvalitāti raksturojošām pazīmēm, tādēļ atšķirības starp kvalitāti un produktivitāti raksturojošām pazīmēm nav tik izteiktas. Tāpat pussibu ģimeņu vējo vērtību iedzimstamības koeficienti, kas aprēķināti izmantojot tikai valdaudzes koku vai visu koku datus atšķiras mazāk nekā iedzimstamības koeficienti, kuri aprēķināti no šīm datu kopām. Augstākās pussibu ģimeņu vidējo vērtību iedzimstamības koeficientu vērtības produktivitāti raksturojošajām pazīmēm ir gadījumos, kad aprēķiniem izmantoti summārie dati parcelu ietvaros. Summāro datu izmantošana samazina katra individuāla koka ietekmi uz rezultātu., padara to robustāku. Piemēram, ja koku caurmēri parcelē ir: 10.2, 11.4, 14.1, 11.6 un 3.2 cm, tad vidējais caurmērs – 10,1 cm. Turpretī, ja citas ģimenes koks ar mazāko caurmēru (3.2 cm), atradami starpauzē, ir gājis bojā, tad vidējais caurmērs parcelē ir 11,8 cm. Tātad koka ar 3.2 cm caurmēru klātbūtne izmaina parces vidējo vērtību par 14%. Turpretī ja izmantojam caurmēru summu (šajā gadījumā 50.5 cm), šī paša koka ietekme ir tikai 6%.

Aditīvās ģenētiskās mainības variācijas koeficients (cv_a), kas determinē selekcijas darba potenciālu veikt pazīmes vērtības izmaiņas, koku caurmēram ir nedaudz augstāks nekā koku augstumam (vidēji attiecīgi 10.1% un 8%), taču lielākais tas ir stumbra tilpumam (vidēji 23.2%). Šī koeficienta vērtības augstumam parastās priedes stādījumos Zviedrijā svārstās no 5.5% (Jansson et al., 2003) līdz 7% (Jansson et al., 1998) un Somijā ir 7.7% (Haapanen, Pöykkö, 1993), kas ir līdzīgas kā Latvijas eksperimentos konstatētās. Arī koku caurmēra cv_a vērtības priedei (12.1%) un eglei (9.3-11.1%) Zviedrijā (Jansson et al., 1998, Karlsson et al., 2002) līdzīgas kā Latvijā. Līdzīgi augstākās cv_a vērtības (25.7%) konstatētas priežu stumbra tilpumam 23 gadu vecumā (Jansson et al., 1998).

Aditīvās ģenētiskās mainības variācijas koeficients pirmā zaļā zara augstumam ir tāds pat kā koku augstumam, kas liecina par ievērojamu selekcijas darba potenciālu

garākas bezzaru daļas zonas iegūšanā. Par to liecina arī augstās cv_a vērtības zaru resnumu raksturojošajiem parametriem – divu resnāko zaru diametriem, vidējam 3 resnāko zaru diametram, kā arī resnāka zara diametra/stumbra caurmēra attiecībai un zaru diametru summai, kas ir vienādas vai lielākas par koku augstuma un caurmēra cv_a vērtībām. Tendence saskan ar literatūrā atrodamajiem datiem: aditīvās ģenētiskās mainības variācijas koeficients (vērtējot 7.-11. mieturi) zaru resnumam 6,3-7,6% (Velling, 1982); jaunākā (8 g) eksperimentā rezultāti ir augstāki: zaru resnumam $cv_a=18.2\%$, zaru diametra/stumbra caurmēra attiecībai $cv_a=14.9\%$ (Haapanen, Pöykkö, 1993). Vecākos eksperimentos cv_a novērtēšana zarojumam stumbra lejas daļā ir mazāk precīza – tas saistīts ar dažādu faktoru ietekmi uz zaru nokalšanas, atdalīšanās no stumbra un zaru rētu aizaugšanas procesiem. Šo procesu atšķirības dažādu konkurences un augsnes faktoru dēļ visnozīmīgāk ietekmē zaru skaitu mieturī, kura cv_a ir zemāks nekā zaru resnumu raksturojošām pazīmēm gan Latvijas priežu eksperimentos, gan stādījumos Somijā: $cv_a=6.6-10.4\%$, (Velling, 1982).

Pazīmēm ar zemu iedzimstamības koeficienta vērtību, kā, piemēram, zaļā vainaga relatīvajam garumam un stabilitātes koeficientam, konstatētas arī zems cv_a .

Produktivitāti raksturojošajām pazīmēm fenotipiskās variācijas koeficients pārsniedz cv_a vidēji 2 reizes, kvalitāti raksturojošajām – 2.8 reizes. Mazākās atšķirības starp cv_{pi} un cv_a vērtībām no kvalitāti raksturojošajām pazīmēm konstatētas resnākā zara diametra/stumbra caurmēra attiecībai un pirmā zaļā zara augstumam. Tas liecina, ka šīs pazīmes mazāk ietekmē variējošie vides apstākļi un ir augstāka iespēja ar selekcijas metodēm izmainīt šo pazīmju vērtību.

Produktivitāti un it īpaši kvalitāti raksturojošo pazīmju vērtības ir saistītas ar savstarpējo konkurenci, ko var raksturot ar saglabāšanos. Koku skaitu ģimenēm 21 – 36 gadu vecumā var raksturot ar 2 atsevišķu procesu ietekmes summu:

- 1) ieaugšanās – saglabāšanās līdz 4-6 gadu vecumam, kad sāk saslēgties vainagi un sākas arī sakņu konkurence (Bērziņš, 1974). Šis periods parasti raksturīgs ar straujāko koku skaita samazinājumu. Konstatēts, ka dažādu priežu provenienču ranžējums pēc saglabāšanās 6 gadu vecumā cieši korelē ar ranžējumu 28 gadu vecumā (Jansons, Baumanis, 2005);
- 2) saglabāšanās – pēc 4-6 gadu vecuma, kad koku atmiršanu neoptās audzēs sāk ietekmēt arī to savstarpējā konkurence.

Ieaugšanos nozīmīgi ietekmē tādi ar selekcijas darbu nesaistīti faktori kā stādu un augsnes sagatavošana kvalitāte, stādīšanas laiks un kvalitāte, agrotehniskās kopšanas kvalitāte, klimatiskie apstākļi, īpaši pirmajā veģetācijas periodā. Šo procesu, neapšaubāmi, ietekmē arī ģenētiski noteiktas īpašības:

- 1) sausuma izturība – veicot eksperimentus kontrolētos apstākļos ar parastās priedes sējeņiem konstatētā būtiska izcelsmes vietas (proveniences) ietekme uz kopējo biomasu un sakņu masas daļu tajā, kā arī ūdens izmantošanas efektivitāti. Ūdens izmantošanas efektivitāte cieši korelē ar vidējo nokrišņu daudzumu priežu izcelsmes vietā (Cregg, Zhang, 2001);
- 2) rezistence pret slimībām – Latvijas parastās priedes ģimenes uzrāda atšķirīgu skujbires (*Lophodermium seditiosum*) infekcijas pakāpi (Baumanis, 1975), skujbire minēta kā viens no cēloņiem ievesto priežu provenienču zemajiem ieaugšanās rādītājiem Latvijā (Бауманис, и др., 1982). Atšķirīga priežu provenienču noturība pret šo slimību konstatēta arī ģeogrāfiskajās kultūrās citās valstīs (Stephan, 1991);
- 3) rezistence pret kukaiņiem – novērota atšķirīga dažādu provenienču noturība pret atsevišķām kaitēkļu sugām, taču bieži vien provenience, kas izturīga pret vienu sugu, ir uzņēmīga pret citu (Stephan, 1991, Manninen et al., 1998). Pētījumos ar *Pinus pinaster* un *Pinus radiata* konstatēts, ka atsevišķas

ģimenes biežāk nekā citas bojā Priežu lielais smecernieks (*Hylobius abietis* L.) Par selekcijas iespējām rezistences paaugstināšanā liecina iedzimstamības koeficienta vērtības $h^2=0.2$, $h^2_f=0.8$ (Zas et al., 2005, Zas et al., 2008);

- 4) rezistence pret pārnadžu bojājumiem – Latvijā konstatētas atšķirības aļņu bojājumu intensitātē dažādām priedes brīvapputes pēcnācēju ģimenēm (Бауманис, Озолс, 1976), kas saskan ar rezultātiem citās valstīs (Stephan, 1991). Tāpat ģeogrāfiskajās kultūrās Somijā konstatētas būtiskas atšķirības aļņu bojājumu pakāpē dažādām bērzu proveniencēm (Viherä-Aarnio, Heikkilä, 2006).

Iespējams atlasīt priedes ar augstāku noturību pret uzskaitītajiem nelabvēlīgajiem faktoriem. Taču tās ne vienmēr ir arī ātraudzīgākās (kvalitatīvākās): piemēram, sausuma izturīgo proveniencu priežu sējeņi ir ar mazāko virszemes daļas pieaugumu (Cregg, Zhang, 2001). Lai nodrošinātu vienlaicīgu rezistences un produktivitātes uzlabojumu, nepieciešams paaugstināt atlasē intensitāti (reizē ar to arī izmaksas). Jāņem vērā nelabvēlīgo faktoru mijiedarbība: piemēram, sausuma ietekmē var samazināties rezistence pret kaitēkļiem vai slimībām (Rebetez, Dobbertin, 2004).

Ieaugšanās rādītāja paaugstināšana ar selekcijas metodēm ir dārgs un ilgstošs process, tādēļ svarīgi vispirms izvērtēt tā lietderību. Alternatīva lielākajā daļā gadījumu (izņemot sausuma izturību) ir kādu preparātu lietošana slimību apkarošanai vai kaitēkļu atbaidīšanai. Turklāt aizvien plašāk tiek izmantoti nevis mākslīgi savienojumi, bet bioloģiski aktīvas vielas: piemēram liepu mizas komponenti preparātā pret *Hylobius abietis* (Månsson et al., 2005). Nav iespējams uzlabot rezistenci vienlaikus pret visiem nelabvēlīgajiem faktoriem, tādēļ svarīgi izvēlēties pašus nozīmīgākos. Tāpat nozīmīgi atklāt, kas tieši ir rezistences pamatā un atlasīt tieši pēc šīs pazīmes: piemēram, konstatēts, ka mirstība no *Hylobius abietis* bojājumiem zemākā ir kokiem ar lielāko sveķa koncentrāciju mizā, kas efektīvi samazina kukaiņa kodumu dziļumu un tādejādi vairākumā gadījumu pasargā no bojājumiem kambiju (Wainhouse et al., 2005). Tāpat rezistence var būt saistīta ar kādu bioloģiski aktīvo lielu koncentrāciju sveķos vai skujās. Veicot selekcijas darbu, lai paaugstinātu rezistenci pret kukaiņu un pārnadžu bojājumiem, svarīgi atcerēties, ka zema bojājumu pakāpe kādai no ģimenēm ir tikai salīdzinoši ar pārējām. Tātad, ja platībā būs izstādīta tikai šī rezistentā ģimene un nebūs pieejami citi barošanās objekti, arī tās koki tiks bojāti. Šo problēmu gan lielā mērā atrisina papildus dabiskā atjaunošanās (vai saglabāta paauga) apstādāmajā platībā: piemēram, *Hylobius abietis* ar priedi apstādītā izcirtumā var baroties pat ar dabiski atjaunojušos bērzu (Toivonen, Viiri, 2006).

Var secināt, ka ieaugšanos nosaka daudzu faktoru komplekss, no kuriem tikai daļu iespējams ietekmēt ar selekcijas metodēm. Analizējot iedzimtības pārbaužu stādījumu ne vienmēr iespējams noteikt zemas saglabāšanās cēloni, turklāt tas var būt atšķirīgs dažādām pēcnācēju ģimenēm. Bez tam zemu ieaugšanos var izraisīt arī ekstrēmi klimatiskie apstākļi (piemēram, ļoti lietaina vasara), kuru atkārtosāšanās ir reta. Tas nozīmē, ka vērtējot iedzimtības pārbaužu stādījumus vietējām (dotā reģiona) priedēm, kuras ir evolūcijas procesā pielāgojušās konkrētajiem klimatiskajiem apstākļiem (Eriksson, 1998, Giertych, 1991) un kaitēkļu, slimību fonam (Stephan, 1991) nav pamata ieaugšanos izmantot kā kritēriju ģimeņu atlasē. Taču, ja selekcija tiek atzīta par efektīvāko un/vai lētāko metodi kāda ieaugšanos nosakoša faktora (piemēram, sausuma) ietekmes mazināšanai, rezistenci pret konkrētā faktora ietekmi var vērtēt gan pēcnācēju pārbaužu stādījumos (ja to ieaugšanos galvenokārt noteicis dotais faktors), gan eksperimentos kontrolētos apstākļos. Tādā gadījumā iegūtie dati ir izmantojami ģimeņu atlasē. Kā vienā, tā otrā gadījumā svarīgi ir veikt saglabājušos koku uzskaiti pēc 1., 2. un 3. veģetācijas sezonas – datus var izmantot ne tikai noteiktu klimatisko vai citu faktoru ietekmes vērtēšanai,

bet arī skaidrojot citu koku parametru attīstību atšķirīgos konkurences apstākļos un uzlabojot atšķirību starp ģimenēm novērtējuma precizitāti.

Secinājumus par nepieciešamību izmantot koku saglabāšanos 21-36 gadu vecumā kā kritēriju ģimeņu atlasē var izdarīt tikai iepriekš novērtējot, cik lielā mērā ieaugšanās ir saistīta ar koku parametriem un audzes biežumu turpmākā tās attīstības gaitā.

Analizējot eksperimentus Nr. 34 (damaksnī) un 234 (silā) konstatēts, ka saglabājušos koku skaits 34 gadu vecumā (32 gadus pēc iestādīšanas eksperimentā ar sākotnējo biežumu 5000 koki ha⁻¹) ir lielāks grupās ar augstāku audzes biežumu 6 gadu vecumā. Korelācija starp tās pašas ģimenes koku skaitu 6 un 34 gadu vecumā ir cieša silā ($r=0.78$, $\alpha=0.01$), taču ne damaksnī ($r=0.21$). Zemo korelāciju damaksnī var izskaidrot ar asāku koku savstarpējo konkurenci: atsevišķu ģimeņu biežums 6 gadu vecumā silā ir robežās no 2000 līdz 4400 kokiem ha⁻¹, 34 gadu vecumā no 900 līdz 3400 kokiem ha⁻¹, damaksnī attiecīgi 2900 – 4600 koki ha⁻¹ un 400 – 2400 koki ha⁻¹.

Augstākais valdaudzes koku vidējais caurmērs un augstums 34 gadu vecumā ir grupā ar augstāko audzes biežumu 6 gadu vecumā. Starpības starp grupām ar atšķirīgu biežumu 6 gadu vecumā silā koku caurmēram 15% (2.1 cm), augstumam 14% (2.1 m); damaksnī attiecīgi 12% (2.2 cm) un 4% (1.1 m). Valdaudzes koku resnākā zara līdz 2 m augstumam diametrs, kas šajā gadījumā raksturo kvalitāti, svārstās robežās no -12% līdz +8% silā un no -3% līdz +3% damaksnī. Absolūtos skaitļos atšķirības starp juvenīlā biežuma grupu vidējām vērtībām ir tikai attiecīgi 2 un 1 mm. Stumbra taisnuma un zaru resnuma novērtējums ballēs 34 gadu vecumā nav saistīts ar audzes biežumu 6 gadu vecumā. Veicot dispersijas analīzi konstatēts, ka priedes stādījuma biežuma variēšana 6 gadu vecumā no 2300 līdz 4400 kokiem ha⁻¹ neatstāj statistiski būtisku ietekmi uz valdaudzes koku caurmēru, augstumu (izņemot silu ar ticamības līmeni $\alpha=0.05$), un resnākā zara diametru. Tātad cēloņi valdaudzes koku atšķirīgajiem parametriem viena meža augšanas apstākļu tipa ietvaros meklējami citu faktoru (piemēram, atšķirīgā genotipa) ietekmē. Jāņem vērā, ka saskaņā ar metodiku katrā no atlasītajām grupām ar līdzīgu juvenīlo audzes biežumu ietilpst atšķirīgas brīvapputes pēcnācēju ģimenes. Tātad genotips varēja ietekmēt konkrētās koku kopas ieskaitīšanu vienā vai citā juvenīlā audzes biežuma grupā. Šis apstāklis vismaz daļēji var izskaidrot atšķirības ar rezultātiem citos pētījumos: piemēram, Jokinen un Kellomäki (1982) analizējot 12-16 gadus vecus parastās priedes stādījumus Somijā konstatējuši krasu resnākā zara diametra samazināšanos sākotnējo audzes biežumu palielinot no 300 līdz 2000 kokiem ha⁻¹. Tāpat Turkia un Kellomäki (1987) 17-26 gadus vecos priežu stādījumos konstatē resnāka zara diametra krasu pazemināšanos audzes biežumu palielinot no 1000 līdz 2000 kokiem ha⁻¹ un Agestam et al. (1998) 33-42 gadus vecās audzēs – resnākā zara līdz 2 m augstumam diametra palielināšanos mainot stādīšanas attālumu robežās no 1.25 x 1.25 m līdz 1.75 x 1.75 m. Persson (1994) balsoties uz eksperimentu rezultātiem un literatūras datiem konstatējis, ka izmaiņas sākotnējā audzes biežumā ietekmē tās parametru (vidējā augstuma, caurmēra, zara caurmēra) vērtības, taču stādām materiāla genotipiskās atšķirības modificē ietekmes apmēru.

Līdzīgi kā stādīšanas attālums, resnākā zara diametru un stumbra caurmēru ietekmē arī agro kopšanas ciršu veikšanas laiks un intensitāte; šo mežsaimniecisko pasākumu ietekme uz koku augstumu ir ievērojami mazāka (Fahlvik, 2005). Mäkinen (1999a,b) secina, ka palielinot audzes biežumu, samazinot agrās kopšanas cirtes intensitāti vai atliekot tās izpildi iespējams izmainīt gan stumbra lejas daļas zaru statusu (dzīvs vai nokaltis) noteiktā koka vecumā, gan zaru diametru, taču vienlaikus tiek samazināts audzes vidējais caurmērs. Būtisku ($\alpha=0.01$) stādīšanas attāluma ietekmi uz koku caurmēru, bet ne uz augstumu, konstatējuši arī Burkes et al. (2003) *Pinus taeda* un *Pinus elliotii* audzēs. Mangalis (2004) salīdzinot priežu kultūrās ar sākotnējo biežumu 3000–10000 koki ha⁻¹ norāda, ka koku vidējais augstums 36 gadu vecumā ir lielāks

biezās kultūrās, taču tikai par 1.2 m, savukārt retās kultūrās ir par 3.5 cm lielāks caurmērs. Samazinoties koku caurmēram krītas arī ieņēmumi no pirmajām krājas kopšanas cirtēm (Fahlvik, 2005), kā arī tiek pagarināts laiks līdz audzes mērķa caurmēra sasniegšanai (Mäkinen et al., 2005).

Var secināt, ka ieaugšanās sekmes, vismaz tipos uz nabadzīgām augsnēm, ir cieši saistītas ar saglabājušo koku skaitu pa ģimenēm 21 – 36 gadu vecumā. Tās var ietekmēt arī ģimeņu vidējās vērtības produktivitāti un kvalitāti raksturojošajiem parametriem (stumbra caurmēram, augstumam, resnākā zara diametram). Saistību starp ieaugšanos un vēlāko koku skaitu ģimenēm var ietekmēt abiotiskie faktori (piemēram, notiekot vējlauzei), kā arī biotiskie faktori: nozīmīgākie no tiem meža maijvaboļu (*Melolontha hippocastani* F.) un priežu rūsganās zāglapsenes (*Neodiprion sertifera* Geoffr.) kāpuru un sakņu trupes (*Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref.) bojājumi. Analizējot priedes gēnu ekspresiju saskarē ar sakņu trupi konstatēti vairāki gēni, kuri potenciāli nosaka augstāku priedes rezistenci pret infekciju (Asiegbu et al. 2003, 2005). Tātad trupes inficētajos eksperimentos varētu būt iespējams konstatēt rezistentās ģimenes un to izmantot kā vienu no atlases kritērijiem. Taču koku inficēšanās risks ar sakņu trupi ir atšķirīgs dažādās eksperimenta vietās, jo slimība izplatās saskaroties saknēm. Izmantojot ģeogrāfisko izplatību aprakstošas metodes (Zas et al., 2007) var novērtēt, vai kāds koks nav inficēts tādēļ, ka ir pārāk tālu no infekcijas avota (visbiežāk iepriekšējās paudzes trupējušas priedes celma) vai tādēļ, ka ir pret infekciju izturīgs. Diemžēl metodes nav pielietojamas ģimeņu rezistences salīdzināšanai šajā darbā analizētajos eksperimentos, kuros izmantotas lielas bloku parces nelielā atkārtojumu skaitā. Saistību starp ieaugšanos un vēlāko koku skaitu ģimenē, īpaši eksperimentos uz auglīgām augsnēm, noteikti mazinās arī koku savstarpējā konkurences ietekme. No minētajiem faktoriem šī darba ietvaros analizētajos iedzimtības pārbaužu stādījumos konstatēta tikai sakņu trupes ietekme (9 no 22 eksperimentiem, no tiem tikai 2 stādījumos lielā apjomā), kā arī koku savstarpējās konkurences ietekme: 3. un 4. Krafta klases koki 14 – 17 gadus vecajos eksperimentos ir vidēji 7%, vecākajos eksperimentos, kuros nav veikta kopšana – vidēji 21%.

Var secināt, ka analizētajos eksperimentos saistība starp koku ieaugšanos (ko nosaka nezināmu faktoru kopums un kas lielākajā daļā gadījumu nav dokumentēta) un vēlāko koku skaitu (saglabāšanos) vairākumā gadījumu ir cieša. Pēc Dempster, Lerner (1950) un Roff (2001) izstrādātās metodikas aprēķinātās koku saglabāšanās iedzimstamības koeficienta vērtība ir augsta: vidēji no eksperimentiem Nr. 30, 32, 37, 39, 41, 235, 1111 un 1218 $h^2=0.24$ (standartklūda 0.04). Tomēr koku skaita samazināšanās cēloņi nav zināmi, tādēļ saglabāšanos nevar izmanto kā kritēriju atsevišķi ģimeņu diskreditēšanai un kā atlases kritērijus nepieciešams izvēlēties ar koku skaitu iespējami maz saistītus parametrus.

Produktivitāti un kvalitāti raksturojošo parametru saistību ar saglabāšanos raksturo ģimeņu vidējo vērtību korelācijas, kas apkopotas 3.3. un 3.4. tabulās. Konstatēts, ka krāja cieši saistīta ar koku skaitu (determinācijas koeficients $r^2=0.73$) un samērā cieši ar koku vidējo augstumu ($r^2=0.27$), bet vāji – ar caurmēru un tilpumu ($r^2=0.1$). Tātad analizētajos eksperimentos ar nelielu koku skaitu daži papildus koki ģimenei nodrošina nozīmīgu krājas pārākumu. Tas nozīmē, ka kopējā krāja nav izmantojama kā atlases kritērijs. Valdaudzes koku krāja ar koku skaitu (saglabāšanos) saistīta ļoti vāji ($r^2=0.16$) un tās saistība ar koku vidējo augstumu, caurmēru un tilpumu arī ir zema (r^2 attiecīgi 0.22, 0.14 un 0.19), taču saistība ar valdaudzes koku vidējiem parametriem cieša (r^2 attiecīgi 0.52, 0.96 un 0.98). Tāpat ģimenes vidējais valdaudzes koku augstums maz saistīts ar koku skaitu ($r^2=0.14-0.24$), taču cieši ar vidējo visu koku augstumu ($r^2=0.87$).

Ģimeņu vidējo vērtību korelācijas koeficienti 21-36 gadus vecos parastās priedes iedzimtības pārbaužu stādījumos

Eksperimenti Nr.	Pazīme	n	h	tilp_sum	h_visi	d_visi	tilp_visi	tilp_sum_visi	zd
33, 34, 36, 37, 38, 39, 46, 234, 235, 351	h	0.49							
	tilp_sum	0.38							
	h_visi	0.15	0.93	0.47					
	d_visi	-0.15	0.53	0.37	0.69				
	tilp_visi	-0.11	0.63	0.44	0.77	0.97			
	tilp_sum_visi	0.86	0.76	0.59	0.52	0.29	0.32		
	zd	0.07	0.15	0.10	0.18	0.46	0.38	0.23	
	zdprocx	-0.03	-0.40	-0.23	-0.56	-0.60	-0.60	-0.17	0.41

Slīprakstā iezīmētās korelācijas būtiskas $\alpha=0.05$ līmenī; trekņrakstā – būtiskas $\alpha=0.01$ līmenī

Analizējot parastās priedes iedzimtības pārbaužu stādījumus Ziemeļzvidrijā Olsson un Ericsson (2002) konstatējuši korelācijas starp saglabājušos koku skaitu un augstumu robežās no 0.03 līdz 0.65, kas vidēji ir augstākas 3.3. tabulā atspoguļotā. Taču jāņem vērā, ka Ziemeļzvidrijā viens no galvenajiem koku iznīkšanas cēloņiem ir klimata apstākļi. Augšanas ritma piemērotība vietējiem apstākļiem, respektīvi, neapsalšana ne pavasara, ne rudens salnās, nosaka gan attiecīgās ģimenes koku augstumu, gan saglabāšanos. Turpretī Latvijā nav tādu apstākļu, kas veicinātu tik ciešu saikni starp koku augšanu un saglabāšanos.

Ģimeņu vidējo vērtību korelācijas koeficienti 27-33 gadus vecos parastās priedes iedzimtības pārbaužu stādījumos

Eksperimenti Nr.	Pazīme	h	tilp_sum	d	tilp
28, 30, 31, 32	tilp_sum	0.72			
	d	0.62	0.98		
	tilp	0.72	0.99	0.98	
	hzz	0.68	0.16	0.04	0.16
	z1	0.25	0.59	0.64	0.59
	z2	0.23	0.57	0.60	0.57
	z3	0.15	0.48	0.52	0.48
	zdvid	0.18	0.49	0.54	0.49
	zdtop	0.21	0.56	0.60	0.56
	zdsun	0.19	0.51	0.54	0.51
	zdprocx	-0.25	-0.15	-0.12	-0.15
	zdprocm	-0.35	-0.30	-0.27	-0.30
	zn	0.09	0.12	0.10	0.12
	zv	0.13	0.43	0.49	0.43
hd	-0.09	-0.68	-0.78	-0.68	

Slīprakstā iezīmētās korelācijas būtiskas $\alpha=0.05$ līmenī; trekņrakstā – būtiskas $\alpha=0.01$ līmenī

Ģimenes vidējo vērtību līmenī valdaudzes koku augstumam ir ievērojami zemāka korelācija ar zaru diametru nekā caurmēram vai kopējai krājai, taču līdzīga kā valdaudzes krājai. Veicot detālu analīzi (3.4. tabula) redzams, ka valdaudzes koku augstuma saistība (pozitīvā korelācija) ar zaru resnumu raksturojošajām pazīmēm ir ievērojami (vidēji 2.8 reizes) vājāka nekā valdaudzes koku krājai, caurmēram vai vidējam stumbra tilpumam. Bez tam valdaudzes koku augstumam ir arī nedaudz ciešāka negatīvā korelācija ar zaru diametra/stumbra caurmēra attiecību un nozīmīgi (8 reizes) ciešāka pozitīvā korelācija ar pirmā zaļā zara augstumu nekā citām produktivitāti raksturojošajām pazīmēm. Savukārt pozitīvā korelācija ar zaļā vainaga procentuālo garumu no kopējā stumbra garuma un negatīvā korelācija ar augstuma/caurmēra attiecību valdaudzes koku stumbra tilpumam, caurmēram un krājai ir vidēji attiecīgi 3.6 un 8 reizes augstāka nekā augstumam. Korelācija ar zaru skaitu mieturī ir zema visām produktivitāti raksturojošajām pazīmēm.

Konstatētās relatīvi zemās korelācija starp ātraudzību (ja to raksturo ar koku augstumu) un kvalitāti saskan ar pētījumu rezultātiem Zviedrijā (Persson, 1994, Persson et al., 1995). Līdzīgi Velling (1982) norāda uz pozitīvu, statistiski būtisku korelāciju starp atsevišķi ģimeņu koku vidējo caurmēru un zaru diametru, kā arī statistiski nebūtisku korelāciju starp caurmēru un zaru skaitu mieturī. Apstiprinājusies Kohlstock, Schneck (1994) priedes provenienču pārbaužu stādījumos konstatētā sakarība, ka ātrāk augošajiem kokiem parasti raksturīgi resnāki zari, taču relatīvais zara diametrs (zara diametra/stumbra caurmēra attiecība) var būt pat mazāks nekā lēnāk augošajiem.

Ja selekcijas mērķis ir gan produktivitātes, gan kvalitātes uzlabošana, tad kā atlases kritēriju ieteicams izvēlēties valdaudzes koku augstumu, kam ir raksturīga no selekcijas viedokļa pozitīva korelācija ar zaru resnumu un dabiskās atzarošanās intensitāti raksturojošajām pazīmēm. Koksnes masas atšķirību raksturošanai starp ģimenēm rekomendējams izmantot nevis kopējo, bet valdaudzes koku krāju, kas mazāk saistīta ar saglabājušos koku skaitu. Tas ir saskaņā arī ar literatūrā pausto viedokli, ka ģenētisko vienību (populāciju, ģimeņu) atšķirību raksturošanai, īpaši vecākos stādījumos, izmantojami tikai valdaudzes koki, jo starpaudzes kokus nozīmīgi ietekmējusi konkurence, „maskējot” ģenētisko faktoru ietekmi (Abraitis, Eriksson, 1998).

Ģimeņu vidējo vērtību korelācija starp koku skaitu un augstumu, kā arī koku skaitu un pirmā zaļā zara augstuma (attiecīgi $r^2=0.14$ un $r^2=0.21$) 3.4. tabulā iekļautajos eksperimentos varētu būt skaidrojama ar aso konkurenci starp ģimenēm, kā rezultātā sākotnēji augšanā atpalikušo ģimeņu koki relatīvi biežāk nonākuši starpaudzē. Citu produktivitāti vai kvalitāti (tai skaitā zaru diametru) raksturojošo kritēriju korelācija ar koku skaitu ģimeņu vidējo vērtību līmenī nav konstatēta ($r^2<0.03$).

Atšķirības stādījumu raksturošanā izmantojot visu koku, valdaudzes koku vai parcelu summāros datus raksturo 3.5. tabula, kurā apkopoti rangu korelācijas koeficienti dažādām produktivitāti raksturojošām pazīmēm. Konstatēts, ka rangu korelācijas koeficienti dažādos stādījumos nozīmīgi neatšķiras, tādēļ tabulā apkopotas to vidējās vērtības.

Ģimeņu ranžējums pēc augstuma izmantojot visu koku vai tikai valdaudze koku datus sakrīt daļēji ($r=0.85$). Ranžējums pēc valdaudzes koku vērtībām nozīmīgi atšķiras no summāro rādītāju noteiktā (tātad atlasītās labākās ģimenes var nebūt vienas un tās pašas). Augstākā korelācija (0.78) konstatēta starp $tilp_sum_visi$ un $tilp$. Ģimeņu virknējumi pēc parcelu summārajiem rādītājiem (h_sum , d_sum , $tilp_sum$) savstarpēji cieši korelē (≥ 0.90), tātad nepieciešamības gadījumā summārie rādītāji ir aizstājami. Tāpat augsta korelācija (0.95-0.97) ir starp ranžējumiem pēc koku diametra un stumbra tilpuma. Zemākās korelācijas konstatētas starp ranžējumu pēc summārajiem un visu koku datiem, kas netieši norāda uz jau pieminēto saglabāšanās faktoru ietekmi. Kopumā

var secināt, ka atlasē kritērija izvēle nozīmīgi ietekmēs ģimeņu ranžējumu, tātad arī turpmākam selekcijas darbam un sēklu plantācijām atlasīto materiālu.

3.5. tabula

Rangu korelācijas koeficienti produktivitāti raksturojošām pazīmēm 21-36 gadus vecos parastās priedes iedzimtības pārbaužu stādījumos

Eksperimenti Nr.	Pazīme	h _visi	d _visi	tilp _visi	h	d	tilp	h_sum _visi	d_sum _visi
33, 34, 36, 37, 38, 39, 46, 234, 235, 351	d_visi	0.60							
	tilp_visi	0.74	0.96						
	h	0.85	0.55	0.63					
	d	0.68	0.66	0.81	0.79				
	tilp	0.71	0.65	0.84	0.82	0.97			
	h_sum	0.39	0.09	0.14	0.63	0.52	0.52		
	d_sum	0.41	0.24	0.27	0.64	0.62	0.62	0.97	
tilp_sum _visi	0.57	0.46	0.50	0.76	0.77	0.78	0.90	0.95	

Slīprakstā iezīmētās korelācijas būtiskas $\alpha=0.05$ līmenī; trekprakstā – būtiskas $\alpha=0.01$ līmenī

Precīzāku priekšstatu par atsevišķu pazīmju ģenētisko saistību, tātad atlasē pēc vienas pazīmes ietekmi uz citu pazīmju vērtībām nākamajā paaudzē, sniedz ģenētiskās korelācijas koeficienti (3.6. – 3.8. tabulas). Ņemot vērā ciešo korelāciju ģimeņu ranžējumam pēc caurmēra un stumbra tilpuma, ir pietiekami ģenētisko korelāciju vērtēt tikai vienai no šīm pazīmēm. Izvēlēts koku caurmērs kā tieši uzmērīta (nevis aprēķināta) pazīme.

Koku augstuma relatīvi (salīdzinot ar caurmēru) zemā ģenētiskā korelācija ar zaru diametru raksturojošajām pazīmēm ir saskaņā ar pētījumu rezultātiem Somijā (Velling, Tigerstedt, 1984, Haapanen, Pöykkö, 1993, Haapanen et al, 1997), kuros vērtēts resnākā zara līdz 2 m augstumam diametrs 8-24 gadus vecos iedzimtības pārbaužu stādījumos. Citos klimatiskajos apstākļos – Ziemeļzvidrijā – analizējot 34 gadus vecu priedes iedzimtības pārbaužu stādījumu Eriksson et al. (1987) konstatējuši, ka resnākā zara diametrs stumbra sekcijā no 1 līdz 2 m augstumā ir ciešāk saistīts ar koku augstumu nekā caurmēru. Tanī pat laikā vērtējot 61 parastās priedes audzi vecumā no 35 līdz 90 gadiem Somijā konstatēts, ka fenotipiskā korelācija starp koku augstumu un resnākā zara līdz 2 m augstumam diametru ir 0.07, taču starp caurmēru un zara diametru 0.44 (Uusvaara, 1985). Daļēji šo sakarību izskaidro atšķirības zaru mūža ilgumā: koku radiālais pieaugums ir cieši saistīts ar zaru ilgmūžību un koka statusu audzē (Krafta klasi). Tas nozīmē, ka kokiem ar lielāku radiālo pieaugumu (reizē ar to arī caurmēru) zari saglabājas dzīvi un pieaug diametrā ilgāku laiku (Mäkinen, 1999b).

Sakarība, ka koku augstumam negatīvā ģenētiskā korelācija ar relatīvo zara diametru (zdprocx un zdprocm) ir ciešāka nekā caurmēram var būt saistīta ar faktu, ka pieaugot koku augstumam intensīvāka paliek arī vanaga apakšējās daļas zaru noēnošana, reizē ar to samazinot zaru diametra pieaugumu un veicinot to ātrāku nokalšanu. Šo pieņēmumu apstiprina dati no kopšanas ciršu eksperimentiem, kur vidējais audzes augstums kopšanas laikā cieši negatīvi korelē ar zaru diametru summas/stumbra diametra attiecību stumbra apakšējā daļā (Ulvcrona et al., 2007). Sakarība, ka ātraudzība negatīvi saistīta ar zara diametra/stumbra caurmēra attiecību

apstiprinājusies arī citās valstīs vērtējot gan provenienču (Kohlstock, Schneck, 1994), gan ģimeņu (Haapanen, Pöykkö, 1993) līmenī.

3.6. tabula

Ģenētiskās korelācijas koeficienti produktivitāti un kvalitāti raksturojošo pazīmju vērtībām parastās priedes iedzimtības pārbaužu stādījumos 27-33 gadu vecumā

Eksperimenti Nr.	Pazīme	h	d	hzz
28, 30, 31, 32, 41	d	0.90 (0.03)		
	hzz	0.94 (0.02)	0.76 (0.07)	
	z1	0.53 (0.27)	0.49 (0.38)	0.37 (0.32)
	z2	0.41 (0.31)	0.85 (0.22)	0.04 (0.23)
	z3	0.33 (0.42)	0.79 (0.05)	-0.26 (0.17)
	zdvid	0.53 (0.28)	0.94 (0.15)	-0.12 (0.26)
	zdtop	0.48 (0.29)	0.90 (0.17)	0.13 (0.34)
	zdsun	0.47 (0.32)	0.30 (0.35)	-0.37 (0.16)
	zdprocx	-0.63 (0.05)	0.17 (0.43)	-0.72 (0.20)
	zdprocm	-0.67 (0.10)	-0.37 (0.33)	0.42 (0.60)
	zn	0.14 (0.45)	-0.16 (0.02)	0.01 (0.35)
	zv	-0.39 (0.44)	0.20 (0.16)	-0.74 (0.34)
	hd	0.11 (0.32)	-0.25 (0.65)	0.36 (0.46)

iekavās standartklūda

Koku augstuma pozitīvā ģenētiskā korelācija ar vairākumu zaru diametru raksturojošajām pazīmēm (zd, zd2, zd3, zdvid, zdtop) ir gandrīz 2 reizes vājāka nekā caurmēra korelācija ar šīm pazīmēm. Negatīvā ģenētiskā korelācija koku augstumam ar zaru resnuma novērtējumu ballēs un zaru skaitu mieturī 14-17 gadus vecajos stādījumos ir nedaudz ciešāka nekā caurmēram. Tāpat koku augstuma negatīvā ģenētiskā korelācija ar relatīvo zara diametru (zdprocx un zdprocm) ir ciešāka nekā caurmēra korelācija ar šīm pazīmēm.

3.7. tabula

Ģenētiskās korelācijas koeficienti produktivitāti un kvalitāti raksturojošo pazīmju vērtībām parastās priedes iedzimtības pārbaužu stādījumos 14-17 gadu vecumā

Eksperimenti Nr.	Pazīme	h	d	zb	zd
1217, 1218, 1111, 204A, 204B	d	0.77 (0.06)			
	zb	-0.46 (0.10)	-0.35 (0.17)		
	zd	0.20 (0.03)	0.45 (0.14)	0.77 (0.01)	
	zn*	-0.48 (0.28)	-0.38 (0.44)	-0.06 (0.40)	-0.27 (0.46)

iekavās standartklūda

* dati tikai no 1 eksperimenta

Stabilitātes koeficients (h/d attiecība) ir ciešāk saistīts ar koku augstumu nekā caurmēru, kas saskan ar rezultātiem citu valstu pētījumos (Velling, Tigerstedt, 1984, Eriksson et al., 1987). Andersson et al. (2006) salīdzina selekcionētus kokus (pluskoku kontrolētās krustošanas pēcnācējus), kur kā atlases kritērijs produktivitātes raksturošanai tiek izmantots koku augstums (Jansson, 2007) un neselekcionētu

materiālu (mežaudžu pēcnācējus) Ziemeļzvidrijā. Konstatēts, ka selekcionētie koki ir slaidāki – to stabilitātes koeficients par 5.5% augstāka nekā neselekcionētajiem. Ņemot vērā h/d attiecības zemo iedzīstamības koeficientu un augsto ģenētiskās korelācijas standartklūdu (kas pārsniedz korelācijas vērtību) analizētajos Latvijas priežu iedzīstības pārbaužu stādījumos, precīzi secinājumi par šīs pazīmes saistību ar produktivitāti raksturojošajām nevar tikt izdarīti.

Ģenētiskā korelācija starp koku augstumu un zaru skaitu 1.3 m augstumam tuvākajā mieturī ir zema un tās standartklūda pārsniedz korelācijas vērtību, tādēļ par saistību starp šīm pazīmēm balsoties uz analizēto datu materiālu secinājumus nevar izdarīt. Līdzīga situācija konstatēta 34 gadus vecā priedes iedzīstības pārbaužu stādījumā Zvidrijā (Eriksson et al., 1987). Jaunākajā (14-17 gadi) eksperimentu grupā konstatēta vidēja, negatīva ģenētiskā korelācija starp zaru skaitu mieturī un koku augstumu, caurmēru. Tas varētu būt saistīts ar jau minēto tendenci, ka straujāk augošiem kokiem vainaga apakšējā daļā zari ātrāk nonāk apēnojumā, atmirst, kā arī zaru vietas aizaug ātrāk. Tanī pat laikā Somijā konstatētā pozitīva ģenētiskā korelācija starp zaru skaitu mieturī un koku augstumu: $r_a=0.26-0.35$, kā arī starp zaru skaitu un koku caurmēru: $r_a=0.31-0.61$ (Haapanen, et al., 1997, Velling, Tigerstedt, 1984). Iespējams, ka lielāks zaru skaits mieturī, nodrošina iespējas augstākas koksnes krājas producēšanai, un, ņemot vērā Somijas eksperimentos izmantotos lielos stādīšanas attālumus, apakšējo koku zaru noēnošana un atmiršana sākusies vēlāk. Reizē ar to uzmērīšanas laikā produktīvākajām ģimenēm zaru skaits mieturī vēl bija lielāks. Ja atlase pēc koku augstuma un caurmēra ir ar vienādu ietekmi uz zaru skaitu mieturī, priekšroka dodama atlasei pēc augstuma, jo lieli augstuma pieaugumi nodrošina mazāku zaru skaitu uz stumbra metru, kas var būt svarīgi, piemēram, veidojot līmētos materiālus (Jāghagen, 1997).

Pirmā zaļā zara augstums ar koka kopējo augstumu korelē ciešāk nekā ar caurmēru. Tas norāda, ka straujāk (augstumā) augošās ģimenes ir ar garāku sauso zaru zonu jaunaudzēs vecumā. Ņemot vērā, ka:

- 1) stumbra bezzaru daļas garums ir viens no galvenajiem priedes kvalitāti (un vērtību) nosakošajiem parametriem (Sarmulis, 2007);
- 2) nepieciešams ļoti ilgs laiks no zara nokalšanas līdz tā nokrišanai un zara vietas aizaugšanai, turklāt perioda garums ir relatīvi neatkarīgs no audzes biezības (Mäkinen, 1999b, Pietilä, 1989);

ir nozīmīgi jaunaudzēs vecumā iegūt iespējami garu bezzaru vai nokaltušo zaru zonu, tādejādi palielinot varbūtību iegūt garāku bezzaru zonu pieaugušiem kokiem (cērtamā vecumā). Garš zaļais vainags nodrošina lielāku radiālo pieaugumu, reizē ar to ātrāku zaru vietu aizaugšanu (Mäkinen, Colin, 1999), tādēļ priekšroka atlases procesā dodama ģimenēm ar lielāku kopējo augstumu un pirmā zaļā zara augstumu, pat ja to zaļā vainaga garums aizņem relatīvi lielāku daļu no koku kopējā garuma.

Konstatēts, ka ģenētiskā korelācija starp zaļā vainaga garumu un augstumu līdz pirmajam zaļajam zaram ir ļoti vāja, tas nozīmē, ka iespējams atlasīt ģimenes ar garu vainagu un garu stumbra daļu līdz pirmajam zaļajam zaram. Šo abu pazīmju vienlaicīga uzlabošana nav iespējama ar mežkopības metodēm.

Samērā ciešā negatīvā ģenētiskā korelācija starp zaļā vainaga relatīvo garumu un zaru skaitu mieturī stumbra lejas daļā ($r_a = -0.62$) saskan ar iepriekš aprakstīto atziņu, ka garš zaļais vainags veicina atmirušo zaru vietu aizaugšanas procesu.

Ģenētiskā korelācija starp zaru resnumu raksturojošo pazīmju (zd1, zd2, zd3, zdvid, zdtop, zdsum, zdprocx, zdprocn) ir cieša ($r_a=0.71-0.99$). Līdzīga tendence konstatēta stādījumos Zvidrijā, kur ģenētiskās korelācijas starp vidējo zara diametru, resnākā zara diametru un zaru diametru summu ir no 0.68 līdz 0.98 (Eriksson et al, 1987).

**Ģenētiskās korelācijas starp kvalitāti raksturojošo pazīmju vērtībām parastās
priedes iedzīmības pārbaužu stādījumos 27-33 gada vecumā**

Eksperimenti Nr.	Pazīme	z1	z2	z3
28, 30, 31, 32, 41	z2	0.98 (0.01)		
	z3	0.88 (0.01)	0.98 (0.01)	
	zdvid	0.97 (0.02)	0.96 (0.00)	0.91 (0.02)
	zdsum	0.71 (0.13)	0.97 (0.05)	0.95 (0.01)
	zdprocx	0.94 (0.10)	0.89 (0.19)	0.80 (0.20)
	zdprocm	0.64 (0.31)	0.89 (0.17)	0.62 (0.51)
	zn	-0.35 (0.24)	-0.24 (0.34)	0.16 (0.00)

Iekavās standartklūda

Resnākā zara diametra ģenētiskā korelācija ar citām zaru resnumu raksturojošajām pazīmēm, izņemot vidējā zara diametra/stumbra caurmēra attiecību, ir augsta. Resnākā zara diametrs vidēji cieši, negatīvi korelē ar zaru skaitu mieturī; šo pazīmju ģenētiskā korelācija ir tuva nullei: $r_a = -0.04$ Eriksson et al. (1987) pētījumā un vidēji cieša, pozitīva: $r_a = 0.32$ Velling un Tigerstedt (1984) pētījumā. Atšķirības, visticamāk, saistītas ar jau minēto faktu, ka pieaugot analizēto koku vecumam zaru skaits mieturī stumbra lejasdaļā pēc būtības raksturo nevis izveidojušos zaru daudzumu, bet zaru nokalšanas un zaru rētu aizaugšanas procesa ātrumu.

Vērtējot iekšējo zarojuma struktūru cērtama vecuma priedēm Zviedrijā konstatēts, ka mietura resnākā zara diametrs un zaru diametru summa mieturī pieaug koka resgaļa pirmajos 2-3 m. Tālākajā stumbra sekcijā uz augšu no šī līmeņa līdz augstumam, kas vienāds ar pusi no virsaugstuma bonitātes mīnus 1 vai līdz zaļā vainaga sākumam, ja tas ir zemāk, resnākā zara mieturī diametra izmaiņas ir nelielas (Björklund, 1997). Tāpat Somijā veiktu pētījumu rezultāti liecina, ka proporcionāli lielāka daļa no kopējās biomasas tiek novirzīta tieši zaru augšanai audzes vainagu saslēgšanās fāzē (Vanninen, 2004), reizē ar to atbilstošajā augstumā veidojas resnāki zari. Tas liecina, ka resnākā zara līdz 2 m augstumam diametrs var tikt izmantots kā indikators zaru resnuma raksturošanai koka resgaļa daļā. Priežu audzēs Somijā konstatēta cieša korelācija resgaļa daļas (pirmo 2 m) un visa koka resnākā zara diametriem: $r = 0.73$ (Uusvaara, 1985). Vērtējot šo secinājumu kontekstā ar 14-17 gadus vecajos Latvijas priežu stādījumos konstatēto ciešo ģenētisko korelāciju ($r_a = 0.77$) visa koka zaru resnuma novērtējumam 9 ballu skalā un resnākā zara līdz 2 m augstumam diametram, var secināt, ka resnākā zara līdz 2 m augstumam diametru iespējams izmantot kā indikatoru kopējā koka zaru resnuma raksturošanai. Tanī pat laikā Agestam et al. (1998) norāda uz zemu korelāciju starp resnākā zara diametriem dažādos mieturos sauso zaru zonā un Ulvcrona et al. (2007) konstatē, ka zara diametrs ir atkarīgs no kopējās zaļā vainaga attīstības, piemēram, noteiktos apstākļos zemākie zaļie zari var ilgstoši saglabāties dzīvi pat neveidojot gadskārtas (Mäkinen, 1999a). Tas liecina, zaru resnuma raksturošanai atsevišķos gadījumos lietderīgi papildināt resnākā zara līdz 2 m augstumam mērījumu ar kopējo zaru resnuma novērtējumu ballēs.

Ģenētiskās korelācijas koeficientus izmanto aprēķinot atlases pēc noteiktas pazīmes ietekmi uz citu (saistīto) pazīmju vērtībām. 3.9. tabulā apkopoti dati par selekcijas efektu atlasī veicot pēc valdaudzdes koku augstuma un caurmēra.

Selekcijas efekts (ģenētiskais ieguvums) ir prognozētais selekcijas darba gala rezultāts – pazīmes izmaiņu apjomu nākamajā paaudzē. Šī rādītāja vērtība, kas aprēķināta tieši norāda uz maksimālo iespējamo pazīmes vērtības izmaiņu selekcijas

populācijā pie dotās atlasē intensitātes, veicot atlasi tikai pēc dotās pazīmes. Gadījumos, kad izvēlētās pazīmes iedzīstamības koeficients ir zems, bet tās ģenētiskā korelācija ar citu pazīmi (ar augstu iedzīstamības koeficientu) ir cieša, atlasē pēc citas pazīmes var sniegt augstāku selekcijas efektu nekā tieša atlasē.

3.9. tabula

Selekcijas efekts no atlasē ar 10% intensitāti Latvijas parastās priedes iedzīstības pārbaužu stādījumos

Eksperimenti Nr.	Pazīme	Selekcijas efekts (%) atlasot		
		tieši**	pēc h	pēc d
33, 34, 39, 46, 234, 235	h	13.8	13.8	11.9
	d	11.5	12.5	11.5
	tilp	25.1	26.4	24.3
	zd	8.4	6.6	7.2
	zdprocx	12.4	-13.0	-1.9
	zb*	12.5	-11.8	-2.2
	sb*	9.4	-8.7	-10.4
28, 30, 31, 32, 41	h	9.6	9.6	6.4
	d	8.5	10.3	8.5
	tilp	24.0	24.1	5.0
	hzz	7.0	8.9	5.3
	z1	12.4	8.2	5.6
	z2	12.4	6.6	10.1
	z3	10.2	4.9	8.7
	zdvid	11.2	7.8	10.3
	zdtop	12.4	7.6	10.6
	zdsun	11.1	7.6	3.6
	zdprocx	9.0	-7.9	1.6
	zdprocm	6.5	-7.1	-2.9
	zn	5.2	1.1	-1.0
	zv	3.2	-2.4	0.9
hd	4.3	0.8	-1.3	
1217, 1218, 1111, 204A, 204B	h	9.4	9.4	5.8
	d	10.8	10.4	10.8
	zb*	22.0	-11.5	-7.0
	zd	10.4	2.9	5.1
	zn	8.7	-5.5	-3.5
	sb*	17.0	3.3	4.7

*selekcijas efekta vērtības ballēs vērtētām pazīmēm uzskatāmas par aptuvenām

**tieši – atlasē veic tikai pēc attiecīgās pazīmes

Selekcijas efekta vērtības koku augstumam ir nedaudz mazāka nekā caurmēram 14-17 gadus veco eksperimentu grupā (attiecīgi 10.8 un 9.4%), kur zema koku savstarpējās konkurence un reizē ar to relatīvi augstāks caurmēra iedzīstamības koeficients. Vecākos eksperimentos situācija ir pretēja. Kopējo selekcijas darba ietekmi uz audzes produktivitāti raksturo stumbra tilpuma selekcijas efekts: 22.0-25.1%. Tas saskan ar vidējo valdaudzes koku krājas selekcijas starpību atlasītajām ģimenēm un kontrolei (mežaudžu pēcnācējiem) eksperimentos Nr. 33, 36, 37, 38, 39, 46, 235, 351. Līdzīgas

starpības starp atlasīto pluskoku un mežaudžu pēcnācējiem konstatētas 27 gadus vecos eksperimentos Ziemeļzviedrijā: augstumam 9.2 %, caurmēram 5.4 % un stumbra tilpumam 18.9 % (Andersson et al., 2006). Savukārt 30 gadus vecos iedzimtības pābaužu stādījumos Dienvidzviedrijā, labākos klonus atlasot ar intensitāti 25%, konstatētā selekcijs starpība krājai ir 25% (Jansson, 2007).

Saskaņā ar pieejamo informāciju, selekcijas efekta vērtības zarojumu raksturojošajiem parametriem priekš Baltijas jūras reģionā iepriekš nav publicētas, lai gan ir publicēti dati par iedzimstamības koeficientu un aditīvās ģenētiskās mainības variācijas koeficientu (skat. nodaļas sākumu), taču ne par ģimeņu vidējo vērtību fenotipiskās variācijas koeficientu. Selekcijas efekts zaru resnumu raksturojošajām pazīmēm (zd, zd1, zd2, zd3, zdvid, zdtop, zdsum) svārstās no 8.4 līdz 12.4% (vidēji 11.1%), kas ir līdzīgi kā koku augstumam un caurmēram. Procentuālās zara diametra/stumbra caurmēra attiecības un augstuma līdz pirmajam zaļajam zaram selekcijas efekts ir zemāks nekā zaru diametru raksturojošajām pazīmēm, taču augstāks nekā zaru skaitam mieturī, augstuma/caurmēra attiecībai un zaļā vainaga procentuālajam garumam no kopējā koka garuma.

Atlase pēc koku augstuma nodrošina līdzīgu vai pat augstāku selekcijas efektu koku caurmēram un stumbra tilpumam kā atlase pēc caurmēra. Atšķirības ir īpaši nozīmīgas 27-33 gadus veco eksperimentu grupā, kur atlase pēc caurmēra nodrošina tikai 5% selekcijas efektu stumbra tilpumam, bet atlase pēc augstuma 24.1%. Tanī pat laikā atlase pēc caurmēra samazina koku augstuma selekcijas efektu salīdzinot ar tiešo atlasīto pēc augstuma.

Atlase pēc koku augstuma saistīta ar mazāku zara diametra palielinājumu nekā atlase pēc koku caurmēra (attiecīgi vidēji 6.5 un 7.7%), izņemot resnākā zara diametru 1.3 m augstumam tuvākajā mieturī. Tāpat atlase pēc koku augstuma nodrošina nozīmīgu (10.5%) resnākā zara diametra/stumbra caurmēra attiecības samazinājumu, par 8.9% augstāku pirmo zaļo zaru un par 11.7% zemāku vispārējo zaru resnumu (ballēs), kas ir nozīmīgi priekšnoteikumi sekmīgam dabiskās atzarošanās procesam. Minētos atzarošanās indikatorus atlase pēc caurmēra ietekmē maz. Stumbra taisnumu atlase pēc caurmēra vai augstuma ietekmē līdzīgi: 14-17 gadus vecajos stādījumos no selekcijas viedokļa negatīvi, 21-36 gadus vecajos – pozitīvi (samazinot vidējo novērtējumu atlasītajām ģimenēm salīdzinājumā ar visu selekcijas populāciju). Var secināt, ka atlase pēc koku augstuma nodrošina maksimālo selekcijas efektu produktivitātes parametriem (h, d, tilp), kā arī atsevišķu zarojuma kvalitātes parametru (dzprocx, zdprocm, hzz, zb) uzlabojumu, vienlaikus palielinās arī zaru resnums stumbra lejas daļā, taču ne tik lielā mērā kā veicot atlasīto pēc caurmēra. Tādēļ kā galveno atlases kritēriju rekomendējams izmantot koku augstumu. Lai nodrošinātu zaru diametra stumbra lejas daļā vērtības samazinājumu kā papildus kritēriju rekomendējams izmantot resnākā zara līdz 2 m augstumam diametru.

Nodaļas kopsavilkums

1. Iedzimstamības koeficienta vidējā vērtība valdaudzes koku caurmēram (0.18) un stumbra tilpumam (0.21) ir tāda pati kā pirmā zaļā zara augstumam (0.20), ir zemāka nekā saglabājušos koku skaitam (0.24), nedaudz pārsniedz zaru diametru un resnākā zara diametra/stumbra caurmēra attiecību raksturojošo pazīmju vidējo iedzimstamības koeficienta vērtību (0.16). Valdaudzes koku augstumam ir augstākā iedzimstamības koeficienta vērtība (0.43), zaru skaitam mieturī 14-17 gadus vecos stādījumos iedzimstamības koeficients ir aptuveni 2 reizes lielāks nekā 21-36 gadus vecos, kur jau sākušies dabiskās atzarošanās procesi (attiecīgi 0.18 un 0.07).

2. Ģimeņu vidējo vērtību iedzīstamības koeficients vidēji 1.6 reizes augstāks nekā iedzīstamības koeficients, kas atspoguļo papildus ieguvumu no pēcnācēju pārbaužu izmantošanas. Īpaši izteikta šī starpība ir koku kvalitāti raksturojošām pazīmēm.

3. Izmantojot visu koku datus iedzīstamības koeficienta vērtības produktivitāti raksturojošajām pazīmēm vidēji 2 reizes zemākas nekā izmantojot tikai valdaudzēs koku datus.

4. Aditīvās ģenētiskās mainības variācijas koeficients augstākais ir stumbra tilpumam (23.2%), taču zaru resnumu, atzarošanās intensitāti un stumbra taisnumu raksturojošajām pazīmēm (attiecīgi vidēji 11.4%, 9.8%, 13.3%) tas ir augstāks nekā koku augstumam un caurmēram (9.1), norādot uz ievērojamu selekcijas darba potenciālu koku kvalitātes paaugstināšanā.

5. Koku skaits ģimenē 21-36 gadu vecumā cieši saistīts ar saglabāšanos pirmajos gados pēc iestādīšanas, kuru var ietekmēt daudzi ne-ģenētiski noteikti faktori. Tādēļ, ja ieaugšanās atšķirību cēloņi nav zināmi vai tie nav saistīti ar selekcijas mērķiem (piemēram, paaugstināt rezistences pret noteikta faktora ietekmi), kā galveno atlases kritēriju jāizvēlas ar saglabāšanos iespējami nesaistītu pazīmi.

6. Koku augstumam ģenētiskā korelācija ar zaru resnumu raksturojošajām pazīmēm ir zemāka nekā caurmēram (attiecīgi 0.46 un 0.71), turpretī korelācija ar pirmā zaļā zara augstumu ciešāka (attiecīgi 0.94 un 0.76). Tāpat koku augstumam raksturīga cieša negatīva ģenētiskā korelācija ar zara diametra/stumbra caurmēra attiecību (-0.65), kas liecina, ka atlase pēc šīs pazīmes vienlaikus nodrošinās arī koku zarojuma kvalitātes paaugstināšanu.

7. Atlase pēc koku augstuma nodrošina maksimālo selekcijas efektu produktivitātes parametriem, kā arī atsevišķu zarojuma kvalitātes parametru (zara diametra/stumbra caurmēra attiecības, augstuma līdz pirmajam zaļajam zaram) uzlabojumu. Šo pazīmi rekomendējams izmantot kā galveno labāko ģimeņu atlasei. Lai nodrošinātu zaru diametra stumbra lejas daļā vērtības samazinājumu, ir nepieciešami un pietiekami kā papildus atlases kritēriju izmantot resnākā zara līdz 2 m augstumam diametru. Tāpat nepieciešams izslēgt no turpmākā selekcijas darba kokus ar līkumainiem stumbriem.

3.2. Genotipa-vides mijiedarbība

Priede tiek uzskatīta par mērķa sugu 15 meža tipos, tajā skaitā 10 no tiem tiek veikta priedes stādīšana (Bušs, 1976). Tanī pat laikā lielākā daļa (73%) no iedzīstības pārbaužu stādījumiem, kas vecāki par 5 gadiem, izvietoti tikai 3 meža tipos sausās minerālaugsnēs (Sl, Mr, Ln). Tam par iemeslu ir vairāki praktiski apsvērumi: vieglāk atrast pietiekami lielu kailcirtes platību, mazākas stādījuma kopšanas izmaksas un zemāks risks kopšanas laikā nejauši bojāt kociņus. Pamatojoties uz šo pēcnācēju pārbaužu rezultātiem mātes koki tiek izvēlēti sēklu plantāciju ierīkošanai, no tām iegūto materiālu izmanto stādu audzēšanai visām priedei piemērotajām platībām.

Koku kvalitāti un produktivitāti raksturo kvantitatīvās (liela skaita gēnu kompleksas ietekmes noteiktas) pazīmes. Iespējams, ka vienu un to pašu produktivitātes līmeni (ko raksturo, piemēram, koku augstums konstantā vecumā) atšķirīgos augsnes apstākļos nodrošina dažādu gēnu iedarbība. Tādēļ nepieciešams noskaidrot, vai atsevišķos meža tipos atlasītās labākās ģimenes būs piemērotākās meža atjaunošanai arī citos apstākļos.

Dažādu genotipu kokiem raksturīga atšķirīga fenotipsikā plasticitāte, to fenotipu izmaiņas reaģējot uz pārmaiņām vides apstākļos ir atšķirīgas (Via, Lande, 1995). Ir problemātiski un reizēm pat neiespējami meža apstākļos noteikt tieši kura parametra

izmaiņas izraisījušas atšķirības ģimeņu ranžējumā starp 2 eksperimentiem. Piemēram, viena genotipa vidējais augstums silā salīdzinot ar damaksni var būt mazāks tādēļ, ka tas ir neizturīgāks pret mitruma deficītu (Cregg, Zhang, 2001), cita – barības vielu trūkuma dēļ, trešā – tādēļ, ka tam ir ģenētiski noteikta atšķirīga reakcija un kopējās koksnes biomasas novirzīšanu virszemes vai sakņu augšanai dažādos koku savstarpējās konkurences apstākļos (Oleksyn et al., 1999, Vanninen, 2004). Novērtēšanu vēl vairāk sarežģī dažādu apstākļu kompleksa ietekme (Simms, 2000). Tāpat nav pamata uzskatīt, ka genotipa reakcija uz noteikta faktora lineārām izmaiņām (piemēram, slāpekļa satura augsnē samazināšanos) būs lineāra (Simms, 2000). Tādēļ šķietami vienkāršākais risinājums būtu katram meža tipam vai atsevišķai to grupai veikt selekcijas darbu atsevišķi, ierīkot pēcnācēju pārbaudes atbilstošos apstākļos un veidot atsevišķas sēklu plantācijas. Šī ideja Latvijā tikusi iedzīvināta 20. gs. 70-tajos gados, ierīkojot atsevišķu sēklu plantāciju silam un nosusinātām kūdras augsnēm. Taču izrādījās, ka veikt sēklu materiāla dalītu ievākšanu, stādu audzēšanu un garantēt, ka stādi nonāk tiem paredzētajos augšanas apstākļos ir dārgi; tāpat ekonomiski neefektīvi būtu veidot lielu skaitu nelielu selekcijas grupu un katrai no tām ierīkot atsevišķus iedzimtības pārbažu stādījumus.

Ideālā gadījumā iedzimtības pārbažu stādījumus būtu nepieciešams ierīkot visos apstākļos, kādos plānota materiāla izmantošana. Taču arī tas ekonomiski nav iespējams, jo atšķirīgi ir gan klimatiskie, gan augsnes apstākļi. Turklāt augsnes apstākļu atšķirības konstatējamās pat nelielas teritorijas (un viena meža tipa) ietvaros, par ko liecina, piemēram, statistiski būtiska atkārtojuma (stādījuma vietas ietvaros) ietekme uz koku augstumu (Jansons et al., 2006, Matheson, Coterrill, 1990), kā arī pētījumu rezultāti par priedes zaru diametru ietekmējošajiem faktoriem (Turkia, Kellomäki, 1987). Var teikt, ka ne 2 stādīšanas vietas, ne 2 stādīšanas gadi nav perfekti vienādi (Matheson, Coterrill, 1990, Pederick, 1990, Turkia, Kellomäki, 1987). Tādēļ, atšķirībā no lauksaimniecības augu selekcijas, nav iespējams izmantot genotipa-vides mijiedarbības selekcijas efekta paaugstināšanai, bet ir jāatlasa genotipi ar augstu adaptācijas spēju dažādiem apstākļiem un vienlaikus augstiem produktivitātes un kvalitātes rādītājiem (Matheson, Coterrill, 1990). Svarīgi noskaidrot, cik vietās nepieciešams ierīkot iedzimtības pārbažu stādījumus, lai šādu materiālu atlasītu. Ņemot vērā, ka lielākā daļa Latvijas priežu ģimeņu izmantotas tikai vienā (24%) vai divos (47%) iedzimtības pārbažu stādījumos (atšķirīgos ekoloģiskajos fonos), svarīgi novērtēt, kā genotipa-vides mijiedarbība ietekmē iegūto ģenētisko parametru vērtības un to precizitāti.

Genotipu adaptācijas spējas dažādiem vides apstākļiem vērtētas galvenokārt provenienču eksperimentos: gan starptautiskos (Giertych, 1991), gan vienas valsts ietvaros (Sabor, 1994, Baumanis et al., 2001). Analīzē iekļauta gan klimatisko (Stāhl, 1988), gan augsnes (Pedersen, 1994, Pliūra, Gabrilavičius, 1994) apstākļu ietekme. Tāpat ģimeņu līmenī genotipa-vides mijiedarbība ir plaši pētīta gan parastajai priedei (Lindgren, 1984, Haapanen, 1996, Zhelev et al., 2003), gan citām *Pinus* sugām (McKeand et al., 1997, Zas et al., 2004, Wu, Matheson, 2005), taču šādi pētījumi Latvijā iepriekš nav izdarīti. Zarojumu raksturojošo parametru vērtības minētajos pētījumos novērtētas ballēs, taču iepriekš nav publicēti dati par genotipa-vides mijiedarbības ietekmi uz kvantitatīvi vērtētiem (uzmērītiem) zarojumu raksturojošiem parametriem, kas ir nozīmīgi veicot kvalitatīvāko ģimeņu atlasī.

Analizējot 35 priedes pluskoku brīvapputes pēcnācēju ģimenes iedzimtības pārbažu stādījumos Nr. 34 un 234, konstatēts, ka stādījuma vieta, gan ģimene (genotips) statistiski būtiski ($\alpha < 0.001$) ietekmē koku augstumu, caurmēru un resnākā zara līdz 2 m augstumam diametru. Ietekme konstatēta gan 6 gadu vecumā (zara diametrs nav vērtēts), gan 34 gadu (32 gadus pēc stādīšanas) vecumā. Līdzīgi Pliūra un Gabrilavičius (1994), vērtējot Lietuvas priežu populāciju salīdzinošos stādījumus 10

gadu vecumā konstatē, ka gan ģenētiskā (populācijas), gan stādījuma vietas ietekme uz koku augstumu un caurmēru ir būtiska ($\alpha < 0.001$); būtiska ir arī abu faktoru mijiedarbība. Genotipa-vides mijiedarbības būtisko ietekmi uz rezultātiem parastās priedes iedzimtības pārbaužu stādījumos Zviedrijā atzīmē arī Gullber un Vegerfors (1987). Juodvalkis (1994) secina, ka 60-70% no kopējās augstuma pieauguma dispersijas izskaidro ģenētiskās īpašības, pārējo – ekoloģiskie un cenotiskie faktori. Stādījuma vietas būtiskā ietekme uz zaru resnumu saskan ar rezultātiem Zviedrijā (Tegelmark, 1999) un Somijā (Mäkinen, 1996). Eksperimentos Nr. 34 un 234 konstatēto relatīvi zemo ģimeņu (ģenētiskā efekta) ietekmes īpatsvaru (aprēķināts saskaņā ar Liepa, 1974) koku caurmēram un zaru diametram var izskaidrot ar nevienmērīgas saglabāšanās (tātad, dažādas augšanas telpas) ietekmi (Mäkinen, 1996, Nummi, 1999).

Atlasot 20% (6 no 35) produktīvākās ģimenes tikai 2 no tā bija starp labākajām gan eksperimentā Nr. 34, gan eksperimentā Nr. 234. Taču abus eksperimentus kopā vērtējot pēc Tukey testa rezultātiem iespējams atlasīt ģimenes, kuru vidējais augstums un caurmērs ir būtiski ($\alpha = 0,05$) lielāks nekā citām. Genotipa-vides mijiedarbības nozīmīgu ietekmi uz ranžējumu (zemu rangu korelāciju starp stādījuma vietām) konstatējuši arī Pliūra un Gabrilavičius (1994) populāciju pārbaužu stādījumos atšķirīgos Lietuvas reģionos. Tāpat Pedersen (1994) apkopojot starptautisko eksperimentu rezultātus Dānijā secina, ka ļoti reti sastopamas proveniences, kuras ir starp labākajām visās stādīšanas vietās.

Eksperimentu Nr. 34 un 234 analīze liecina par potenciāli nozīmīgu genotipa-vides mijiedarbības ietekmi uz rezultātiem iedzimtības pārbaužu stādījumos. Šīs ietekmes detālai analīzei izmantoti kopumā 10 eksperimentu pāri, kā arī viens 80 koku brīvapputes pēcnācēju ģimeņu stādījums 3 vietās (Nr. 30, 31 un 32). Analīzes rezultāti ģenētisko korelāciju raksturojošajiem parametriem apkopoti 3. 10. tabulā.

3.10. tabula

Genotipa-vides mijiedarbības indikatori 14-36 gadus vecos parastās priedes iedzimtības pārbaužu stādījumos

Eksperimenti Nr.	Dati	Pazīme	Korelācijas koeficienti			Selekcijas efekta samazinājums, % *
			fenotipiskā	selekcijas vērtību	ģenētiskā (r_b)	
28, 29, 34, 36, 38, 39, 41, 234, 235	visi koki	h	0.32	0.40	0.85	49
		d	0.07	0.24	0.26	80
		tilp	0.10	0.27	0.57	76
		zd	0.13	0.14	0.47	78
		zdprocx	0.20	0.33	0.57	88
	valdaudze	h	0.40	0.42	0.76	30
		d	0.15	0.22	0.43	61
		tilp	0.22	0.32	0.38	61
		zd	0.17	0.17	0.55	75
		zdprocx	0.25	0.27	0.82	65

3.10. tabulas turpinājums

Eksperimenti Nr.	Dati	Pazīme	Korelācijas koeficienti			Selekcijas efekta samazinājums, % *
			fenotipiskā	selekcijas vērtību	ģenētiskā (r_b)	
30, 31, 32	valdaudze	h	0.40	0.43	0.89	19
		d	0.12	0.26	0.86	43
		tilp	0.14	0.29	0.67	N
		hzz	0.25	0.26	N	27
		z1	0.18	0.20	0.56	50
		z2	0.14	0.18	0.60	N
		z3	0.12	0.15	0.61	N
		zdvid	0.11	0.15	0.46	59
		zdtop	0.15	0.16	0.46	55
		zdsun	0.11	0.12	0.45	62
		zdprocx	0.20	0.24	N	56
		zdprocm	0.16	0.21	N	57
		zn	0.13	0.19	0.84	57
		zv	0.10	0.14	0.81	65
1111, 1217, 1218, 204A, 204B	visi koki	h	-	-	-	26
		d	-	-	-	36
		zd	-	-	-	N
		zn	-	-	-	N
	valdaudze	h	-	-	0.80	21
		d	-	-	0.63	34
		zd	-	-	N	24
		zn	-	-	N	59

fenotipiskā korelācija – ģimeņu vidējo vērtību korelācija;

* selekcijas efekta samazinājums, %, izmantojot tikai 3 (eksperimentiem Nr. 30, 31, 32) vai 2 (pārējiem eksperimentiem) stādījuma vietas salīdzinājumā ar bezgalīgi daudzu eksperimenta vietu izmantošanu, aprēķināts saskaņā ar Xie (2003);

N – parametrs nav aprēķināms;

„-” – parametrs nav aprēķināts;

tabulas sastādīšanai izmantotie eksperimentu pāri ar vismaz 25 kopīgām ģimenēm (kopīgo, analizē ietverto, ģimeņu skaits norādīts iekavās): Nr. 34-234 (30), Nr. 36-39 (27), Nr. 38-39 (27), Nr. 41-235 (34), Nr. 1217-1218 (36), Nr. 1111-204A (37), Nr. 1111-204B (37), Nr. 204A-204B (37), Nr. 39-235 (48), Nr. 28-29 (234).

Korelācijas starp ģimeņu selekcijas vērtībām ir augstāka nekā starp ģimeņu vidējām vērtībām, īpaši, ja analizē izmantoti visu koku dati. Tas liecina par nevienmērīgiem augšanas apstākļiem eksperimenta ietvaros un atšķirīgu atsevišķi ģimeņu pārstāvniecību dažādajos apstākļos. Aprēķinot selekcijas vērtības ar BLUP metodikas palīdzību iespējams samazināt eksperimenta vides apstākļu nevienmērības ietekmi uz ģimeņu novērtējumu (ranžējumu). Redzams, ka valdaudzes kokiem, kurus eksperimenta apstākļu atšķirības ietekmējušas mazāk, starpība starp ģimeņu vidējo vērtību un selekcijas vērtību korelācijām ir neliela (vidēji 27%, vērtējot pēc visu koku datiem vidēji 65%).

Analizējot 40 parastās priedes brīvapputes pēcnācēju iedzimtības pārbaužu eksperimentu pārus Somijā Haapanen (1996) konstatēji, ka selekcijas vērtību korelācija koku augstumam ir vidēji 0.30 un atsevišķos gadījumos svārstās no 0.02 līdz 0.73. Līdzīgi Karlsson un Högberg (1998), analizējot iedzimtības pārbaužu stādījumus eglei Zviedrijas dienvidu daļā, konstatējuši selekcijas vērtību korelāciju augstumam 0.37-

0.61, caurmēram 0.36-0.58. Augstākas korelācijas nekā Latvijas eksperimentos konstatētas zaru resnumam (0.58-0.62) un zaru skaitam mieturī (0.51-0.54), taču jāņem vērā, ka Karlsson un Högberg (1998) šos parametrus novērtējuši ballēs nevis uzņēmot. Balsoties uz koku augstumu selekcijas vērtību korelāciju starp eksperimentu vietām gan Somijā, gan Zviedrijā rekomendēts vērtēto teritoriju izmantot kā vienu selekcijas zonu. Atsevišķas selekcijas zonas parasti rekomendējams izdalīt balsoties uz klimatisko apstākļu atšķirībā, kas saistītas ar (ģenētiski noteiktu) adaptāciju noteiktam sezonālajam ritmam un sala izturībai (Hurme, 1997, Leinonen, 1996). Klimatisko faktoru noteiktos reģionus var sadalīt mazākos saskaņā ar augsnes apstākļiem, taču to lietderīgi darīt tikai tad, ja augsne katras šādas reģiona daļas ietvaros atšķiras mazāk nekā starp daļām (Pederick, 1990).

Atsevišķas selekcijas zonas var izdalīt arī pamatojot to ar datiem par ģenētiskās korelācijas vērtībām starp dažādām stādījuma vietām. B-tipa ģenētiskā korelācija atspoguļo sagaidāmā ģenētiskā ieguvumu samazinājumu, ja atlase tiek veikta vienā eksperimentā, bet rezultāti izmantoti meža atjaunošanā otram eksperimentam atbilstošos apstākļos. Tās precizitāte ne vienmēr ir augsta un atsevišķos gadījumos vērtības pārsniedz 1 (Burdon, 1977, Haapanen, 1996, Stener, Jansson, 2005). Ģenētiskās korelācijas vērtības valdaudzes koku augstumam (0.80-0.89) ir augstas un norāda uz nelielu ģenētiskā ieguvuma samazinājumu atlasī veicot vienā eksperimentā, bet rezultātus izmantojot citam eksperimentam atbilstošos apstākļos. Līdzīgi rezultāti konstatēti Somijā 10 gadus vecos iedzīmtības pārbaužu stādījumos, kur $r_b=0.61$, standartnovirze 0.39 (Haapanen, 1996) un Dienvidzviedrijā 12 un 16 gadus vecos stādījumos, kur koku augstumam un caurmēram ģenētiskā korelācija starp eksperimentiem ir no 0.38 līdz 0.97 (Zhelev et al., 2003). Aptuveni tāda pat r_b vērtības konstatētas arī duglāzijai: no 0.42 līdz 0.84, vidēji 0.70 (Johnson, 1997).

B-tipa ģenētiskā korelācijas vērtības caurmēram (0.26-0.86) ir ievērojami zemākas nekā augstumam. Tas varētu būt saistīts ar zemu ģenētiskās ietekmes daļu kopējā caurmēra variācijā (3.1. nodaļa) – arī Johnson (1997) un Haapanen (1996) konstatējuši augstākas r_b vērtības starp stādījumiem, kur analizētajai pazīmei ir augsts iedzīmtības koeficients. Jo zemāks ir iedzīmtības koeficients, jo vairāk ģimeņu vidējās vērtības dotajai pazīmei ietekmē nejauši, ne-ģenētiski faktori, tādejādi samazinās varbūtības iegūt augstu korelāciju starp stādījumu vietām. Zema ieaugšanās atsevišķos eksperimentos koku caurmēru var ietekmēt līdzīgi kā atšķirīgs stādīšanas biežums vai dažāda agro kopšanas ciršu intensitāte. Konstatēts, ka šie mežsaimnieciskie pasākumi dažādu genotipu kokus ietekmē atšķirīgi: eksistē genotipa-stādījuma biežuma mijiedarbība (Persson, 1994, Roth et al., 2007). Stādījumos ar lielāku atkārtojumu skaitu (eksperimenti Nr. 30, 31, 32, kā arī 14-17 gadus veco stādījumu grupa) lielākā daļa ģimeņu atrodas eksperimenta daļās ar dažādu saglabāšanos, tādēļ šī faktora ietekme nav tik izteikta un r_b vērtības koku caurmēram augstākas. Konstatētie fakti liecina, ka tikai ar kvalitatīvu eksperimentu rezultātiem pamatotas r_b vērtības ir izmantojamas lēmuma pieņemšanai par nepieciešamo eksperimentu skaitu vai atsevišķu selekcijas reģionu izdalīšanu.

Zaru resnumam konstatētās B-tipa ģenētiskās korelācijas vērtības ir 0.47-0.61, turklāt tās ir zemākas gadījumos, kad analizē izmantoti visu koku dati. Lielākā starpība starp visu koku un tikai valdaudzes koku izmantošanu konstatētā resnāka zara diametra/stumbra caurmēra attiecībai: r_b attiecīgi 0.57 un 0.82. Tas, iespējams, saistīts ar jau analizēto saglabāšanās nevienmērīguma ietekmi uz koku caurmēru. Citām zaru resnumu raksturojošajām pazīmēm r_b ir 0.45-0.46. Tas saskan ar ballēs novērtētu zaru resnumu r_b vērtībām bērzam un eglei Dienvidzviedrijā (Stener, Jansson, 2005, Karlsson, Högberg, 1998), kā arī *Pinus radiata* stādījumos $r_b=0.30-0.50$ (Johnson, Burdon, 1990). Kopumā austāko rangu korelāciju no kvalitātes pazīmēm dažādos augšanas apstākļos

uzrāda stumbra taisnums ($r_b=0.83$), no kā var spriest, ka šo pazīmi vides apstākļi ietekmē mazāk nekā zaru resnumu raksturojošās.

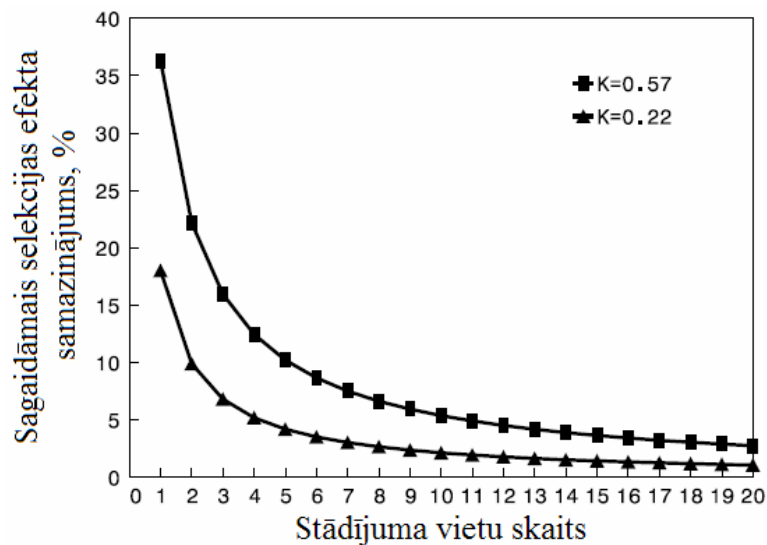
B-tipa ģenētiskās korelācijas datus selekcijas zonu izdalīšanai izmantojuši, piemēram, Xie (2003) un Wu, Matheson (2005). Tanī pat laikā Zas et al. (2004) atzīmē, ka, neskatoties uz zemajām korelācijām starp eksperimentu vietām (koku augstumam $r_b=0.13-0.44$) nav pamata izdalīt atsevišķas selekcijas zonas, jo to neapstiprina ne klimatisko, ne augsnes apstākļu atšķirības.

Var secināt, ka B-tipa ģenētiskās korelācijas vērtības analizētajos eksperimentos neliecina par nepieciešamību priecai izdalīt vairākas atsevišķas selekcijas zonas. Taču kopējais analizēto ģimeņu skaits, eksperimentu skaits un to ģeogrāfiskais izvietojums nav uzskatāms par pietiekamu esošā, uz klimatisko apstākļu atšķirībām balstītā, meža reproduktīvā materiāla ieguves apgabalu sadalījuma maiņai. Rezultāti liecina par nepieciešamību ar plašāku eksperimentālo materiālu pārbaudīt izvirzīto hipotēzi. Ņemot vērā relatīvi nelielās klimatisko un augsnes apstākļu atšķirības starp stādījuma vietām Latvijā un Dienvidzvidrijā lietderīgi ierīkot kopējus eksperimentālos stādījumus ģenētiskās korelācijas novērtēšanai. Tādejādi varētu izvērtēt iespējas, piemēram, nepieciešamības gadījumā apmainīties ar neradniecīgu, vienādas selekcijas pakāpes materiālu selekcijas populāciju papildināšanai. Esošie eksperimenti sniedz tikai aptuvenu priekšstatu, jo starp atsevišķiem iedzimtības pārbažu stādījumiem Zviedrijā un Latvijā kopējs ir tikai neliels ģimeņu skaits (<25).

Visprecīzāk ģimenes ar iespējami stabilu (starp atsevišķiem stādījumiem maz mainīgu) un augstu produktivitāti un kvalitāti visā selekcijas zonā iespējams atlasīt ierīkojot iedzimtības pārbažu eksperimentus katrā no reģionā pārstāvētajiem apstākļiem (Clair, Kleinschmit, 1986). Tas praktiski nozīmē ļoti lielu skaitu eksperimentu un augstas izmaksas. Ir skaidrs, ka katrs nākamais eksperiments samazina novērtējuma (labāko ģimeņu izvēles) kļūdu mazāk nekā iepriekšējais. Sakarības atspoguļošanai (3.1. att.) tiek izmantota K-koeficienta (Lindgren, 1984) vērtība, ko parēķina:

$$K = \sigma_f^2 \sigma_f^{-2} \quad (14)$$

apzīmējumi kā 1. formulā



K = K-koeficients

3.1. att. Procentuālais selekcijas efekta samazinājums ierobežota eksperimenta vietu skaita dēļ (attēls no Xie, 2003)

Izmantojot tikai 2 stādījuma vietas selekcijas efekta samazinājums valdaudzes koku augstumam ir 30% salīdzinot ar selekcijas efektu no tāda eksperimentu skaita, kas ietver visu reģionā pārstāvēto augsnes un klimatisko apstākļu dažādību. Aprēķinus veicot pēc visu koki datiem samazinājums ir ievērojami lielāks – 49%. Mazāka ietekme tikai 2 eksperimenta vietu izmantošanai uz koku augstuma selekcijas efektu ir 14-17 gadus veco stādījumu grupā. 3 stādījuma vietu izmantošana reducē ģenētiskā ieguvuma samazinājumu līdz 19%. Līdzīgas likumsakarības, tikai augstākas procentuālās selekcijas efekta samazinājuma vērtības konstatētas arī citām pazīmēm. Ne 2, ne 3 eksperimenta vietu izmantošana 21-36 gadus veco eksperimentu grupā nenodrošina zaru resnumu raksturojošajiem parametru mazāku sagaidāmā selekcijas efekta samazinājumu par 50%, tanī pat laikā 14-17 gadus vecajiem eksperimentiem resnākā zara diametra ģenētiskā ieguvuma samazinājums izmantojot analīzei tikai 2 eksperimentus ir līdzīgs kā koku augstumam (24%). Tas apliecina jau iepriekš analizēto sakarību, ka zarojumu raksturojošie parametri jūtīgi reaģē uz atšķirīgu konkurences apstākļu ietekmei, apgrūtinot ģenētiski noteikto atšķirību konstatēšanu vecākos stādījumos. Var secināt, ka precīzāku rezultātu iegūšanai iedzimtības pārbaūžu stādījumus būtu nepieciešams ierīkot vismaz 4 vietās.

Nepieciešamo iedzimtības pārbaūžu vietu skaitu Lindgren (1984) rekomendē noteikt izmantojot K-koeficienta vērtību. Latvijas parasto priežu stādījumos K vērtība koku augstumam ir vidēji 0.34 (svārstās no 0.2 līdz 0.6), kas liecina par tikai 1 stādījuma vietas nepieciešamību. Koku caurmēram 14-17 gadus vecajos eksperimentos un stādījumos Nr. 30, 31, 32 koeficienta K vērtība ir līdzīga, bet vecākajos stādījumos $K=4.5$, kas liecina par nepieciešamību izmantot 3 eksperimentu vietas. Zemas K vērtības koku augstumam (0.5-0.6) un augstākas caurmēram (1.2-1.3) konstatētas arī *Pinus taeda* un *Pinus radiata* stādījumos (Owino, 1977, Pederick, 1990, McKend et al., 1997).

Zema K vērtība ir pirmā zaļā zara augstumam (vidēji 0.1) un zaru skaitam mieturī (vidēji 0.2), augstāka – stumbra tilpumam (vidēji 1.4) un zaru resnumu raksturojošajiem parametriem (vidēji 1.7), kas liecina par nepieciešamību pārbaudes veikt vismaz 2 eksperimenta vietās. Gan kvalitāti, gan produktivitāti raksturojošo parametru grupās (izņemot koku augstumu) K vērtība vismaz 1 eksperimentu pārim pārsniedz 2, kas liecina par nepieciešamību izmantot vismaz 2 stādījumu vietas. Tanī pat laikā Lindgren (1984) un Johnson (1997) norāda, ka rezultātu precizitāte nozīmīgi nepalielinās, ja tiek izmantotas vairāk par 3 stādījuma vietām. Vērtējot rezultātus no Latvijas priežu iedzimtības pārbaūžu stādījumiem jāņem vērā, ka nevienā gadījumā eksperimentu ierīkošanai nav izmantotas platības uz slapjām vai kūdras augsnēm, kas, iespējas, palielinātu atšķirības. Rezultātu interpretācijā sarežģī arī tas, ka atlase tiek veikta pēc vairākām pazīmēm (kā konstatēts 3.1. nodaļā – pēc augstuma un resnākā zara caurmēra, kā papildus kritērijus izmantojot stumbra taisnumu un rezistenci), bet K vērtība aprēķināta katrai atsevišķi. McKend et al. (1997) konstatējuši, ka atlasīti veicot pēc pozitīvi korelējošām pazīmēm K vērtība ir tuva vidējai starp atsevišķu pazīmju K vērtībām, bet atlasot pēc negatīvi korelējošām pazīmēm K vērtība indeksam ir augstāka nekā katrai pazīmei atsevišķi, kas liecina par nepieciešamību izmantot lielāku stādījuma vietu skaitu.

Lielāks stādījuma vietu skaits rekomendējams arī ņemot vērā risku, ka kāds no eksperimentiem dažādu apstākļu dēļ (piemēram, dzīvnieku bojājumi, meža ugunsgrēks u.c.) var aiziet bojā vai kļūt neizmantojam. Lielāks stādījumu vietu skaits nepieciešams arī gaidāmo Globālo klimata izmaiņu dēļ – ņemot vērā, ka prognozes par šo procesu nav precīzas, svarīgi pārbaudīt materiālu iespējami atšķirīgo klimatiskajos apstākļos, lai izvēlētos kokus ar augstāku vispārējo adaptāciju. Balsoties uz faktu materiālu un minētajiem argumentiem var secināt, ka pēcnācēju pārbaūžu stādījumus nepieciešams

ierīkot vismaz 4 vietās. Ja izvēlēta kāda no 2 pakāpju selekcijas shēmām, tad pirmajam etapam – fenotipiski labāko kandidātu atlasei ģimeņu ietvaros – var izmantot 1-2 stādījuma, bet lielāks stādījuma vietu skaits (4-6) nepieciešams tieši otrajā etapā – kandidātu iedzimtības pārbaudēm.

Vienas vai vairāku stādījuma vietu izmantošanas ietekmi uz aprēķināto ģenētisko parametru vērtībām dažādām pazīmēm atspoguļo rezultāti 3.11-3.13. tabulās. Dati par eksperimentiem Nr. 28 un 29 izdalīti atsevišķi, jo to aprēķinam izmantots liels brīvapputes pēcnācēju ģimeņu skaits (234).

3.11. tabula

Ģenētisko parametru vērtības aprēķinam izmantojot datus no vienas vai divām eksperimenta vietām parastas priedes iedzimtības pārbaužu stādījumos 21-34 gadu vecumā

Eksperi- menti Nr.	Dati	Viena stādījuma vieta						
		Pazīme	h^2	se	h^2_f	se_f	cv_a	cv_{pf}
34, 36, 38, 39, 41, 234, 235	Visi koki	h	0.25	0.05	0.44	0.06	8.0	6.1
		d	0.09	0.02	0.27	0.04	9.8	9.4
		tilp	0.13	0.02	0.33	0.05	22.8	19.9
		zd	0.10	0.03	0.26	0.03	8.1	8.5
		zdprocx	0.07	0.02	0.21	0.05	8.0	9.2
		Kompleksa analīze						
		h	0.21	0.02	0.70	0.03	7.3	4.3
		d	0.06	0.02	0.46	0.13	7.2	5.4
		tilp	0.07	0.02	0.50	0.10	16.3	11.6
		zd	0.05	0.02	0.43	0.11	6.5	5.0
	zdprocx	0.04	0.01	0.41	0.09	7.4	5.8	
	Valdaudze	Viena stādījuma vieta						
		h	0.50	0.09	0.52	0.04	9.4	6.5
		d	0.24	0.03	0.41	0.04	13.1	10.2
		tilp	0.29	0.04	0.45	0.04	29.2	21.7
		zd	0.13	0.03	0.28	0.03	10.0	9.5
		zdprocx	0.13	0.05	0.27	0.07	9.8	10.0
		Kompleksa analīze						
		h	0.41	0.06	0.72	0.04	8.5	5.0
d		0.16	0.03	0.59	0.08	10.3	6.9	
tilp		0.17	0.04	0.56	0.09	21.5	14.4	
zd	0.07	0.02	0.38	0.08	7.1	5.9		
zdprocx	0.08	0.02	0.47	0.06	10.0	7.2		

Viena stādījuma vieta – aprēķini veikti katra eksperimenta ietvaros un atspoguļots vidējais rezultāts; Kompleksa analīze – aprēķini veikti 5 eksperimentu pāriem (Nr. 34-234, Nr. 36-39, Nr. 38-39, Nr. 41-235, Nr. 39-235) un no šiem rezultātiem iegūta vidējā vērtība.

Iedzīmstamības koeficientu reti var aprēķināt ar augstu precizitāti (Olsson, Ericsson, 2002), tam parasti raksturīgas samērā augstas standartklūdas vērtības (Haapanen et al., 1997). Vienas un tās pašas pazīmes h^2 vienai un tai pašai sugai var nozīmīgi atšķirties, norādot uz reālām atšķirībām starp populācijām, kuras ir pamatā aprēķinam, vai arī eksperimenta apstākļu atšķirībām (Jansson et al., 2003, Haapanen, 2001). Tā, piemēram,

Zviedrijā vienā parastās priedes iedzimtības pārbaužu stādījumā 29 gadu vecumā konstatētās iedzimstamības koeficienta vērtības koku augstumam ir 0.07, caurmēram 0.02, stumbra tilpumam 0.02, bet citā stādījumā 28 gadu vecumā attiecīgi 0.32, 0.28, 0.28; Somijā vienā eksperimentā koku augstumam $h^2=0.06$, caurmēram $h^2=0.08$, citā attiecīgi 0.77 un 0.60 (Haapanen et al., 1997). Līdzīgi Aguiar et al. (2003), analizējot *Pinus pinaster* stādījumus, vienā eksperimentā 12 gadu vecumā konstatē koku augstuma iedzimstamības koeficientu 0.33, caurmēra – 0.18, stumbra tilpuma – 0.21, turpretī citā eksperimentā šīs vērtības nepārsniedz 0.06. Viena stādījuma ietvaros konstatētās iedzimstamības koeficienta vērtības var būt pat ļoti augstas: piemēram, Wu et al. (2007) konstatējuši, ka koku caurmēra iedzimstamības koeficients var sasniegt pat 0.88, Haapanen un Pöykkö (1993) koku augstumam – 0.60.

3.12. tabula

Ģenētisko parametru vērtības aprēķinam izmantojot datus no vienas vai divām eksperimenta vietām parastās priedes iedzimtības pārbaužu stādījumos 32-33 gadu vecumā

Eksperimenti Nr.	Viena stādījuma vieta						
	Pazīme	h^2	se	h^2_f	se_f	cv_a	cv_{pf}
28, 29	h	0.48	0.04	0.40	0.03	7.4	6.6
	d	0.17	0.12	0.25	0.11	9.8	10.2
	tilp	0.23	0.10	0.30	0.08	23.6	22.0
	zd	0.20	0.03	0.25	0.01	14.6	15.9
	zdprocx	0.24	0.01	0.30	0.05	13.6	13.8
	Kompleksa analīze						
	h	0.37	0.08	0.63	0.14	6.3	4.0
	d	0.08	0.04	0.35	0.17	6.7	5.6
	tilp	0.12	0.04	0.47	0.16	18.2	13.2
	zd	0.14	0.05	0.47	0.16	13.0	9.5
	zdprocx	0.19	0.05	0.59	0.15	13.3	8.7

Viena stādījuma vieta – aprēķini veikti katra eksperimenta ietvaros un atspoguļots vidējais rezultāts;
Kompleksa analīze – aprēķini veikti eksperimentu pārim.

Latvijas priežu iedzimtības pārbaužu stādījumos konstatētais sakrīt ar literatūrā (Haapanen, 2001, Hodge, White, 1992) aprakstīto tendenci – viena eksperimenta ietvaros aprēķinātās iedzimstamības koeficienta vērtības vairākumā gadījumu pārsniedz tās, kas aprēķinātas veicot vairāku stādījumu kompleksu analīzi: valdaudzes koku augstumam par vidēji 25%, caurmēram un stumbra tilpumam vidēji attiecīgi 67% un 72%. Aprēķinos izmantojot visu koku datus iegūtās starpības ir līdzīgas (augstumam 21%, caurmēram 68%, stumbra tilpumam 92%). Viena eksperimenta ietvaros aprēķinātās resnākā zara diametra un zara diametra/stumbra caurmēra attiecības iedzimstamības koeficienta vērtības izmantojot visu koku datus ir vidēji attiecīgi par 86% un 77% augstākas nekā uz vairāku eksperimentu kompleksu analīzi balstītās, izmantojot tikai valdaudzes koku datus starpība ir attiecīgi 78 un 39%. Citām zaru resnumu raksturojošajām pazīmēm analizētā iedzimstamības koeficienta atšķirība pārsniedz 2 reizes, taču nelielas tās ir zaru skaitam mieturī un pirmā zaļā zara augstumam.

Aprakstītās vidējās atsevišķu eksperimentu un vairāku stādījumu kompleksas analīzes atšķirības vairumā gadījumu produktivitāti raksturojošajām pazīmēm un

atsevišķos gadījumos arī kvalitāti raksturojošajām (hzz, zn, zdprocx, zdprocm) nepārsniedz iedzimstamības koeficienta standartklūdas vērtību.

3.13. tabula

Ģenētisko parametru vērtības aprēķinam izmantojot datus no vienas vai divām eksperimenta vietām parastas priedes iedzimtības pārbaužu stādījumos 27 gadu vecumā

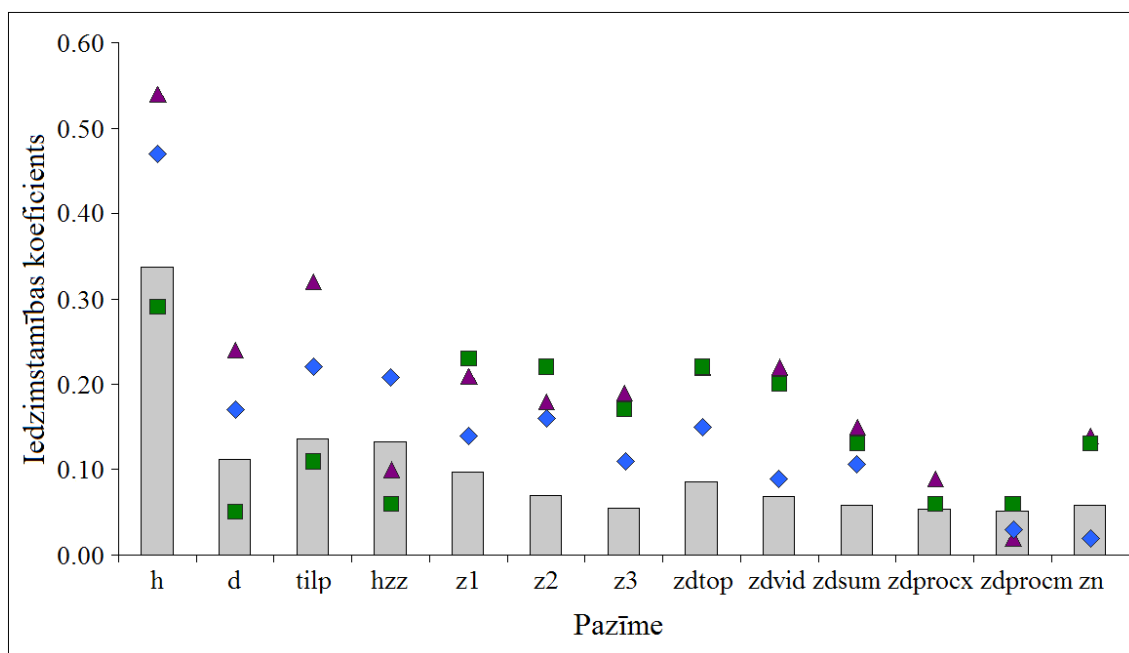
Eksperimenti Nr.	Viena stādījuma vieta						
	Pazīme	h^2	se	h_f^2	se_f	cv_a	cv_{pf}
30, 31, 32	h	0.42	0.08	0.50	0.08	6.8	4.8
	d	0.14	0.05	0.30	0.10	8.2	7.8
	tilp	0.21	0.06	0.38	0.10	20.9	17.5
	hzz	0.12	0.05	0.20	0.08	5.2	6.1
	z1	0.19	0.03	0.37	0.01	11.2	9.2
	z2	0.18	0.02	0.36	0.02	11.6	9.7
	z3	0.15	0.03	0.31	0.02	11.5	10.3
	zdvid	0.16	0.04	0.33	0.04	10.6	9.3
	zdtop	0.19	0.02	0.37	0.01	11.3	9.3
	zdsun	0.13	0.01	0.27	0.02	11.3	10.9
	zdprocx	0.08	0.02	0.16	0.03	6.4	8.1
	zdprocm	0.04	0.01	0.10	0.02	5.0	8.1
	zn	0.07	0.04	0.20	0.06	6.7	7.5
	zv	0.06	0.00	0.13	0.02	3.9	5.7
	Kompleksa analīze						
	h	0.34	0.08	0.84	0.20	6.2	3.4
	d	0.11	0.04	0.74	0.24	7.5	4.3
	tilp	0.14	0.04	0.71	0.22	16.7	9.9
	hzz	0.13	0.05	0.72	0.27	5.5	3.2
	z1	0.10	0.04	0.66	0.25	8.0	4.9
	z2	0.07	0.03	0.53	0.26	7.0	4.8
	z3	0.05	0.03	0.49	0.28	6.7	4.8
	zdvid	0.07	0.03	0.56	0.27	6.8	4.6
	zdtop	0.09	0.04	0.59	0.25	7.4	4.8
	zdsun	0.06	0.03	0.54	0.29	7.5	5.1
	zdprocx	0.05	0.02	0.67	0.28	5.6	3.4
	zdprocm	0.05	0.02	0.66	0.28	5.8	3.6
zn	0.06	0.02	0.67	0.28	5.7	3.5	
zv	0.04	0.03	0.47	0.36	3.2	2.3	

Viena stādījuma vieta – aprēķini veikti katra eksperimenta ietvaros un atspoguļots vidējais rezultāts;
Kompleksa analīze – aprēķini veikti visiem 3 eksperimentiem kopā.

Būtiskas vidējās atšķirības rezultātiem no viena eksperimenta un vairāku stādījumu datu kompleksas analīzes konstatētas zaru diametru raksturojošajām pazīmēm (z1, z2, z3, zdtop, zdvid, zdsun). Tanī pat laikā svarīgi atcerēties, ka maksimālās novirzes izmantojot tikai viena eksperimenta datus ir ievērojami lielākas nekā aprakstītās vidējās (3.2. att.).

Augstas iedzimstamības koeficienta vērtības viena stādījuma ietvaros var būt saistītas ar nozīmīgām ģimeņu atšķirībām noturībā pret noteiktu ārējās vide faktoru,

piemēram, aļņu bojājumiem. Ja tādas atšķirības ir, tad ierīkojot eksperimentu vietā ar augstu aļņu populācijas blīvumu, selekcijas starpības starp ģimenēm būs izteiktas un iedzimstamības koeficients augsts, turpretī citā reģionā, kur šo dzīvnieku skaits neliels – nē. Analizējot piemērā minētajos apstākļos ierīkotos eksperimentus kopā (kompleksi), aļņu bojājumu nozīmīgā ietekme uz atšķirībām starp ģimenēm tikai vienā stādījumā atspoguļosies kā genotipa-vides mijiedarbība. Reizē ar to kompleksā analizē iegūtā iedzimstamības koeficienta vērtības būs mazāka nekā katrā eksperimenta vietā atsevišķi, taču precīzāk raksturo reālo situāciju, jo selekcijas darba rezultāti praksē tiks izmantoti atjaunojot mežu dažādos apstākļos.



- ◆ Eksperiments Nr. 30;
- ▲ Eksperiments Nr. 31;
- Eksperiments Nr. 32;
- Kompleksi (visi 3 eksperimenti).

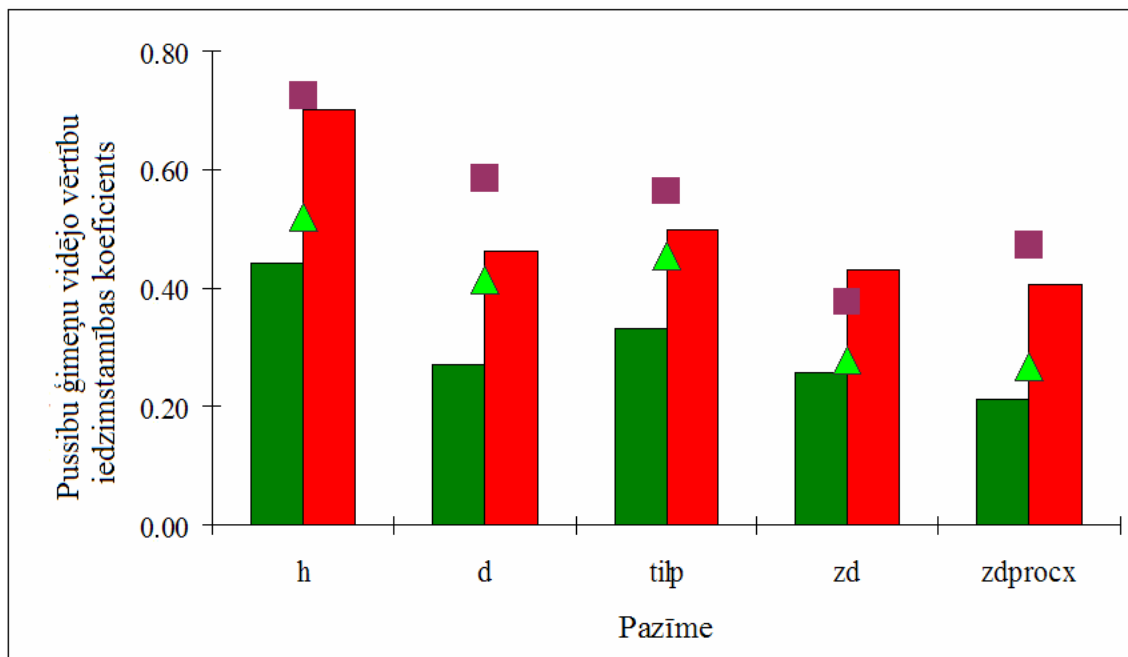
3.2. att. Iedzimstamības koeficienta vērtības 27 gadus vecos parastās priedes pēcnācēju pārbaužu stādījumos

Izteikto apgalvojumu, ka viena stādījuma ietvaros atšķirības starp ģimenēm ir augstākas nekā kompleksi vērtējot vairākus eksperimentus, apstiprina fakts, ka ģimeņu vidējo vērtību fenotipiskās variācijas koeficients viena eksperimenta ietvaros produktivitāti raksturojošajām pazīmēm par 60%, kvalitāti raksturojošajām pazīmēm aptuveni 2 reizes pārsniedz no vairāku eksperimentu kompleksas analīzes iegūto. Līdzīga tendence vērojama arī vērtējot aditīvās ģenētiskās mainības variācijas koeficientu, kas ir selekcijas darba potenciālā efekta indikators – vienas stādījuma vietas ietvaros aprēķinātās cv_a vērtības koku augstuma par vidēji 12%, caurmēram un stumbra tilpumam par 30%, zaru resnumu raksturojošajām pazīmēm par 50%, zara diametra/stumbra caurmēra attiecībai par 10% pārsniedz uz vairāku eksperimentu kompleksas analīzes pamata iegūtās. Jāņem vērā, ka arī šīs ir tikai vidējās atšķirības – kas nozīmē, starpības atsevišķos gadījumos var būt ievērojami lielākas.

Pussibu ģimeņu vidējo vērtību iedzimstamības koeficients, ko izmanto aprēķinot ģenētisko ieguvumu no atlases pēc pēcnācēju pārbaužu rezultātiem, ir ievērojami augstāks, ja aprēķins veikts kompleksi analizējot vairākus, ne tikai vienu eksperimentu (3.3. att.). Vidējās atšķirības produktivitāti raksturojošajām pazīmēm ir 35-39%, zaru diametru raksturojošajām ap 40%, zara diametra/stumbra caurmēra attiecībai 54%. Tas

liecina par augstāku labāko ģimeņu atlasē precizitāti, ja pēcnācēju pārbaudes ierīkotas vairākās eksperimenta vietās. Redzams, ka likumsakarība ir spēkā gan gadījumos, kad aprēķini tiek veikti izmantojot visu koku datus, gan analīzei izvēloties tikai valdaudzes kokus.

Salīdzinot iedzīstamības koeficienta un pussību ģimeņu vidējo vērtību iedzīstamības koeficientus redzams, ka zarojuma kvalitātes uzlabošanai veicot atlasē pēc pēcnācēju pārbaūžu rezultātiem ir līdzīgas iespējas kā produktivitātes parametru vērtību paaugstināšanai: izmantojot kompleksās eksperimentu analīzes datus h^2_f valdaudzes koku h, d, tilp vidēji 0.63, zaru resnumu raksturojošajām pazīmēm (zd, z1, z2, z3, zdtop, zdvid, zdsum) 0.53, relatīvajam zara diametram (zdprocx) 0.58. Tanī pat laikā ar atlasē starp pēcnācējiem ģimeņu ietvaros (pēc fenotipa) produktivitāti raksturojošo pazīmju vērtības (īpaši koku augstumu) iespējams ietekmēt ievērojami vairāk nekā zarojumu raksturojošo pazīmju vērtības: h^2 valdaudzes kokiem attiecīgi 0.21 un 0.09. Šie rezultāti saskan ar iepriekš aprakstīto, ka produktivitāti raksturojošās pazīme, īpaši koku augstumu, mazāk nekā zarojumu raksturojošās ietekmē nevienmērīga saglabāšanās vai augsnes auglības atšķirības (Hynynen, 1995, Ulvcrna et al., 2007). Tendence ir līdzīga, taču daudz vājāk izteikta, ja salīdzinājumu veic pēc vidējiem no katra eksperimenta pastāvīgas analīzes. Secinājums saskan ar Stener un Jansson (2005) rezultātiem.



- visu koku dati, parametrs aprēķināts katram eksperimentam atsevišķi;
- visu koku dati, parametrs aprēķināts izmantojot divu eksperimentu datus;
- ▲ valdaudzes koku dati, parametrs aprēķināts katram eksperimentam atsevišķi;
- valdaudzes koku dati, parametrs aprēķināts izmantojot divu eksperimentu datus.

3.3. att. Pussību ģimeņu vidējo vērtību iedzīstamības koeficients 21-36 gadus vecos parastās priedes iedzīstības pārbaūžu stādījumos

Izmantojot vairākas stādīšanas vietas un, ja iespējams, arī stādījumu ierīkošanas gadus, ir zemāka varbūtība zaudēt visus darba rezultātus kādu ekstrēmu klimatisku faktoru vai cilvēka darbības rezultātā. Bez tam iespējams novērtēt kādu konkrētu faktoru ietekmi uz ģimeņu ranžējumu. Ņemot vērā prognozes par sagaidāmajiem apstākļiem nākotnē iespējams piešķirt rezultātiem no stādījuma ar attiecīgo apstākļu

kombināciju augstāku vērtību (koeficientu) kopējā ģimeņu ranžējuma veidošanā, tādējādi atlasot nākotnes apstākļiem piemērotāku materiālu.

Nodaļas kopsavilkums

1. B-tipa ģenētiskās korelācijas vērtības valdaudzes koku augstumam (0.80-0.89) un zara diametra/stumbra caurmēra attiecībai (0.82) ir augstas un norāda uz nelielu ģenētiskā ieguvuma samazinājumu atlasī veicot vienā eksperimentā, bet rezultātus izmantojot citam eksperimentam atbilstošos apstākļos. Zemākas korelācijas starp stādījuma vietām konstatētas koku caurmēram (0.26-0.86), zaru diametram (0.47-0.61), kā arī citām zaru resnumu raksturojošajām pazīmēm (~0.45).

2. Selekcijas vērtību korelācijas starp stādījuma vietām atspoguļo līdzīgas likumsakarības kā B-tipa ģenētiskā korelācija, taču absolūtās vērtības ir vidēji 2.7 reizes zemākas.

3. Selekcijas darba rezultāti tiek izmantoti meža atjaunošanā dažādos augsnes un klimatiskajos apstākļos, tādēļ, jo mazākā eksperimentu vietu skaitā veikta ģimeņu pārbaude, jo mazāks sagaidāmais selekcijas efekts salīdzinot ar visu apstākļu variāciju ietverošu eksperimentu skaitu. Valdaudzes koku augstuma selekcijas efekts izmantojot tikai 2 stādījuma vietas samazinās vidēji par 30%, izmantojot 3 – par 19%. Ne 2, ne 3 eksperimenta vietu izmantošana 21-36 gadus vecos eksperimentos nenodrošina zaru resnumu raksturojošajiem parametru mazāku sagaidāmā selekcijas efekta samazinājumu par 50%, tanī pat laikā 14-17 gadus vecajiem eksperimentiem resnākā zara diametra ģenētiskā ieguvuma samazinājums izmantojot analīzei tikai 2 eksperimentus ir līdzīgs kā koku augstumam (24%).

4. Ņemot vērā datus par sagaidāmā selekcijas efekta samazinājumu, K koeficienta vērtības, pilnīga eksperimenta zaudēšanas risku, kā arī nepieciešamību atlasīt dažādām potenciālajām klimata izmaiņām piemērotu (vispārēji adaptētu) materiālu rekomendējams pēcnācēju pārbaudēm izmantot ne mazāk par 4 stādīšanas vietām.

5. Viena eksperimenta ietvaros aprēķinātās iedzīstamības koeficienta vērtības vidēji par 25% augstumam, 67% caurmēram, 72% stumbra tilpumam un par 39% zara diametra/stumbra caurmēra attiecībai pārsniedz tās, kas aprēķinātas veicot vairāku stādījumu kompleksu analīzi. Minētās atšķirības nepārsniedz iedzīstamības koeficienta standartkļūdas vērtību. Tanī pat laikā zaru resnumu raksturojošajām pazīmēm analizētā iedzīstamības koeficienta atšķirība pārsniedz 2 reizes un ir ievērojami lielāka par parametra standartkļūdu. Līdzīgi ģimeņu vidējo vērtību fenotipiskās variācijas koeficients viena eksperimenta ietvaros produktivitāti raksturojošajām pazīmēm par 60%, kvalitāti raksturojošajām pazīmēm aptuveni 2 reizes pārsniedz no vairāku eksperimentu kompleksas analīzes iegūto.

6. Pussību ģimeņu vidējo vērtību iedzīstamības koeficients veicot vairāku eksperimentu kompleksu analīzi ir augstāks nekā viena eksperimenta ietveros noteiktais: produktivitāti raksturojošajām pazīmēm par 35-39%, zaru diametru raksturojošajām par 40% – 54%, kas liecina par augstāku labāko ģimeņu atlasē precizitāti, ja pēcnācēju pārbaudes ierīkotas vairākās eksperimenta vietās.

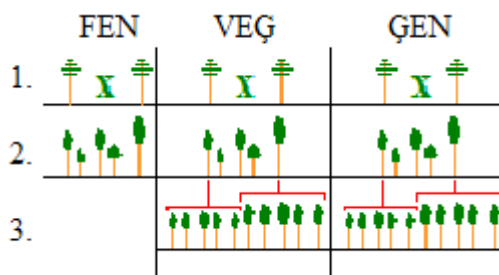
7. Salīdzinot iedzīstamības koeficienta un pussību ģimeņu vidējo vērtību iedzīstamības koeficientus redzams, ka zarojuma kvalitātes uzlabošanai veicot atlasī pēc fenotipa ir ievērojami zemākas iespējas nekā produktivitāti raksturojošo parametru uzlabošanai (valdaudzes kokiem vidēji attiecīgi $h^2=0.21$ un $h^2=0.08 - 0.11$), taču veicot atlasī pēc pēcnācēju pārbažu rezultātiem uzlabošanas iespējas ir līdzīgas (attiecīgi $h^2_f=0.63$ un $h^2_f=0.53 - 0.58$). Tādēļ, ja selekcijas darba mērķis ir arī kvalitātes parametru uzlabošana, atlasī nepieciešams veikt pēc pēcnācēju pārbažu datu analīzes.

3.3. Ekonomiskais vērtējums

Selekcijas darba ekonomiskais vērtējums sagatavots pamatojoties uz iepriekšējās darba nodaļās apkopoto informāciju un Latvijas parastās priedes pēcnācēju pārbaužu datu analīzi. Matemātiskais modelis paredzēts viena selekcijas cikla novērtēšanai, salīdzinot 3 alternatīvas koku atlasei sēkļu plantāciju ierīkošanai un selekcijas darba turpināšanai. Visas alternatīvas sākas ar kontrolēto krustošanu (3.4. att., 1. etaps) un eksperimentālo stādījumu ierīkošanu. Turpinājumā:

- 1) fenotipiskā (FEN) atlase tiek veikta kontrolētās krustošanas ģimeņu ietvaros pēc koku fenotipa;
- 2) ģimeņu-klonu (VEĢ) atlases gadījumā katras kontrolētās krustošanas ģimenes ietvaros tiek izvēlēti kandidāti (2. etaps), veikta to veģetatīvā pavairošana, klonālo iedzimtības pārbaužu ierīkošana (3. etaps) un pēc šo pārbaužu rezultātiem labākā (1 no katras ģimenes) kandidāta atlase;
- 3) ģimeņu (ĢEN) atlases gadījumā katras kontrolētās krustošanas ģimenes ietvaros tiek izvēlēti kandidāti (2. etaps), veikta to ziedēšanas stimulēšana sēkļu ieguvei un brīvapputes pēcnācēju iedzimtības pārbaužu stādījumu ierīkošanai (3. etaps). Labākā kandidāta atlase tiek veikta pēc šo pārbaužu rezultātiem.

Turpmāk tekstā atšķirīgie atlases gadījumi (FEN, VEĢ, ĢEN) tiks apzīmēti kā selekcijas alternatīvas, jo analīzes mērķis ir izraudzīties vienu no tiem otrā selekcijas cikla izpildei.



3.4. att. Selekcijas cikla izpildes alternatīvas

Ekonomiskā analīze vienotā sistēmā apvieno selekcijas darbus, sēkļu plantāciju ierīkošanu, apsaimniekošanu, kā arī gala produktu – mežaudzi (3.5. att.).

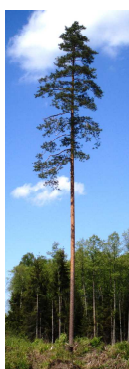
Modelis veidots pamatojoties uz vispārārstītiem ekonomiskiem kritērijiem, tādiem kā tagadnes tīrā vērtība (Klemperer, 1996) un izmantota t.s. diferenciālās pieejas metode. Šīs metodes izmantošanas gadījumā alternatīvas nav jāvērtē atkarībā no pieprasījuma piedāvājuma elastības, cenu efekta ietekmes u.c. kā parastās izmaksu-ieguvumu (cost-benefit) analīzes gadījumā. Tāpat nepieciešams ievērojami mazāks izejas datu apjoms (Ahtikoski, 2000). Diferenciālās pieejas metodes būtība – tiek identificēti un aprēķinoti izmantoti tikai tie izdevumi un ieņēmumi, kuri starp salīdzināmajiem variantiem ir atšķirīgi.

Diferenciālo ieguvumu modelī reprezentē ar selekcionētu materiālu ierīkotas mežaudzes papildus krāja un kvalitāte salīdzinot ar dabiski atjaunojušos mežaudzi. Diferenciālais ieguvums salīdzinot stādīšanu ar selekcionētu un neselekcionētu materiālu nav aprēķināts, jo:

- 1) ņemot vērā stādu ražošanā un platības mākslīgā atjaunošanā ieguldītos līdzekļus, izvēlēties šim procesam zemas ģenētiskās un fizioloģiskās kvalitātes sēkļu materiālu nav loģiski;

- 2) meža īpašniekam atjaunošanas izmaksas izmantojot no selekcionētām vai neselekcionētām sēklām iegūtus stādus ir ļoti līdzīgas.

Tāpat diferenciālais ieguvums aprēķināts situācijai ar lielāko meža atjaunošanas izmaksu starpību (stādot selekcionētu materiālu vai atstājot dabiskajai atjaunošanai). Aprēķinos neiekļautās situācijās, piemēram, ja dabiskai atjaunošanai atstātajā platībā ir nepieciešamība pēc papildināšanas un/vai vēl kādas agrotehniskās kopšanas, kas bieži vien ir aktuāla tieši auglīgās augsnēs (kur arī selekcijas darba efekts ir augstākais) diferenciālais ieguvums (selekcionēta stādāmā materiāla izmantošanas priekšrocības) ir lielāks.



Selekcijas alternatīva:

- 1) fenotipiskā
- 2) veģetatīvā
- 3) ģeneratīvā

Sēkļu plantācijas



Mežkopība



3.5. att. Selekcijas cikla ekonomiskā novērtējuma konceptuālais modelis

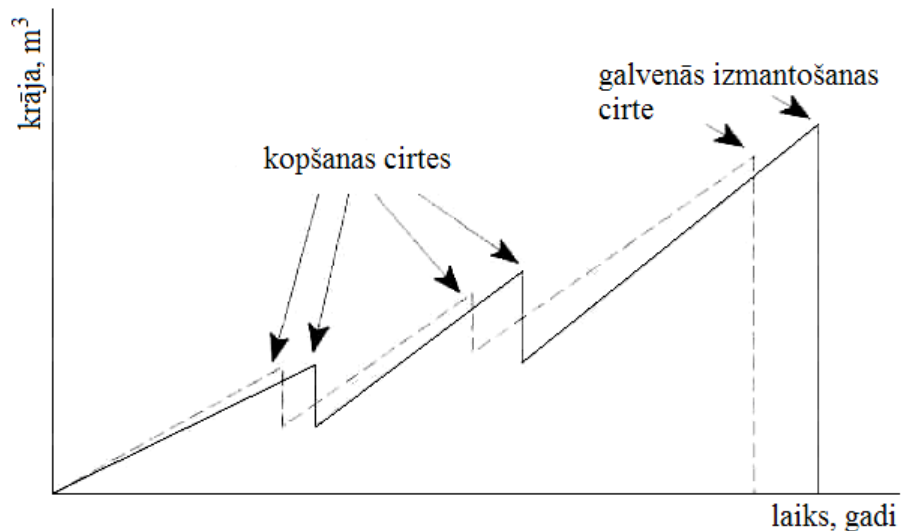
Mežaudzes attīstības gaita un kopšanas ciršu veikšanas laiki izvēlēti saskaņā ar prof. P. Zālīša izstrādāto modeli tradicionāli (augsts sākotnējais biežums, vēla pirmā kopšanas cirte) un mērķtiecīgi (zems sākotnējais biežums vai relatīvi agra pirmā kopšanas cirte) apsaimniekotām dažādu bonitāšu mežaudzēm. Atbilstoši bonitātei noteikts mērķa caurmērs, pēc kura paredzēts kailcirtes izpildes laiks. Nav ņemts vērā, ka selekcijas rezultātā audzes vidējais augstums noteiktā vecumā ir lielāks, tāpat būtu jāizmanto augstākai bonitātei paredzētais mērķa caurmērs. Šāda pieeja ļauj salīdzināt pie vienādiem administratīvajiem nosacījumiem no attiecīgā nogabala iegūstamo peļņu. Sortimentu cenas un dimensijas (garums un tievgaļa caurmērs) atbilstoši „LVM Mežs” sniegtajai informācijai (2006. gada cenas), savukārt iznākums aprēķināts izmantojot prof. R. Ozoliņa izstrādāto „Virtuālās dastlapas” prototipu.

Selekcijas efekts tiek aprēķināts noteiktā koku vecumā. Taču, lai veiktu ekonomisko analīzi, nepieciešama tā ekstrapolācija visam rotācijas periodam (Andersson et al., 2003). Ideālā gadījumā to būtu nepieciešams veikt ņemot vērā ģenētiski noteikto korelāciju starp rezultātiem (selekcijas starpības vērtībām) dažādā audzes vecumā (Jansson et al., 2003). Taču šādi dati Latvijā nav pieejami – vecākajiem atsevišķu koku iedzimtības pārbaužu stādījumi ir tikai 36 gadi, t.i. aptuveni 1/3 no saimnieciskā rotācijas cikla. Tādēļ izstrādātajā modelī diferenciālie ieguvumi aprēķināti, izmantojot konstanta proporcionāla palielinājuma metodi, t.i., pieņemts, ka neatkarīgi no koku vecuma procentuālā selekcijas starpība ir konstanta (3.6. att.). Galvenā izmantošana projektēta audzei sasniedzot mērķa caurmēru.

Vērtējot iedzimtības pārbaužu stādījumu datus redzams, ka pirmajos gados (aktīvas augšanas periodā – vismaz līdz augstuma tekoša pieauguma kulminācijai) procentuālā selekcijas efekta vērtība samazinās, jo strauji pieaug koku dimensijas. Tanī pat laikā var pieņemt, ka izmaiņas vēlākā audzes attīstības gaitā vairs nav tik nozīmīgas, un selekcijas vērtības 32-36 gadu vecumā ir atbilstošas, lai tās izmantotu kā kritēriju novērtējot selekcijas efektu visā rotācijas periodā. Selekcijas darba rezultāts analizē

izteikts kā papildus mežaudzes krāja. Lai aprēķinātu tai atbilstošo koku dimensiju palielinājumu:

- 1) selekcijas efekts krājai pielīdzināts selekcijas efektam stumbra tilpumam, ņemot vērā 3.1. nodaļā definēto nepieciešamību samazināt saglabāšanās atšķirību ietekmi uz rezultātu;
- 2) selekcijas efekts augstumam un caurmēram, kurš atbilst noteiktam stumbra tilpuma paaugstinājumam, aprēķināt mainot atlasē intensitāti un fiksējot korespondējošās šo parametru vērtības 12 iedzimtības pārbaužu stādījumos. Vidējās vērtības apkopotas 3.14. tabulā.



----- izmantojot selekcionētu reproduktīvo materiālu

————— izmantojot mežaudžu (neselekcionētu) reproduktīvo materiālu

3.6. att. Selekcijas ietekme uz mežaudzēs iegūstamo koksnes apjomu un laiku (no Ahtikoski, 2000)

Papildus kvalitāte izteikta pieņemot, ka pirmā zaļā zara augstums 21-36 gadu vecumā cieši saistīts ar koka bezzaru daļas garumu rotācijas perioda beigās. Līdz ar to atbilstoši palielināts vērtīgākā sortimenta (bezzaru baļķu) procentuālais īpatsvars galvenajā cirtē. Citu kvalitātes pazīmju uzlabojums (nepieļaujot koku ar šauru zara leņķi, līkumainiem stumbriem pavairošanu) analizē nav ietverts, jo nav iespējams tieši novērtēt tā ietekmi uz galvenajā cirtē iegūstamo sortimentu. Tātad var teikt, ka analizē iekļauts minimālais efekts no kvalitātes rādītāju uzlabojuma selekcijas darba rezultātā.

Diferenciālais ieguvums aprēķināts kā starpība starp iegūstamo sortimentu tagadnes vērtību „normālās” (dabiski atjaunojušās) un „uzlabotās” (ar selekcionētu materiālu atjaunotās) mežaudzēs.

Diferenciālās izmaksas saistītas ar selekcijas darbu un sēklu plantāciju ierīkošanu un uzturēšanu. Selekcijas izmaksas ietver darbaspēku, transportu un materiālus. Tās aprēķinātas vadoties no praktiskās pieredzes hronometrējot dažādu darbu izpildes laiku un fiksējot nepieciešamo materiālu apjomu. Lauku darbu izpildei nepieciešamais tīrais laiks un transporta izmaksas palielināt par 30%, kas saistīts ar dīkstāvēm neprognozējamo laika apstākļu dēļ.

Modelis veidots vienam pilnam selekcijas ciklam, sākot ar kontrolēto krustošanu starp atlasītiem kokiem, un tajā ietverta:

- 1) kontrolētā krustošana (materiāla atlase, identifikācija, ziedēšanas fenoloģijas novērojumi, putekšņu ievākšana, krustošana, sēklu ievākšana);

- 2) pēcnācēju pārbaužu ierīkošana (platību izvēle, marķēšana, sagatavošana, stādāmais materiāls, stādīšana, identifikācija, saglabāšanās kartēšana, papildināšana, platību stacionārā marķēšana);
- 3) pēcnācēju pārbaužu kopšana (saskaņā ar mežsaimniecisko darbu praksi);
- 4) pēcnācēju pārbaužu uzmērīšanai (ieskaitot datu ievadi un apstrādi).

3.14. tabula

Atbilstošās stumbra tilpuma un citu dimensiju selekcijas efekta vērtības

Selekcijas efekts, %		
h,d*	tilp	hzz**
22	50	16
20	45	15
19	40	14
16	35	12
13	30	9
11	25	8
9	20	7
7	15	5
5	10	4
3	5	2

*h un d selekcijas efekta vērtība modelēta (mainot atlasē intensitāti) atbilstoši dotajām stumbra tilpuma selekcijas efekta vērtībām;

** hzz selekcijas efekta vērtība noteikta ņemot vērā tās ciešo korelāciju ar koku augstumu.

Papildus no kopējās diskontētās summas paredzēti 30% izdevumi, kas saistīti ar procesa vadību un nepieciešamību patērēt laiku apgūstot jaunāko informāciju un vērtējot iespējas paātrināt selekcijas ciklu un/vai paaugstināt ģenētisko ieguvumu. Ģimeņu atlasē gadījumā nav ietvertas iespējamo ziedēšanas stimulēšanas pasākumu izmaksas, tikai tam varbūtēji nepieciešamais laiks. Ģimeņu-klonu atlasē gadījumā stādāmā materiāla izmaksas šobrīd ir nosakāmas tikai aptuveni, jo šobrīd vēl tiek veikti pētījumi un metodikas aprobācija.

Pieņemts, ka daļa mežsaimniecisko darbu, kuru izpildei nav nepieciešama zinātnisko darbinieku piesaiste (piem., pētījumu objektu agrotehniskā kopšana) tiek kontraktētai kā pakalpojums. Visas izmaksas noteiktas 2006. gada cenās un diskontētas.

Darbu apjoms saistīts ar selekcijas populācijai izmantoto koku skaitu (320) un izvēlēto krustošanas shēmu (viena pāra), kas definēti un pamatoti literatūras apskata daļā. Atsevišķās selekcijas alternatīvās izvēlētais materiāla apjoms apkopots 3.15. tabulā.

Materiāla apjoms aprēķināts izmantojot Danusevicius, Lindgren (2002a) izstrādāto programmatūru un ģenētisko parametru vērtības no Latvijas priežu iedzimtības pārbaužu stādījumiem. Programma paredzēta aprēķiniem, ja atlasē tiek veikta ģimeņu ietvaros, un tajā nav ietvertas iespējas modelēt genotipa-vides mijiedarbību. Tādēļ ievadītie parametri aprēķināti papamatojoties uz vairāku eksperimentu kompleksu analīzi. Kā kritērijs materiāla un atsevišķu etapu izpildes laiku (3.16. tabula) optimizācijai izvēlēts maksimālais ģenētiskais ieguvums vienā selekcijas cikla gadā. Tas nozīmē, ka atsevišķas alternatīvas atšķiras pēc selekcijas efekta vērtības. Ģenētiskās korelācijas aprēķināšanai starp pazīmju vērtībām iedzimtības pārbaužu stādījumu uzmērīšanas vecumā un ciršanas vecumā izmantots Jansson et al. (2003) uz priedes pēcnācēju pārbaužu stādījumu datiem Zviedrijas dienvidu daļā balstītais modelis.

Ģenētiskais ieguvums un ģenētiskās daudzveidības samazinājums grupas uzlabojuma funkcijā (Lindgren, Mullin, 1997) vērtēti kā vienādi nozīmīgi faktori.

3.15. tabula

Selekcijas materiāla apjoms atsevišķu alternatīvu izpildei

Suga	Materiāls	Selekcijas alternatīva		
		FEN	VEĢ	ĢEN
Parastā priede	Ģimeņu skaits	160	160	160
	Koku skaits ģimenē	250	100	120
	Kandidāti		40	25
	Pēcnācēji/rameti		20	30

Fenotipiskās atlasēs gadījumā koku skaits ģimenē izvēlēts nedaudz augstāks par optimālo, kas nodrošina augstāku kopējo (visa cikla) selekcijas efekta vērtību. Jāņem vērā, ka šajā gadījumā iedzīstamības koeficients un atlasēs precizitāte, it īpaši kvalitāti raksturojošajām pazīmēm, ir zema. Tādēļ pēcnācēju pārbaužu laiks pagarināts, radot iespēju veikt galējo novērtējumu lielākā koku vecumā.

Ģimeņu-klonu atlasēs gadījumā no izaudzētajiem 100 kontrolēto krustojumu pēc stādu veselīguma, augšanas ritma u.c. pazīmēm izvēlas 40 kandidātus, kas ir optimālais skaits šīs alternatīvas izpildei, bet augstāks nekā minēts Danusevicius, Lindgren (2002a). Augstāks kandidātu skaits nozīmē augstāku atlasēs intensitāti izvēloties starp tiem 1 labāko, reizē ar to arī augstāku selekcijas efekta vērtību. Katra kandidāta pārbaudēm plānots izmantot 20 klonālās kopijas, kas ir mazāk par optimālo, bet eksperimentāli konstatēts, ka lielāku rametu skaitu iespējams iegūt tikai atsevišķos gadījumos. Izvēlētais iedzīstības pārbaužu izpildes laiks (12 gadi) ir augstāks par optimālo. Šo laiku var saīsināt par aptuveni 2 gadiem, iegūstot papildus apstiprinājumu augstai rezultātu korelācijai stādījumos 10 gadu un lielākā vecumā.

Ģimeņu atlasēs gadījumā kontrolēto krustojumu ģimeni (120 koki) audzē eksperimentālajos stādījumos un tās ietvaros atlasa fenotipiski labākos kandidātus (25 no ģimenes) pēc interesējošo pazīmju (piemēram, koka augstuma) vērtībām. Saskaņā ar aprēķiniem šī posma garums optimāli ir īsāks nekā 3. 16. tabulā norādītie 14 gadi, taču tādā gadījumā grūti (vai pat neiespējami) panākt koku ziedēšanu, kā arī fenotipiskās atlasēs rezultāti ir ar zemāku precizitāti. Kandidātiem veic ziedēšanas stimulēšanu (ja nepieciešams), iegūst brīvapputes sēklas un ierīko iedzīstības pārbaužu stādījumus ar ģeneratīvajiem pēcnācējiem (vismaz 30, taču optimāli 40-50, katram kandidātam). Pēc šo pārbaužu rezultātiem izvēlas labāko kandidātu katras ģimenes ietvaros selekcijas darba turpināšanai.

Modelī ietvertais relatīvi garais pirmās rekombinācijas laiks saistīts ar nepieciešamību veikt klonu identifikāciju ar ģenētisko marķieru palīdzību, savukārt otrās rekombinācijas gadījumā – ar ziedēšanas stimulēšanas nepieciešamību. Abos gadījumos jāņem vērā arī sugas bioloģiskās īpatnības – ilga periods no kontrolētās krustojšanas līdz sēklu ieguvei (vai iespējai konstatēt, ka krustojums nav izdevies un to jāveic atkārtoti).

Papildus 3.16. tabulā minētajiem laikiem nepieciešams 1 gads (fenotipiskajai alternatīvai) un 2 gadi (veģetatīvajai un ģeneratīvajai) eksperimentu uzmērīšanai un izvērtēšanai.

Sēklu plantāciju izmaksās ietvertas plantācijas ierīkošanas (zemes pirkšana, aršana, planēšana, iežogošana, rametu izmaksas), uzturēšanas (vainagu veidošanas, zāles

plaušanas), kā arī sēklu ievākšanas izmaksas. Darbu koordinācijas izmaksas sēklu plantācijas ierīkošanā un apsaimniekošanā paredzētas 30% no kopējās summas. Veicamie darbi prognozēti, konsultējoties ar vadošo pētnieku Dr. I. Baumanu un LVM „Sēklas un stādi” sēklkopības nozares vadītāju J. Lūkinu.

3.16. tabula

Modelī izmantotie selekcijas cikla izpildes laiki (gadi)

Suga	Posms	Selekcijas alternatīva		
		FEN	VEĢ	ĢEN
Parastā priede	Rekombinācija	6	6	6
	Stādmateriāla ieguve	2	4	2
	Pārbaudes	25	12	14
	Rekombinācija ¹			7
	Stādmateriāla ieguve			2
	Pārbaudes			12
	Kopā	33	22	43

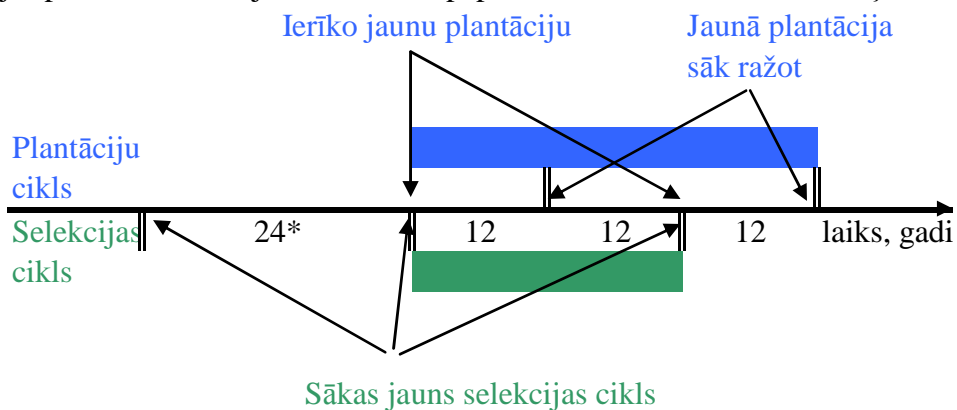
¹ – ziedēšanas stimulēšana un kontrolētā krustošana, kuru veic, lai iegūtu materiālu fenotipiski atlasīto kandidātu iedzimtības pārbaūžu ierīkošanai.

Uzskatot, ka jaunā sēklu plantācija ir iepriekšējās turpinājums, tātad tās izveide jāfinansē no iepriekšējā etapa peļņas, nodrošinot ražošanas turpināšanu, aprēķinā nav ietvertas izmaksas par aizdevumu jaunas plantācijas ierīkošanai. Tāpat nav ietvertas sēklu ieguves izmaksas pēc čiekuru ievākšanas, transporta izmaksas, uzskatot, ka tās šajā gadījumā nav diferenciālās un jau ir iekļautas stādu cenā, neatkarīgi no tā, no kurienes čiekuri tiek iegūti. Izmaksas noteiktas 2006. gada cenās un diskontētas. Sēklu plantācija plānota tādā apjomā, kas pietiekams sēklu ieguvei ietvarstādu ražošanai priekš 10000 ha. Projektētā sēklu plantācijas platība var nodrošināt lielāku meža atjaunošanas apjomu nekā šī brīža un prognozētais ikgadējo kailciršu platība priežu audzēs. Tas nozīmē, ka daļu materiāla var izmantot eksportam, vai arī sēklas uzglabāt kā rezervi meža atjaunošanai pēc iespējamām dabas katastrofām. Ņemot vērā relatīvi augstās sēklu plantācijas izmaksu diskontētās vērtības salīdzinot ar selekcijas izdevumu diskontētajām vērtībām, plantācijas optimālais ražošanas laiks ir samērā īss (ap 20 gadiem). Turklāt, jo augstāks selekcijas efekts un lielākā platībā tiek izmantots tās materiāls, jo īsāks plantācijas optimālais rotācijas periods (ātrāk atmaksājās ieguldītie līdzekļi un izdevīgāk nomainīt ar jaunas, vēl augstākas uzlabojuma pakāpes, plantāciju). Tādēļ jaunas sēklu plantācijas ierīkošana plānota vienlaikus ar selekcijas cikla pabeigšanu (tiklīdz pieejami atlases rezultāti). Tās ražošanas sākums (iespējas no sēklām iegūt pirmos stādus) – pēc 12 gadiem. Tas nozīmē, ka sēklu ieguves nepārtrauktības nodrošināšanai jauna plantācija jāierīko 12 gadus pirms vecās plantācijas izmantošanas pārtraukšanas (tam modelī ietvertas atbilstošas izmaksas). Tātad zināmu periodu paralēli eksistē 2 plantācijas – jaunā, neražojošā un vecā, ražojošā (3.7. att.).

Ņemot vērā, ka projektētā sēklu plantācijas platība var nodrošināt lielāku meža atjaunošanas apjomu nekā prognozējamā ikgadējā nepieciešamība, daļu sēklu var uzglabāt un izmantot, lai saīsinātu gadu skaitu, cik ilgi vienlaikus nepieciešams uzturēt 2 plantācijas (ražojošo un jauno).

Visas minētās selekcijas darbu un sēklu plantāciju ierīkošanas un uzturēšanas diskontētās izmaksas pieskaitītas stādu cenai, paredzot, ka tās jāsedz 10 gadu periodā (diskonta likme 11%) pie esošā priežu stādu ražošanas apjoma. Tas nozīmē, ka no

selekcioneētām sēklām iegūtais stādāmais materiāls ir dārgāks nekā „parastais”. Reizē ar to gala rezultātā (mežaudzē) aprēķinātā diferenciālā starpība ir meža īpašnieka diferenciālais ieguvums (peļņa vai samazināti zaudējumi), kamēr stādu audzētajam un selekcijas procesa uzturētajam tas nerada papildus izdevumus, bet arī ne ieņēmumus.



*selekcijas cikla garums (24 gadi) pieņemts atbilstoši ģimeņu-klonu atlasei nepieciešamajam

3.7. att. Selekcijas cikla un sēkļu plantāciju ierīkošanas cikla sasaiste

Situācija, kad augstākas ģenētiskā uzlabojuma pakāpes meža atjaunošanas materiāls maksā dārgāk, praksē ir samērā reta: piemēram, Jayawickram un Carson (2000) norāda, ka *Pinus radiata* sēkļu materiāla cena tieši atkarīga no tā ģenētiskās vērtības. Daudz biežāki ir gadījumi, kad selekcijas procesu un sēkļu plantāciju izveidi apmaksā tā lietotājs (vai lietotāju grupa) – meža īpašnieki (McRae et al., 2004, McKend, Li, 2005). Tādā gadījumā peļņa tiek paredzēta nevis no selekcijas procesa vai realizētā stādu materiāla augstākas cenas, bet no papildus krājas (vai citu īpašību uzlabojuma) mežaudzes rotācijas beigās. Ņemot vērā Baltijas jūras reģiona valstīs priecēi izmantotos relatīvi garos meža rotācijas periodus, privātie īpašnieki nav gatavi investēt meža selekcijā. Šāda investīcija būs uz ļoti ilgu laiku un nav garantijas, ka uzņēmums tik ilgi pastāvēs un iegūs peļņu. Tādā gadījumā meža selekcijas apmaksas funkciju tieši (kā Somijā) vai pastarpināti (kā Zviedrijā) uzņemas valsts. Tanī pat laikā gan Zviedrijā, gan Somijā lielie privāto mežu īpašnieki vai to kooperatīvi investē sēkļu plantāciju ierīkošanā, sagaidot peļņu nevis no dārgāka stādāmā materiāla, bet no produktīvākas mežaudzes.

Kokaudzētavas izmaksas netiek pieskaitītas pie diferenciālajām, pieņemot, ka atšķirības starp mežaudzēs ievāktu un selekcioneētu (sēkļu plantāciju) sēkļu materiālu nozīmīgi neietekmē stādu ražošanas izmaksas (lai gan pētījumi liecina, ka sēkļu plantāciju sēklas ir ar augstāku dīdzību un fizioloģisko kvalitāti, Rosvall et al., 2002). Papildus izmaksas salīdzinot ar dabisko atjaunošanos ietver: uzlabota stādmateriāla cenu, augsnes sagatavošanu, stādīšanu, 2 papildus agrotehnikajām kopšanām. Kopšanas un papildināšana atsevišķos gadījumos var būt nepieciešama arī platībās ar dabisko atjaunošanos, taču tas nav ņemts vērā. Tādejādi modelī tiek salīdzināta maksimālā izmaksu atšķirība (starp atjaunošanu stādot un dabisko atjaunošanos).

Svarīgi atzīmēt, ka aprēķinot selekcijas efektu 2. cikla beigās jāņem vērā ne tikai tieši šajā ciklā sasniegtais, bet arī pirmā selekcijas cikla rezultāti, jo tie tiek izmantoti par bāzi atlasot vecāku kokus 2. cikla uzsākšanai. Jau 1. selekcijas ciklā sasniegtais ir: Austrumu meža reproduktīvā materiāla ieguves apgabalā pirmās kārtas sēkļu plantāciju pēcnācēju krāja par ~20% un Rietumu apgabala par ~16% (3.8. att.) pārsniedz mežaudžu pēcnācēju krāju (Baumanis u.c., 2002). Tādēļ par bāzes vērtību rēķinot diferenciālos ieguvumus tieši no 2. selekcijas cikla izpildes pieņemti rezultāti pie selekcijas efekta 15%, t.i., ja 2. selekcijas cikla darba rezultātā tiek prognozēts selekcijas efekts 20%, kas atbilst kopējam selekcijas efektam 20%+15%=35%, tad

diferenciālā ieguvuma vērtība tieši no 2. selekcijas cikla noteikta atņemot vērtību pie selekcijas efekta 15% (kas iegūta no 1. cikla darba) no vērtības pie selekcijas efekta 35%.

Diferenciālā ieguvuma vērtību ietekmē vairāki faktori, viens no tiem: bonitāte (3.17. tabula). Ikgadējā atjaunojamā platība aprēķināta ņemot vērā pēdējo gadu (2001.-2007.g.) kailciršu platības priežu audzēs sadalījumu pa bonitātēm, pieaugušo un pāraugušo audžu īpatsvaru sadalījumā pa bonitātēm un procentuālo makslīgās atjaunošanas īpatsvaru katrā no tām. Informācija par kultivējamajām platībām (kailciršu platības, atjaunojamās platībās, platības, kurās tie veikt meža ieaudzēšana) iegūta no „Valsts meža dienesta” izdotajiem kompaktdiskiem „Meža statistika” (2001-2007). Aprēķinos tiek pieņemts, ka līdzīgs cērtamo un atjaunojamo platību apjoms un īpatsvars saglabāsies arī nākotnē, turklāt atjaunošana notiks ar tās pašas sugas kokiem (pēc kailcirtes nenotiks plānota valdošās sugas maiņa).

3.17. tabula

Diferenciālais ieguvums $Ls\ ha^{-1}$ no krājas un kvalitātes uzlabojuma dažādās bonitātes audzēs

Mežkopības modelis	Bonitāte*	Selekcijas efekts 15%			Selekcijas efekts 25%		
		FEN	VEĢ	ĢEN	FEN	VEĢ	ĢEN
tradicionālais	III	48	56	30	116	147	79
mērķtiecīgais		106	134	72	227	297	160
tradicionālais	II	71	87	47	159	205	110
mērķtiecīgais		90	113	60	295	388	208
tradicionālais	I	71	88	47	169	219	117
mērķtiecīgais		133	170	91	338	446	240

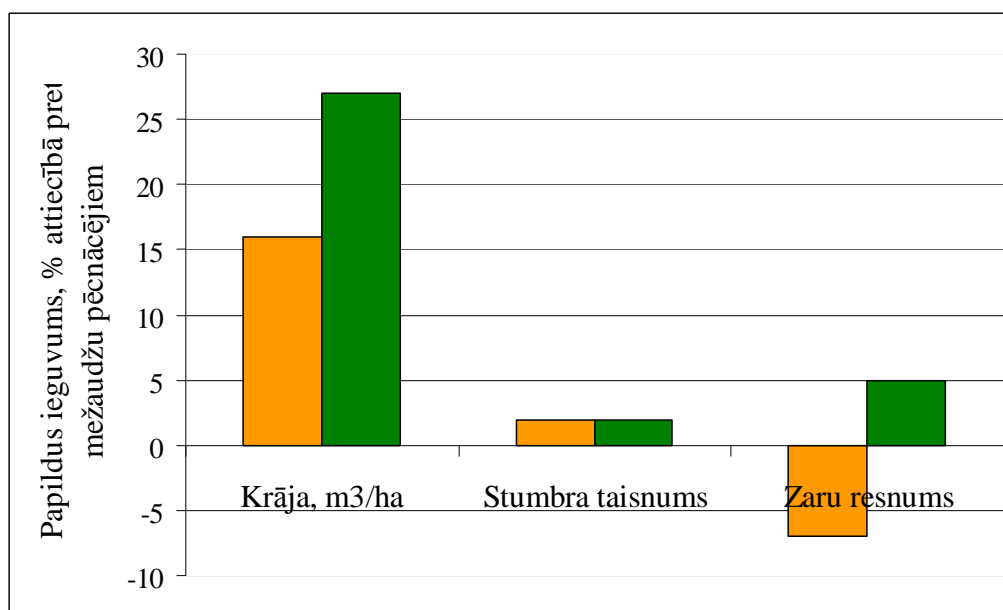
*bonitāte pieņemta kā nogabala apstākļus raksturojošs parametrs un nav mainīta selekcijas efekta rezultātā;

pieņemts, ka sēkļu plantācijas ražošanas periods ir 24 gadi un ik gadus tās pēcnācējus izmanto 1000 ha meža atjaunošanai.

Redzams, ka augstākas bonitātes platībās diferenciālais ieguvums no 1 ha ir lielāks nekā zemāku bonitāšu platībās. Tas nozīmē, ka augstāka augsnes produktivitāte ne tikai nodrošina straujāku mežaudzes attīstību, bet arī palielina selekcijas darba rezultativitāti. Tāpat redzams, ka neatkarīgi no bonitātes un izmantotās selekcijas alternatīvas diferenciālais ieguvums mērķtiecīgi apsaimniekotās mežaudzēs (tātad kombinējot selekcijas un mežkopības darba efektu) ir ievērojami (vidēji gandrīz 2 reizes) augstāks nekā tradicionāli apsaimniekotajās. Salīdzinot selekcijas alternatīvas redzams, ka visos gadījumos augstākais diferenciālais ieguvums tiek sasniegts izmantojot klonālās pēcnācēju pārbaudes.

Ģimeņu-klonu atlase („VEĢ” selekcijas alternatīva) izmantota novērtējot atšķirīga selekcijas efekta un diskonta likmes (%) ietekmi uz diferenciālā ieguvuma vērtību (3.18. tabula). Tabulas sastādīšanai vidējais diferenciālais ieguvums aprēķināts no katras atsevišķas bonitātes diferenciālā ieguvuma proporcionāli tās pārstāvēniecībai kopējā izcirtumu platībā 2001. – 2007. gadā.

Konstatēts, ka gan tradicionāli, gan mērķtiecīgi apsaimniekoto mežaudžu grupā pie 5% diskonta likmes diferenciālais ieguvums vēl ir pozitīvs, bet pie augstākas likmes vairs nē. Likumsakarība ir spēkā arī fenotipiskās un ģimeņu atlases gadījumā, turklāt relatīvi inerta pret atšķirīgām selekcijas efekta vērtībām.



■ – 1. kārtas sēklu plantāciju pēcnācēji 21 gada vecumā (dati: Baumanis u.c., 2002);

■ – 2. kārtas sēklu plantāciju pēcnācēji 32 gadu vecumā (dati: Jansons u.c., 2008)

Stumbra taisnumam un zaru resnumam – augstāka vērtība apzīmē labāku kvalitāti.

3.8. att. Iegūstamā papildus krāja un kvalitāte meža atjaunošanai ar parasto priedi Kurzemes zonā izmantojot no sēklu plantācijām ievāktu sēklu materiālu

Ņemot vērā, ka aprēķinos izmantoti tikai diferenciālie ieņēmumi un izdevumi (bet ne visi), pozitīva vērtība pie 5% likmes nenozīmē, ka izmantojot selekcionētu materiālu iespējams mežsaimniecības ciklā pelnīt 5% gadā, bet gan, ka pat pie 5% likmes izmantot selekcionētu stādāmo materiālu meža īpašniekam ir izdevīgāk (mazāki zaudējumi vai lielāka peļņa) nekā paļauties uz dabisko meža atjaunošanu. Tanī pat laikā jāatzīmē, ka, piemēram, Fins un Moore (1984) prognozē peļņu no investīcijām ar 4-5% diskonta likmi hibrīdās lapegles selekcijā ASV ziemeļu daļā.

3. 18. tabula

Diferenciālais ieguvums $Ls\ ha^{-1}$ no papildus krājas atkarībā no diskonta likmes un selekcijas efekta

Mežkopības modelis	r%	Selekcijas efekts, %					
		5	10	15	20	25	30
Tradicionālais	1	197	446	669	836	1092	1294
	3	27	71	96	138	193	218
	5	1	7	11	18	26	30
	7	-2	-1	-0	1	2	3
	9	-2	-2	-2	-1	-1	-1
Mērķtiecīgais	1	283	566	933	1272	1537	1839
	3	56	93	143	257	356	400
	5	6	12	20	41	62	69
	7	-1	-0	2	5	9	10
	9	-2	-2	-1	-1	0	0

Piezīme: tabulas sastādīta ģimeņu-klonu atlases gadījumam;

pieņemts, ka sēklu plantācijas ražošanas periods ir 24 gadi un ik gadus tās pēcnācējus izmanto 5000 ha meža atjaunošanai;

Diferenciālais ieguvums no selekcijas cikla izpildes alternatīvām, salīdzinot ar dabisko atjaunošanos apkopots 3.19. tabulā. Ņemot vērā, ka ģimeņu lielumi un pārbaužu laiki atšķirīgās selekcijas alternatīvās izvēlēti tā, lai maksimizētu ieguvumu no 1 selekcijas darba gada, absolūtās ģenētiskā ieguvuma vērtības atšķiras. Dažādu alternatīvu savstarpējā salīdzināšana veikta pie 20% ģenētiskā ieguvuma GEN alternatīvai nolasot atbilstošās selekcijas efekta vērtības FEN (13%) un VEĢ (20%) alternatīvai. Šiem selekcijas efektiem atbilstošās vērtības tad arī izmantotas selekcijas alternatīvu salīdzināšanā.

Selekcijas efekts 20% izvēlēts, jo, kā aprakstīts iepriekš, tāds konstatēts pirmajā selekcijas ciklā dažādām koku sugām, t.sk. parastajai priedei (Andersson et al., 2006, Jansson, 2007). Nav pamata uzskatīt, ka ar pielietotajām selekcijas metodēm viena selekcijas cikla laikā būtu noplicināts selekcijas darba pamats – ģenētiskā daudzveidība; bez tam kontrolētā krustošana nozīmē papildus materiāla rekombināciju. Tātad nav pamata uzskatīt, ka otrajā selekcijas ciklā sasniedzamais ģenētiskais ieguvums būs zemāks nekā pirmajā uzrādītais. To apliecina arī kontrolēto krustojumu eksperimentu rezultāti Latvijā un Somijā (Jansons, 2005 nepublicēti dati; Haapanen, 2008, nepublicēti dati).

Konstatēts, ka ģimeņu-klonu atlase nodrošina augstākās diferenciālā ieguvuma vērtības: pie diskonta likmes 3% tās ir robežās no 75 līdz 288 Ls ha⁻¹, pie tam vidēji 2.6 reizes lielākas par atbilstošajām fenotipsikās un 1.9 reizes – par ģimeņu alternatīvas diferenciālā ieguvuma vērtībām. Tādēļ, cik iespējams, rekomendējams praksē pielietot šo shēmu, kas bez tam arī nodrošina īsāko laiku no selekcijas cikla sākuma līdz rezultātu realizācijai praksē.

3.19. tabula

Diferenciālais ieguvums Ls ha⁻¹ attiecībā pret dabisko atjaunošanos izmantojot atšķirīgas selekcijas alternatīvas

Mežkopības modelis	Ikgadējā apstādītā platība, ha	Selekcijas alternatīva					
		FEN		VEĢ		ĢEN	
		prod.	prod.+ kvalit.	prod.	prod.+ kvalit.	prod.	prod.+ kvalit.
Tradicionālais	500	29	35	75	91	40	49
	1000	49	55	110	126	59	68
	2500	61	67	131	147	70	79
	5000	65	71	138	154	74	83
	10000	67	73	141	157	76	85
Mērķtiecīgais	500	57	71	194	222	104	119
	1000	76	90	229	256	123	138
	2500	88	102	250	277	134	149
	5000	92	106	257	284	138	153
	10000	94	108	260	288	140	155

aprēķinos izmantota 3% diskonta likme;

pieņemts, ka sēklu plantācijas ražošanas periods ir 24 gadi;

diferenciālais ieguvums aprēķināts ar 20% selekcijas efektu VEĢ un ĢEN un tam pēc ģenētisko parametru vērtībām atbilstošo 13% selekcijas efektu FEN selekcijas alternatīvai.

Otra izdevīgākā ir ĢEN selekcijas alternatīva, taču tās realizācijai nepieciešams gandrīz 2 reizes lielāks laiks. Tanī pat laikā nepieciešamības gadījumā 3. kārtas plantācijas iespējams ierīkot jau pēc 22 gadiem – vienlaikus ar fenotipiski

augstvērtīgāko kandidātu atlasī. Pēc analogijas ar 3.8. attēlu, kur salīdzināts ieguvums no 1. un 2. kārtas sēkļu plantāciju materiāla izmantošanas, saprotams, ka selekcijas efekts ierīkojot 3. kārtas plantācijas vai izpildot visu selekcijas ciklu un uzreiz ierīkojot 4. kārtas plantācijas, būs atšķirīgs. Aprēķini liecina, ka selekcijas efekts no 3. kārtas plantācijām ir aptuveni 50% no tā, ko iespējams iegūt selekcijas cikla beigās. Tātad, ja kopējais selekcijas efekts ĢEN alternatīvai tiek prognozēts 20%, tad ierīkojot 3. kārtas plantācijas tas sagaidāms 10% apmērā.

Jāatzīmē arī, ka rezultāti no ģimeņu atlasē nav tik atkarīgi no iespējamām eksperimenta neprecizitātēm kā rezultāti no fenotipiskās atlasē. Kā norādīts 3.2. nodaļā, atlasot pēc pēcnācēju pārbaūžu rezultātiem daudz efektīvāk nekā pēc fenotipa iespējams nodrošināt kvalitātes parametru uzlabojumu. Kvalitātes uzlabojums nodrošina diferenciālā ieguvuma palielinājumu vidēji par 12%, taču praksē varētu būt arī lielāks, jo šajā aprēķinā tieši nav ietvertas tādas pazīmes kā līkumainība, zaru resnums un zaru leņķis.

Tāpat redzams, ka augstāku diferenciālo ieguvumu no hektāra iespējams sasniegt, ja selekcijas darba rezultāts – uzlabots meža reproduktīvais materiāls – tiek pielietots meža atjaunošanā iespējami plašā teritorijā. Tas saskan ar Ledig, Porterfield (1982) konstatēto – ka *Pinus ponderosa* un *Pseudotsuga menziesii* selekcijā ieguldītie līdzekļi, ja materiāls tiek izmantots īscirtmeta plantācijās, nes peļņu vidēji 8%, bet peļņas procents tieši atkarīgs no atlasītā materiāla izmantošanas apjoma jeb apstādītajām platībām. Tāpat McRae et al. (2004) un Graves et al. (2004) norāda, ka selekcijas darbā un sēkļu plantāciju izveidē ieguldītie līdzekļi atmaksājas, ja to rezultāti tiek izmantoti vairākus simtus tūkstošu ha lielās platībās.

Ņemot vērā daudzus nepieciešamos pieņēmumus un ārpus selekcijas darbu kontroles esošos ietekmējošos faktorus, papildus koksnes tīrās tagadnes vērtība nevar tikt izmantota kā vienīgais meža selekcijas ekonomisko nozīmi raksturojošais lielums.

Selekcijas darbu var vērtēt no valsts ekonomikas perspektīvas, ilgtermiņā nodrošinot meža sektora uzņēmumus ar augstas kvalitātes vietējo izejmateriālu (līdz ar to saglabājot darba vietas, eksporta vērtību un valsts ieņēmumus nodokļu veidā). Meža sektoram attīstoties, tiek veikta aizvien dziļāka koksnes pārstrāde un eksportā pieaug produktu īpatsvars ar augstu pievienoto vērtību, tātad valsts budžetā gan tieši (nodokļu veidā), gan netieši (nodrošinot darba vietas) ieplūst aizvien nozīmīgāki līdzekļi. Atsevišķos pētījumos secināts, ka selekcijas darba rezultāts nodrošinot izejvielas meža sektora attīstībai var būt pat ļoti nozīmīgs (Graudal, Kjær, 1999, Kjær, Foster, 1994). Jāņem vērā, ka kaimiņvalstīs (Lietuvā, Somijā, Zviedrijā) tiek veikts aktīvs meža selekcijas darbs. Lai ilgstošā laika periodā saglabātu Latvijas konkurētspēju koksnes resursu izstrādājumu tirgū, svarīgi veikt meža selekcijas pētījumus un realizēt to rezultātus praksē arī mūsu valstī.

Pieaugot dabas aizsardzībai un rekreācijai atvēlētajām platībām, meža selekcija piedāvā risinājumu, kā nesamazināt (vai pat paaugstināt) no Latvijas mežiem iegūto saimnieciski izmantojamo koksnes apjomu, kā arī mazināt siltumnīcas efektu izraisošo CO₂ koncentrāciju atmosfērā. Šis aspekts var nebūt nozīmīgs no katra meža īpašnieka viedokļa, bet valstiski – gan nodrošinot kvotas vietējiem rūpniecības uzņēmumiem, gan tās pārdodot (Whitlock et al., 2004).

Nodaļas kopsavilkums

1. Augstāko atdevi no selekcijas darbā ieguldītajiem līdzekļiem, pie tam īsākajā laikā (selekcijas cikls tikai 24 gadi) iespējams iegūt izmantojot ģimeņu-klonu atlasī.

2. Otrs augstākais ieguvums ir no ģimeņu atlasē izmantošanas, taču tā realizācijai nepieciešams gandrīz 2 reizes ilgāks selekcijas cikls (45 gadi). Tanī pat laikā veicot darbu pēc šīs alternatīvas iespējams pusē perioda garuma (22-24 gadi) ierīkot 3. kārtas plantācijas, kurās tiek realizēta puse no kopējā sagaidāmā selekcijas efekta.
3. Diferenciālais ieguvums no meža atjaunošanas ar selekcionētu stādāmo materiālu nevis atstāšanas dabiskai atjaunošanai ir pozitīvs. Sakarība ir spēkā pat tad, ja selekcijas darbu un sēklu plantāciju izmaksa tiek segtas paaugstinot stādu cenu un meža atjaunošanā investētajiem līdzekļiem pielietota 5% diskonta likme.
4. Augstākas bonitātes platībās diferenciālais ieguvums (izmantojot meža atjaunošanai selekcionētu stādāmo materiālu) no 1 ha ir lielāks nekā zemāku bonitāšu platībās.
5. Selekcijas aktivitātēs un sēklu plantācijās ieguldītie līdzekļi atmaksājas tikai tad, ja ievērojamās platībās tiek veikta mākslīgā atjaunošana.

SECINĀJUMI UN REKOMENDĀCIJAS

1. Valdaudzes koku augstumam konstatēta augstākā iedzimstamības koeficienta vērtība ($h^2=0.43$), zemāka tā ir citām produktivitāti raksturojošajām pazīmēm: caurmēram ($h^2=0.18$) un stumbra tilpumam ($h^2=0.21$). Pirmā zaļā zara augstumam iedzimstamības koeficients ($h^2=0.20$), nedaudz pārsniedz zaru diametru un resnākā zara diametra/stumbra caurmēra attiecību raksturojošo pazīmju vidējo iedzimstamības koeficienta vērtību ($h^2=0.16$). Konstatētās iedzimstamības koeficienta vērtības kontekstā ar aditīvās ģenētiskās mainības variācijas koeficientiem liecina par ievērojamu selekcijas darba potenciālu ne tikai priežu audžu produktivitātes, bet arī kvalitātes paaugstināšanā.
2. Ģimeņu vidējo vērtību iedzimstamības koeficients ir vidēji 1.6 reizes augstākas nekā iedzimstamības koeficients, kuru izmanto selekcijas efekta prēķinam no fenotipiskās atlases starp kokiem ģimenes ietvaros. Tas atspoguļo papildus ieguvumu no pēcnācēju pārbaužu izmantošanas. Īpaši izteikta šī starpība ir koku zarojuma kvalitāti raksturojošām pazīmēm.
3. Koku skaits ģimenē stādījumos ar vidējo vecumu 28 gadi cieši saistīts ar saglabāšanos pirmajos gados pēc iestādīšanas, kuru var ietekmēt daudzi neģenētiski (vides) faktori. Ņemot vērā, ka arī iedzimstamības koeficients saglabājušos koku skaitam ir augsts ($h^2=0.24$), jaunajos pēcnācēju pārbaužu stādījumos pirmajos to eksistences gados nepieciešama vairākkārtēja koku atmiršanas inventarizācija, raksturojot arī galvenos bojāejas cēloņus. Ja ieaugšanās atšķirību cēloņi nav zināmi vai arī tie nav saistīti ar selekcijas mērķiem (piemēram, paaugstināt rezistences pret noteikta biotiska vai abiotiska faktora ietekmi), kā galveno atlases kritēriju jāizvēlas ar saglabāšanos iespējami nesaistītu pazīmi.
4. Atlase pēc koku augstuma nodrošina maksimālo selekcijas efektu produktivitātes parametriem, kā arī atsevišķu zarojuma kvalitātes parametru uzlabojumu: augstumam raksturīga cieša negatīva ģenētiskā korelācija ar zara diametra/stumbra caurmēra attiecību ($r_a=-0.65$) un cieša pozitīva – ar pirmā zaļā zara augstumu ($r_a=0.94$). Koku augstumam ģenētiskā korelācija ar zaru resnumu raksturojošajām pazīmēm ir zemāka nekā caurmēram (attiecīgi $r_a=0.46$ un $r_a=0.71$). Tādēļ augstumu rekomendējams izmantot kā galveno atlases pazīmi. Lai nodrošinātu zaru diametra stumbra lejas daļā vērtības samazinājumu, ir nepieciešami un pietiekami kā papildus atlases kritēriju izmantot resnākā zara līdz 2 m augstumam diametru. Tāpat nepieciešams izslēgt no turpmākā selekcijas darba kokus ar līkumainiem stumbriem.
5. Selekcijas efekta samazinājumu, atlasī veicot vienā eksperimentā, bet rezultātus izmantojot citam eksperimentam atbilstošos apstākļos, atsevišķām pazīmēm ir neliels, par ko liecina augstās B-tipa ģenētiskās korelācijas vērtības: valdaudzes koku augstumam $r_b=0.80-0.89$ un zara diametra/stumbra caurmēra attiecībai $r_b=0.82$. Turpretī ģimeņu ranžējums pēc citām pazīmēm ir mazāk stabilas mainoties ekoloģiskajam fonam, uz ko norāda ģenētiskās korelācijas vērtības koku caurmēram $r_b=0.26-0.86$, zaru diametram $r_b=0.47-0.61$, kā arī citām zaru resnumu raksturojošajām pazīmēm $r_b\sim 0.45$.
6. Ņemot vērā datus par sagaidāmā selekcijas efekta samazinājumu ierobežotā eksperimentu skaita dēļ, kā arī K koeficienta vērtības, pilnīga eksperimenta zaudēšanas risku un nepieciešamību atlasīt dažādām potenciālajām klimata izmaiņām piemērotu (vispārēji adaptētu) materiālu, rekomendējams pēcnācēju pārbauzēm izmantot ne mazāk par 4 stādīšanas vietām.

7. Salīdzinot iedzīstamības koeficienta un pussību ģimeņu vidējo vērtību iedzīstamības koeficientus redzams, ka zarojuma kvalitātes uzlabošanai veicot atlasī pēc fenotipa ir ievērojami zemākas iespējas nekā produktivitāti raksturojošo parametru uzlabošanai, taču veicot atlasī pēc pēcnācēju pārbaužu rezultātiem uzlabošanas iespējas ir līdzīgas (attiecīgi $h^2_f = 0.63$ un $h^2_f = 0.53 - 0.58$). Tādēļ, ja selekcijas darba mērķis ir arī gan produktivitātes, gan kvalitātes parametru uzlabošana, rekomendējams izvēlēties ģimeņu-klonu vai ģimeņu, nevis fenotipisko atlasī.
8. Augstākā atdeve no selekcijas darbā ieguldītajiem līdzekļiem īsākajā laikā – selekcijas cikls 24 gadi – sasniedzama izmantojot ģimeņu-klonu atlasī. Tas nozīmē, ka ir lietderīgi ieguldīt resursus parastās priedes veģetatīvās pavairošanas metodes pilnveidošanā. Otrs augstākais ieguvums ir no ģimeņu atlasī izmantošanas, taču tas sasniedzams 45 gadu ilgā selekcijas ciklā. Veicot darbu pēc šīs alternatīvas iespējams pusē perioda garuma (22-24 gadi) ierīkot 3. kārtas plantācijas, kurās tiek realizēta puse no kopējā sagaidāmā selekcijas efekta.
9. Mežkopības ciklā diferenciālais ieguvums no meža atjaunošanas ar selekcionētu stādāmo materiālu, nevis atstāšanas dabiskai atjaunošanai, ir pozitīvs. Sakarība ir spēkā pat tad, ja selekcijas darbu un sēklu plantāciju izmaksa tiek segtas paaugstinot stādu cenu un meža atjaunošanā investētajiem līdzekļiem pielietota 5% diskonta likme.
10. Selekcijas darbā un sēklu plantācijās ieguldīto investīciju ienesīgums pieaug palielinoties ikgadējai mākslīgi atjaunoto mežaudžu platībai. Augstākas bonitātes platības uzskatāmas par prioritāru selekcionēta meža reprodutīvā materiāla izmantošanas, jo tajās diferenciālais ieguvums, izmantojot meža atjaunošanai selekcionētu stādāmo materiālu, no 1 ha ir lielākais.

IZMANTOTĀ LITERATŪRA

1. Abraitis, R., Eriksson, G. (1998) Analysis of unreplicated Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) provenance trials. *Baltic Forestry*, Nr. 2, pp. 63-68.
2. Agestam, E., Ekö, P-M., Johansson, U. (1998) Timber quality and volume growth in naturally regenerated and planted Scots pine stands in S.W. Sweden. *Studia Forestalia Suecica*, Nr. 204, 17 p.
3. Aguiar, A., Almeida, M.H., Borralho, N. (2003) Genetic Control of Growth, Wood Density and Stem Characteristics of *Pinus pinaster* in Portugal. *Silva Lusitana*, Nr. 11, pp. 131 – 139.
4. Aho, M.-L. (1994) Autumn Frost Hardening of One-Year-Old *Pinus sylvestris* (L.) Seedlings: Effect of Origin and Parent Trees. *Scandinavian Journal of Forest Research*, Nr. 9, pp. 17-24.
5. Ahtikoski, A. (2000) The profitability of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and silver birch (*Betula pendula* Roth) next-generation seed orchards in Finland:doctoral thesis. Department of Forest Economics, University of Helsinki, Finland, 148. p.
6. Almqvist, C., Pulkkinen, P. (2006) Improved utilization of the internal pollen production in a *Pinus sylvestris* seed orchard by the use of a mist blower. In: Fedorkov, A. (ed.) *Status, monitoring and targets for breeding programs: Proceedings of the Meeting of Nordic Tree Breeders and Forest Geneticists*, September 13-15, Syktyvkar, Komi Republic, Russia, pp.79-80.
7. Andersson, B. (1992) *Forecasting Pinus sylvestris field mortality by freezing tests – methods and applications*: doctoral thesis. Department of Forest Genetics and Plant Physiology, SLU, Umeå., 24 p.
8. Andersson, B., Elfving, B., Ericsson, T., Persson, T., Gregorsson, B. (2003) Performance of Improved *Pinus sylvestris* in Northern Sweden. *Scandinavian Journal of Forest Research*, Nr. 18, pp. 199-206.
9. Andersson, B., Elfving, B., Persson, T., Ericsson, T., Kroon, J. (2006) Characteristics and development of improved *Pinus sylvestris* in northern Sweden. *Canadian Journal of Forest Research*, 37 (1), pp. 84-92.
10. Andersson, E.W., Spanos, K.A., Mullin, T., Lindgren, D. (1998) Phenotypic Selection can be Better than Selection for Breeding Value. *Scandinavian Journal of Forest Research*, Nr. 13, pp. 7-11.
11. Annala, M.-L. (1999) *Heritability in the Progeny Trials of Scots Pine and Factors affecting it*: licentiate thesis. Häme polytechnic, Finland, 35 p.
12. Asiegbu, F.O., Choi, W., Li, G., Nahalkova, J., Dean, R.A. (2003) Isolation of a novel antimicrobial peptide gene (Sp-AMP) homologue from *Pinus sylvestris* (Scots pine) following infection with the root rot fungus *Heterobasidion annosum*. *FEMS Microbiology Letters*, Nr. 228, pp. 27-31.
13. Asiegbu, F.O., Nahalkova, J., Li, G. (2005) Pathogen-inducible cDNAs from the interaction of the root rot fungus *Heterobasidion annosum* with Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). *Plant Science*, Nr. 168, pp. 365–372.
14. Avotiņš A. (1980) *Galveno meža dzīvnieku skaits un tā regulēšana Latvijas republikā: apskats*. LatZTIZPI, Rīga, Latvija, 43 lpp.
15. Baliuckas, V., Pliūra, A., Reiksson, G. (2004) Forest Tree Breeding Strategies in Nordic and Baltic Countries and the Possible Implication on Lithuanian Tree Breeding Strategy. *Baltic Forestry*, Nr. 18, pp. 95-103.
16. Baumanis, I. (1975) Priežu pēcnācēju rezistence pret skujbiri un tās korelācija ar citām pazīmēm. *Jaunākais Mežsaimniecībā*, Nr. 17, 28.-32. lpp.

17. Baumanis, I., Birģelis, J. (1991) Research on geographical variability and zoning of silviculturally significant indigenous and introduced tree species. In: *Latvian forestry research: Abstracts*. Silava, Rīga, Latvija, pp 6-7.
18. Baumanis I., Birģelis J. (1993a) Vainagu veidošana priežu un egļu sēkļu plantācijās. *Meža dzīve*, Nr. 6-7, 8. lpp.
19. Baumanis, I., Birģelis, J. (1993b) Scots pine. In: Rone, V., Birģelis, J., Gailis, A. (ed.) *Forest tree breeding in Latvia*. Silava, Salaspils, Latvija, 20. lpp.
20. Baumanis I., Birģelis J., Gailis A. (1999) *Meža selekcija un ģenētika*. VMD, Rīga, 15.lpp.
21. Baumanis, I., Birģelis, J., Rašals, Ī. (1988) Priedes pēcnācēju produktivitātes pazīmju diallālā analīze. *Jaunākais Mežsaimniecībā*, Nr. 30, 3.-10. lpp.
22. Baumanis, I., Jansons, Ā., Gaile, A. (2006) Ilglaicīgo zinātnisko pētījumu objektu inventarizācija un datu bāzes izveide. *Mežzinātne*, Nr. 16, 102-112. lpp.
23. Baumanis, I., Gailis, A., Liepiņš, K. (2001) Latvijas priežu provenienču salīdzinājums. *Mežzinātne*, Nr. 44, 52.-66. lpp.
24. Baumanis, I., Gailis, A., Liepiņš, K. (2002) Priežu sēkļu plantāciju pēcnācēju novērtējums. *Mežzinātne*, Nr. 12, 46.-59. lpp.
25. Baumanis, I., Jansons, Ā. (2004) Priežu klonu hibrīdo pēcnācēju novērtējums. *Mežzinātne*, Nr. 14, 28.-37. lpp.
26. Bērziņš, I. (1974) Vainagu saslēgšanās gaita priežu kultūrās. *Mežsaimniecība un Mežrūpniecība*, Nr. 1, 9.-12. lpp.
27. Beuker, E. (1994) Adaptation to climatic changes of the timing of bud burst in populations of *Pinus sylvestris* L. and *Picea abies* (L.) Karst. *Tree Physiology*, Nr. 14, pp 961-970.
28. Birģelis, J., Baumanis, I. (1989) Priežu pēcnācēju vērtēšana iekš- un starppopulāciju krustojumos. *Jaunākais Mežsaimniecībā*, Nr. 31, 65.-70. lpp.
29. Björklund, L. (1997) The Interior Knot Structure of *Pinus sylvestris* Stems. *Scandinavian Journal of Forest Research*, Nr. 12, pp. 403-412.
30. Burdon, R., Shelbourne, S.J.A. (1974) The use of vegetative propagules for obtaining genetic information. *New Zeland's Journal of Forest Science*, Nr. 4, pp. 418-425.
31. Burdon, R.D. (1977) Genetic Correlation as a Concept for Studying Genotype-Environment Interaction in Forest Tree Breeding. *Silvae Genetica*, Nr. 26 pp. 168-175.
32. Burdon, R.D., Namkoong, G. (1983) Short note: multiple populations and sublines. *Silvae Genetica*, Nr. 32, pp. 221-222.
33. Burkes, E.C., Will, R.E., Barron-Gafford, G.A., Teskey, R.O., Shiver, B. (2003) Biomass Partitioning and Growth Efficiency of Intensively Managed *Pinus taeda* and *Pinus elliotii* Stands of Different Planting Densities. *Forest Science*, Nr. 49, pp. 224-234.
34. Bušs, K. (1976) *Latvijas PSR meža tipoloģijas pamati*. LRZTIPI, Rīga, Latvija, 24 lpp.
35. Carson, S.D., Hayes, J.D., Gea, L.D., Shula, B. (2000) The relationship of breeding values and increase in basal area growth and the validity of genetic predictions. In: Dungey, H. S., Dieters, M. J. and Nikles, D. G. (compiled) *Hybrid Breeding and Genetics of Forest Trees: Proceedings of QFRI/CRC-SPF Symposium*, 9-14 April, Noosa, Queensland, Australia, pp. 212-217.
36. Clair, J.B.St., Kleinschmit, J. (1986) Genotype-Environment interaction and Stability in Ten-Year Height Growth of Norway Spruce Clones (*Picea abies* Karst.). *Silvae Genetica*, Nr. 35, pp. 177-186.
37. Cornelius, J. (1994) Heritabilities and additive genetic coefficients of variation in forest trees. *Canadian Journal of Forest Research*, Nr. 24, pp. 372-379.
38. Costa e Silva, J., Borralho, N.M.G., Wellendorf, H. (2000) Genetic Parameter Estimates for Diameter Growth, Pilodyn Penetration and Spiral Grain in *Picea abies* (L.) Karst. *Silvae Genetica*, Nr. 49, pp. 29-36.

39. Cregg, B.M., Zhang, J.W. (2001) Physiology and morphology of *Pinus sylvestris* seedlings from diverse sources under cyclic drought stress. *Forest Ecology and Management*, Nr. 154, pp. 131-139.
40. Danell, Ö. (1993a) Tree breeding strategy: are we too concerned conservationists but inefficient breeders? In: Lee, S.J. *Progeny testing and breeding strategies*: Proceeding of Nordic group of tree breeding, October 1993, Edinburgh, UK, pp. 80-94.
41. Danell, Ö. (1993b) Breeding programmes in Sweden: general approach. In: Correct reprint from: Lee, S.J. *Progeny testing and breeding strategies*: Proceeding of Nordic group of tree breeding, October 1993, Edinburgh, UK, pp. 1-5.
42. Danusevičius, J. (2000) *Pušies selekcija*: monografija, Lietuvos Miškų Institutas, Kaunas, Lithuania, 352 p.
43. Danusevicius, D., Gabrilavičius, R. (2002) Genetic Variation in Juvenile Wood Basic Density at Different Stages of Development in Norway Spruce. *Baltic Forestry*, Nr. 8, pp. 23-30.
44. Danusevicius, D., Lindgren, D. (2002a) Efficiency of selection based on phenotype, clone and progeny testing in long term breeding. *Silvae Genetica*, Nr. 51, pp. 19-26.
45. Danusevicius, D., Lindgren, D. (2002b) Two-stage selection strategies in tree breeding considering gain, diversity, time and costs. *Forest Genetics*, Nr. 9, pp. 145-157.
46. Danusevicius, D., Lindgren, D. (2004) Progeny Testing Preceded by Phenotypic Pre-selection – Timing Considerations. *Silvae Genetica*, Nr. 53, pp. 20-26.
47. Danusevicius, D., Lindgren, D. (2005) Optimization of breeding population size for long-term breeding. *Scandinavian Journal of Forest Research*, Nr. 20, pp. 18-25.
48. Dempster, E.R., Lerner, I.M. (1950) Heritability of threshold characters. *Genetics*, Nr. 35, pp. 212-236.
49. Ekberg, I., Eriksson, G., Yuexia, W. (1984) Between- and within-population variation in growth rhythm and plant height in four *Picea abies* populations. *Studia Forestalia Suecica*, Nr. 167, 14 p.
50. Eriksson, G. (1998) Evolutionary forces influencing variation among populations of *Pinus sylvestris*. *Silva Fennica*, Nr. 32, pp. 173-184.
51. Eriksson, G., Ekberg, I. (2001) *An Introduction to Forest Genetics*. SkogForsk, Uppsala, Sweden, 166. p.
52. Eriksson, G., Ilstedt, B., Nilsson, C., Ryttman, H. (1987) Within- and Between-population Variation of Growth and Stem Quality in a 30-year-old *Pinus sylvestris* Trial. *Scandinavian Journal of Forest Research*, Nr. 2, pp. 301-314.
53. Fahlvik, N. (2005) *Aspects of Precommercial Thinning in Heterogeneous Forests in Southern Sweden*: doctoral thesis, Southern Swedish Forest Research Centre, SLU, Alnarp, 38 p.
54. Falconer, D.S., Mackay, T.F.C. (1996) *Introduction to Quantitative Genetics*: Fourth Edition. Longman Group Ltd, London, England, 465 p.
55. Fins, L., Moore, J. A. (1984) Economic Analysis of A Tree Improvement Program for Western Larch. *Journal of Forestry*, Nr. 82, pp. 675-679.
56. Gailis, J. (1962) Par izcilo priežu izvēles pieredzi. *Jaunākais Mežsaimniecībā*, Nr. 3, 51.-56. lpp.
57. Gailis, J. (1964) *Meža koku selekcija un sēklu plantācijas*. Latvijas Valsts izdevniecība, Rīga, Latvija, 194. lpp.
58. Gailis, J. (1968) Izcilo koku kvalitātes koeficienta aprēķināšana. *Jaunākais Mežsaimniecībā*, Nr. 10, 67.-71. lpp.
59. Gailis J., Ronis E., Smilga J., Rone V. (1973) *Latvijas PSR meža koku sēklu plantācijas*. LRZTIPI, Rīga, Latvija, 69 lpp.
60. Gailis, J. (1974) Izcilo priežu un to klonu sēklu ražas sēklu plantācijās. *Jaunākais Mežsaimniecībā*, Nr. 16, 43.-49. lpp.

61. Giertych, M. (1991) Provenance variation in growth and phenology. In: Giertych, M., Mátyás, Cs. (ed.) *Genetics of Scots Pine*. Elsevier, Amsterdam-Oxford-New York-Tokyo, pp. 87-102.
62. Godt, M.J.W., Hamrick, J.L., Edwards-Burke, M.A., Williams, J.H. (2001) Comparison of genetic diversity in white spruce (*Picea glauca*) and jack pine (*Pinus banksiana*) seed orchards with natural populations. *Canadian Journal of Forest Research*, Nr. 31, pp. 943-949.
63. Graudal, L., Kjær, E. D. (1999) *Priorities and strategies for tree improvement*. SAFORGEN: Regional Training Workshop on the Conservation and Sustainable Use of Forest Genetic Resources in Eastern and Southern Africa, Nairobi, Kenya, 17 p.
64. Greaves, B., Hamilton, M., Pilbeam, D., Dutkowski, G. (2004) Genetic variation in commercial properties of six- and 15- year old eucalyptus globulus. In: Borralho, N., et. al. (eds.) *Eucalyptus in a Changing World: Proceeding of IUFRO Conference*, 11-15 of October, Aveiro, Portugal, pp. 6.
65. Gullberg, U., Vegerfors, B. (1987) Genotype-environment interaction in Swedish material of *Pinus sylvestris*. *Scandinavian Journal of Forest Research*, Nr. 2, pp. 417 – 432.
66. Haapanen, M. (1992) Effect of plot size and shape on the efficiency of progeny tests. *Silva Fennica*, Nr. 26, pp. 201-209.
67. Haapanen, M. (1995) Within-Plot Subsampling of Trees for Assessment in Progeny Trials of Scots Pine. *Silva Fennica*, Nr. 29, pp. 13-19.
68. Haapanen, M. (1996) Impact of Family-by-trial Interactions on the Utility of Progeny Testing Methods for Scots Pine. *Silvae Genetica*, Nr. 45, pp. 130-135.
69. Haapanen, M. (2001) Time trends in genetic parameter estimates and selection efficiency for Scots pine in relation to field testing method. *Forest Genetics*, Nr. 8, pp. 129-144.
70. Haapanen, M. (2005) Forest Tree Breeding 2050 – Finland’s new breeding plan. In: A. Fedorkov (ed.) *Status, monitoring and targets for breeding programs: Proceedings of the Meeting of Nordic Tree Breeders and Forest Geneticists*, September 13-15, Siktivkar, Komi, Russia, pp. 102.
71. Haapanen, M., Pöykkö, T. (1993) Genetic relationships between growth and quality traits in an 8-year-old half-sib progeny trial of Scots pine. *Scandinavian Journal of Forest Research*, Nr. 8, pp. 305-312.
72. Haapanen, M., Velling, P., Annala, M-L. (1997) Progeny Trial Estimates of Genetic Parameters for Growth and Quality Traits in Scots Pine. *Silva Fennica*, Nr. 31, pp. 3-12.
73. Hänninen, H. (1991) Does climatic warming increase the risk of frost damage in northern trees? *Plant, Cell and Environment*, Nr. 14, pp. 449-454.
74. Hannrup, B., Ekberg, I. (1998) Age-age correlations for tracheid length and wood density in *Pinus sylvestris*. *Canadian Journal of Forest Research*, Nr. 28, pp. 1373-1379.
75. Hannrup, B., Wilhelmsson, L., Danell, Ö. (1998) Time Trends for Genetic Parameters of Wood Density and Growth Traits in *Pinus sylvestris* L. *Silvae Genetica*, Nr. 47, pp. 214-219.
76. Hansen, C.P., Kjaer, E.D. (1999) *Appropriate Planting Material in Tree Plantings: Opportunities and Critical Factors*. Presented in: International Expert Meeting on the Role of Planted Forests for Sustainable Forest Development, Santiago, Chile, 6-9 April, 16 p.
77. Hodge, G.R., White, T.L. (1992) Genetic Parameter Estimates for Growth Traits at Different Ages in Slash Pine and Some Implications for Breeding. *Silvae Genetica*, Nr. 41, pp. 252-262.
78. Hurme, P. (1997) Climatic adaptation of bud set and frost hardiness in Scots pine (*Pinus sylvestris*). *Canadian Journal of Forest Research*, Nr. 27, pp. 716-723.
79. Hurme, P. (2000) *Genetic Basis of Adaptation: Bud Set Date and Frost Hardiness Variation in Scots Pine*: doctoral thesis. Department of Biology, OULU, Finland, 33p.

80. Hynynen, J. (1995) Predicating tree crown ratio for unthinned and thinned Scots pine stands. *Canadian Journal of Forest Research*, Nr. 25, pp. 57-62.
81. Isik, F., Goldfarb, B., LeBude, A., Li, B., McKend, S. (2005) Predicted genetic gains and testing efficiency from two loblolly pine clonal trials. *Canadian Journal of Forest Research*, Nr. 35, pp. 1754-1766.
82. Isik, F., Isik, K., Yildirim, T., Li, B. (2002) Annual shoot growth components related to growth of *Pinus brutia*. *Tree Physiology*, Nr. 22, pp. 51-58.
83. Isik, F., Li, B., Frampton, J. (2003) Estimates of Additive, Dominance and Epistatic Genetic Variances from a Clonally Replicated Test of Loblolly Pine. *Forest Science*, Nr. 49, pp. 77-88.
84. Isik, F., Li, B., Frampton, J., Goldfarb, B. (2004) Efficiency of Seedlings and Rooted Cuttings for Testing and Selection in *Pinus taeda*. *Forest Science*, Nr. 50, pp. 44-53.
85. Jäghagen, K. (1997) Timber Quality and Volume Increment of Advanced Growth and Planted *Pinus sylvestris*. *Scandinavian Journal of Forest Research*, Nr. 12, pp. 328-335.
86. Jansons, Ā. (2005) Distinguish between the effect of seed material and forest type on Scots pine stand productivity. In: *Research for Rural Development, 2005: Proceeding of scientific conference, 19-22 of May, LLU, Jelgava, Latvia*, pp. 227-233.
87. Jansons, Ā., Baumanis, I. (2005) Growth Dynamics of Scots Pine Geographical Provenances in Latvia. *Baltic Forestry*, Nr. 11, pp. 29-37.
88. Jansons, Ā., Baumanis, I., Dreimanis, A., Gailis, A. (2006) Variability and Genetic Determination of Scots Pine Quantitative Traits at the Age of 32 Years. In: *Research for Rural Development, 2006, proceeding of international scientific conference, 17-20 of May, LLU, Jelgava, Latvia*, pp. 289-295.
89. Jansons, Ā., Baumanis, I., Haapanen, M. (2008) Parastās priedes (*Pinus sylvestris* L.) klonu atlase Kurzemes zonas 2. kārtas sēklu plantācijas izveidei un sagaidāmais ģenētiskais ieguvums, *Mežzinātne*, Nr. 17, 88.-116. lpp.
90. Jansson, G. (2007) Gains from selecting *Pinus sylvestris* in southern Sweden for volume per hectare. *Scandinavian Journal of Forest Research*, Nr. 22, pp. 185 – 192.
91. Jansson, G., Danell, Ö., Stener, L.-G. (1998) Correspondence between single-tree and multiple-tree plot genetic tests for production traits in *Pinus sylvestris*. *Canadian Journal of Forest Research*, Nr. 28, pp. 450-458.
92. Jansson, G., Li, B., Hannrup, K. (2003) Time trends in genetic parameters for height and optimal age for parental selection in Scots pine. *Forest Science*, Nr. 49, pp. 696-705.
93. Jayawickrama, K. J. S., Carson, M. J. (2000) A Breeding Strategy for the New Zealand Radiata Pine Breeding Cooperative. *Silvae Genetica*, Nr. 49, pp. 82-90.
94. Johnson, G.R. (1997) Site-to-site Genetic Correlations and Their Implications on Breeding Zone Size and Optimum number of Progeny Test Sites for Costal Douglas-fir. *Silvae Genetica*, Nr. 46, pp. 280-285.
95. Johnson, G.R., Burdon, R.D. (1990) Family-site interaction in *Pinus radiata* - Implications for progeny testing strategy and regionalized breeding in New Zealand. *Silvae Genetica*, Nr. 39, pp. 55-62.
96. Jokinen, P. Kellomäki, S. (1982) Observations on the effect of spacing on branchiness of Scots pine stems at pole stage. *Folia Forestalia*, Nr. 508, 12 p.
97. Jonsson, A., Eriksson, G., Ye, Z., Yeh, F.C. (2000) A retrospective early test of *Pinus sylvestris* seedlings grown at wide and dense spacing. *Canadian Journal of Forest Research*, Nr. 30, pp. 1443-1452.
98. Juodvalkis, A. (1994) Stand productivity increasing and quality improvement by thinnings. In: *Scots pine breeding and genetics: Proceedings of IUFRO S.02.18. Symposium, 13-17 of September, LFRI, Kaunas, Lithuania*, pp.189-191.
99. Kalniņš, A. (1930) Latvijas priedes (*Pinus sylvestris* L.) tehniskās īpašības. *Latvijas mežzinātniskie raksti*, Nr. 1, 133 lpp.

100. Kang, H. (1979) Long-term tree breeding. In: Proceeding of the 15th Southern Forest Tree Improvement Conference, 19-21 of June, Mississippi, USA, pp. 66-72.
101. Kang, K.S., Harju, A.M., Lindgren, D., Nikkanen, T., Almqvist, C., Suh, G.U. (2001) Variation in effective number of clones in seed orchards. *New Forests*, Nr. 21, pp. 17-33.
102. Karlsson, B., Högberg, K-A. (1998) Genotypic parameters and clone x site interaction in clone tests of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.). *Forest Genetics*, Nr. 5, pp. 21-30.
103. Karlsson, B., Mari, S., Eriksson, G. (2002) Juvenile-mature Genetic Correlations in *Picea abies* (L.) Karst. Under Different Nutrient and Mycorrhiza Regimes. *Silvae Genetica*, Nr. 51, (4), pp. 171-175.
104. Kellomäki, S. (1983) Strength of Scots pine branches. *Silva Fennica*, Nr. 17, pp. 175-182.
105. King, J.N., Yeh, F.C., Heaman, J.C., Dancik, B.P. (1992) Selection of Crown Form Traits in Controlled Crosses of Coastal Douglas-fir. *Silvae Genetica*, Nr. 41, pp. 362-370.
106. Kjær, E. D., Foster, G. S. (1994) *The Economics of Tree Improvement of Teak (Tectona grandis L.)*. USDA Forest Service, US, 17 p.
107. Kjær, E. D., Graudal, L., Pilegaard Hansen, C. (1998) *Conservation of forest genetic resources for improved tree plantings in the tropics*. Danida Forest Seed Centre, Denmark, 5 p.
108. Klemperer, W.D., (1996) *Forest Resource Economics and Finance*. McGraw-Hill, New York, US, 551 p.
109. Kohlstock, N., Schneck, V. (1992) Scots Pine Breeding (*Pinus sylvestris* L.) at Waldsieversdorf and its Impact on Pine Management in the Northeastern German Lowland. *Silvae Genetica*, Nr. 41, pp. 174-180.
110. Kohlstock, N., Schneck, V. (1994) IUFRO provenance trials of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) at Waldsieversdorf 1982-1994. In: *Scots pine breeding and genetics: Proceedings of IUFRO S.02.18. Symposium, 13-17 of September, LFRI, Kaunas, Lithuania*, pp. 29-36.
111. Kowalczyk, J. (2005) Comparison of phenotypic and genetic selections in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) single tree plot half-sib progeny tests. *Dendrobiology*, Nr. 53, pp. 45-56.
112. Laura, M. (1973) Priedes sēklas attīstības cikls. *Mežsaimniecība un mežrūpniecība*, Nr. 2, 12.-14. lpp.
113. Ledig, F. T., Porterfield, R.L. (1982) Tree Improvement in Western Conifers: Economic Aspects. *Journal of Forestry*, Nr. 80, pp. 653-657.
114. Leinonen, I. (1996) Dependence of dormancy release on temperature in different origin of *Pinus sylvestris* and *Betula pendula* seedlings. *Scandinavian Journal of Forest Research*, Nr. 11, pp. 122-128.
115. Li, B., McKeand, S.E. (1989) Stability of loblolly pine families in the southeastern U.S. *Silvae Genetica*, Nr. 38, pp. 96-101.
116. Li, B., Wu, R. (1997) Heterosis and genotype x environment interactions of juvenile aspens in two contrasting sites. *Canadian Journal of Forest Research*, Nr. 27, pp. 1525-1537.
117. Libby, W. (2006) The Next 30 Years: Keynote Speech at the IUFRO, Division 2 Joint Conference: *Low input breeding and genetic conservation of forest tree species*, 9 - 13 of October, Anatalya, Turkey, 9 p.
118. Libby, W.J., Bridgwater, F., Lantz, C., White, T. (1997) Genetic diversity in commercial forest tree plantations: introductory comments to the 1994 SRIEG meeting papers. *Canadian Journal of Forest Research*, Nr. 27, pp. 397-400.
119. Liepa, I. (1974) *Biometrija. Zvaigzne*, Rīga, Latvija, 340 lpp.
120. Liepa, I. (1996) *Pieauguma mācība*. LLU, Jelgava, Latvija, 123 lpp.
121. Lindgren, D. (1984) Prediction and optimization of genetic gain with regards to genotype x environment interactions. *Studia Forestalia Suecica*, Nr. 166, pp. 15-24.

122. Lindgren, D. (1991) Progeny testing. In: Giertych, M., Mátyás, Cs. (ed.) *Genetics of Scots Pine*. Elsevier, Amsterdam-Oxford-New York-Tokyo, pp. 191-203.
123. Lindgren, D. (2003) Optimum number of tested clones in seed orchards. www.genfys.slu.se/staff/dagl/Meetings/Iceland03/IcelandNumberClones2003.ppt, resurss aprakstīts: 01.08.2006.
124. Lindgren, D., Mullin, T. (1997) Balancing Gain and Relatedness in Selection. *Silvae Genetica*, Nr. 46, pp. 124-129.
125. Lindgren, D., Mullin, T.J. (1998) Relatedness and status number in seed orchard crops. *Canadian Journal of Forest Research*, Nr. 28, pp. 276-283.
126. Lindgren, D., Wei, R.-P., Lee, S.J. (1997) How to calculate optimum family number when starting a breeding program. *Forest Science*, Nr. 43, pp. 206-212.
127. Lu, P., Huber, D.A., White, T.L. (2001) Comparison of Multivariate and Univariate Methods for the Estimation of Type B Genetic Correlations. *Silvae Genetica*, Nr. 50, pp. 13-22.
128. Luomajoki, A. (1993) Climatic adaptation of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in Finland based on male flowering phenology. *Acta Forestalia Fennica*, Nr. 237, 27 p.
129. Lynch, M., Conery, J., and Burger, R. (1995) Mutation accumulation and the extinction of small populations. *The American Naturalist*, Nr. 146, pp. 489– 518.
130. Mäkinen, H. (1996) Effect of Intertree Competition on Branch Characteristics of *Pinus sylvestris* Families. *Scandinavian Journal of Forest Research*, Nr. 11, pp. 129-136.
131. Mäkinen, H. (1999a) Effect of stand density on radial growth of branches of Scots pine in southern and central Finland. *Canadian Journal of Forest Research*, Nr. 29, pp. 1216-1224.
132. Mäkinen, H. (1999b) Growth, suppression, death, and self-pruning of branches of Scots pine in southern and central Finland. *Canadian Journal of Forest Research*, Nr. 29, pp. 585-594.
133. Mäkinen, H., Colin, F. (1999) Predicting the number, death, and self-pruning of branches in Scots pine. *Canadian Journal of Forest Research*, Nr. 29, pp.1225-1236.
134. Mäkinen, H., Hynynen, J., Isomäki, A. (2005) Intensive management of Scots pine in southern Finland: First empirical results and simulated further development. *Forest Ecology and Management*, Nr. 215, pp. 37-50.
135. Mangalis, I. (2004) *Meža atjaunošana un ieaudzēšana*. Et Cetera, Rīga, Latvija, 455 lpp.
136. Manninen, A.-M., Vuorinen, M., Holopainen, J.K. (1998) 1315-1331.
137. Månsson, P.E., Eriksson, C., Sjödin, K. (2005) Antifeedants against *Hylobius abietis* Pine Weevils: An Active Compound In Extract of Bark of *Tilia cordata* Linden. *Journal of Chemical Ecology*, Nr. 31, pp. 989-1001.
138. Matheson, A.C., Cotterill, P.P. (1990) Utility of Genotype x Environment Interactions. *Forest Ecology and Management*, Nr. 30, pp. 159-174.
139. Matras, J. (2005) Preliminary Assumptions to “The Programme of Forest Gene Resources Conservation and Breeding of Forest Trees Species in Poland in the years 2010-2035”: In. A. Fedorkov (ed.) *Status, monitoring and targets for breeding programs*: Proceedings of the Meeting of Nordic Tree Breeders and Forest Geneticists, September 13-15, Siktivkar, Komi, Russia, pp. 85-90.
140. Matzirs, D. (2005) Genetic Variation and Realized Genetic Gain From Black Pine Tree Improvement. *Silvae Genetica*, Nr. 54, pp. 96-104.
141. McDonald, B.A. (2004) Population Genetics of Plant Pathogens. <http://www.apsnet.org/education/AdvancedPlantPath/Topics/PopGenetics/top.htm>, resurss aprakstīts 10.08.2007.
142. McKeand, E., Beineke, F. (1980) Sublining for half-sib breeding populations of forest trees. *Silvae Genetica*, Nr. 29, pp. 14–17.
143. McKeand, S. E., Eriksson, G., Roberds, J. H. (1997) Genotype by environment interaction for index traits that combine growth and wood density in loblolly pine. *Theoretical and Applied Genetics*, Nr. 94, pp. 1015-1022.

144. McKeand, S., Li, B. (2005) *The NC State Tree Improvement Program – 50 Years of Partnering with Southern Forest Landowners*. NC State University-Industry Cooperative Tree Improvement Program, Department of Forestry and Environmental Resources, Raleigh, NC, US, 2 p.
145. McKeand, S.E., Bridgwater, F.E. (1998) A Strategy for the Third Breeding Cycle of Loblolly Pine in Southeastern U.S. *Silvae Genetica*, Nr. 47, pp. 223-234.
146. McRae, T. A., Dutkowski, G. W., Pilbeam, D. J., Powell, M. B., Tier, B. (2004) Genetic evaluation using the Treeplan® system. In: B. Li and S. McKeand (eds) *Forests genetics and tree breeding in the age of genomics: progress and future*, IUFRO joint conference of division 2., November 1-5, Charleston, South Carolina, pp. 8.
147. McRea, J.B., Stelzer, H.E., Foster, G.S., Caldwell, T. (1993) Genetic test results from a tree improvement program to develop clones of loblolly pine for reforestation. In: Weir, Robert J.; Hatcher, Alice V. (compilers) *proceeding of 23rd Southern Forest Tree Improvement Conference*, Atlanta, GA, pp. 424-433.
148. *Meža ģenētisko resursu saglabāšanas un selekcijas attīstības programma* (2003) Lietuvas Republikas Vides ministra 2003. gada 7. marta pavēle Nr 110.
149. Mikola, J. (1985) Methods used for the genetic evaluation of tree breeding material in Finland. In: Tigersted, P., Puttonen, P., Koski, V. (eds.) *Crop Physiology of Forest Trees*. University of Helsinki, Finland, pp. 138-143.
150. Moberg, L. (1999) Variation in Knot Size in Two Initial Spacing Trials. *Silva Fennica*, Nr. 33, pp. 131-144.
151. Molotkov, P.I., Patlaj, I.N. (1991) Systematic position within the genus *Pinus* and intraspecific taxonomy. In: Giertych, M., Mátyás, C. (eds.) *Genetics of Scots Pine*. Elsevier, Amsterdam, pp. 31-40.
152. Moura, V.P.G., Dvorak, W.S. (2001) Provenance and family variation of *Pinus caribaea* var. *hondurensis* from Guatemala and Honduras, grown in Brazil, Colombia and Venezuela. *Pesq. agropec. bras.*, Brasília, Nr. 36, pp. 225-234.
153. Muona, O., Harju, A. (1989) Effective Population Sizes, Genetic Variability, and Mating Systems in Natural Stands and Seed Orchards of *Pinus sylvestris*. *Silvae Genetica*, Nr. 38, pp. 221-228.
154. Nielsen, U.B. (2002) Tree Breeding in Denmark. In: Haapanen, M., Mikola, J., (eds.) *Integrating Tree Breeding and Forestry: Proceeding of the Nordic Group of Management of Genetic Resources of Trees meeting*, March 23-27, Mekrijärvi, Finland, pp. 23.-32.
155. Nienstaed, H., Riemenschneider, D.E. (1984) Changes in Heritability Estimates with Age and Site in White Spruce, *Picea glauca* (Moench) Voss. *Silvae Genetica*, Nr. 34, pp. 34-41.
156. Nikkanen, T., Haapanen, M., (1997) Finnish Forest Tree Breeding in Pictures. In: <http://www.metla.fi/metinfo/tietopaketti/treebreeding.htm>., resurss apraksts 02.08.2006.
157. Nikkanen, T., Peltonen, M., Antola, J. (2005) New seed orchard programme in Finland. In. A. Fedorkov (ed.) *Status, monitoring and targets for breeding programs: Proceedings of the Meeting of Nordic Tree Breeders and Forest Geneticists*, September 13-15, Siktivkar, Komi, Russia, pp. 107-108.
158. Nilsson, J.-E., Eriksson, G. (1986) Freez Testing and Field Mortality of *Pinus sylvestris* (L.) in Northern Sweden. *Scandinavian Journal of Forest Research*, Nr. 1, pp. 205-218.
159. *Noteikumi par meža reprodūktīvo materiālu*, Nr 648 (2003) LR Ministru kabinets, Rīga, 27 lpp.
160. Nummi, T. (1999) Prediction of stem characteristic for *Pinus sylvestris*. *Scandinavian Journal of Forest Research*, Nr. 14, pp. 270-275.

161. Oleksyn, J., Reich, P.B., Chalupka, W., Tjoelker, M.G (1999) Differential above- and below-ground biomass accumulation of European *Pinus sylvestris* populations in a 12-year-old provenance experiment. *Scandinavian Journal of Forest Research*, Nr. 14, pp. 7–17.
162. Oleksyn, J., Tjoelker, M.G., Reich, P.B. (1998) Adaptation to changing environment in Scots pine populations across a latitudinal gradient. *Silva Fennica*, Nr. 32, pp. 194-140.
163. Oleksyn, J., Tjoelker, M.G., Reich, P.B. (1992) Growth and biomass partitioning of populations of European *Pinus sylvestris* L under simulated 50⁰ and 60⁰ N daylengths: evidence for photoperiodic ecotypes. *New Phytologist*, Nr. 120, pp. 561-574.
164. Olsson, T. (2001) *Parameters, relationships and selections in pines*: doctoral thesis. Department of Forest Genetics and Plant Physiology, SLU, Umeå, Sweden, 27 p.
165. Olsson, T., Ericsson, T. (2002) Genetic Parameter Estimates of Growth and Survival of *Pinus sylvestris* with Mixed Model Multiple-trait Restricted Maximum Likelihood Analysis. *Scandinavian Journal of Forest Research*, Nr. 17, pp. 103-110.
166. Owino, F. (1977) Genotype x Environment Interaction and Genotypic Stability in Loblolly pine. *Silvae Genetica*, Nr. 26, pp. 176-179.
167. Paul, A.D., Foster, G.S., Caldwell, T., McRae, J. (1997) Trends in Genetic and Environmental Parameters for Height, Diameter, and Volume in a Multilocation Clonal Study with Loblolly Pine. *Forest Science*, Nr. 43, pp. 87-98.
168. Paul, M., Hinrichs, T., Janssen, A., Schmitt, H.P., Soppa, B., Stephan, B.R., Dörflinger, H. (2000) *Konzept zur Erhaltung and nachhaltigen Nutzung forstlicher Genressourcen in der Bundesrepublik Deutschland*. Bestätigt durch die Forstchefkonferenz am 26./27. 10., Augsburg, Neufassung, Deutschland, 66 b.
169. Paule, L., Lindgren, D., Yazdani, R. (1993) Allozyme Frequencies, Outcrossing Rate and Pollen Contamination in *Picea abies* Seed Orchards. *Scandinavian Journal of Forest Research*, Nr. 8, pp. 8-17.
170. Pederick, L.A. (1990) Family x Site Interactions in *Pinus radiata* in Victoria, Australia, and Implications for Breeding Strategy. *Silvae Genetica*, Nr. 39, pp. 134-140.
171. Pedersen, A.P. (1994) Trends in Danish Scots pine provenance experiments. In: *Scots pine breeding and genetics*: Proceedings of IUFRO S.02.18. Symposium, 13-17 of September, LFRI, Kaunas, Lithuania, pp.37-45.
172. Persson, A. (1972) Studies on the basic density in mother trees and progenies of pine. *Studia Forestalia Suecica*, Nr. 96, 37 p.
173. Persson, A. (1994) How genotype and Silviculture Interact in Forming Timber Properties. *Silva Fennica*, Nr. 28, pp. 275-282.
174. Persson, B. (1998) Will climate changes affect the optimal choice of *Pinus sylvestris* provenances? *Silva Fennica*, Nr. 32, pp. 121-128.
175. Persson, B., Beuker, E. (1997) Distinguish between the effects of changes in temperature and light climate using provenance trials with *Pinus sylvestris* in Sweden. *Canadian Journal of Forest Research*, Nr. 27, pp. 572-579.
176. Persson, B. (1994) Effect on provenance transfer on survival in nine experimental series with *Pinus sylvestris* (L.) in Northern Sweden. *Scandinavian Journal of Forest Research*, Nr. 9, pp 275-287.
177. Persson, B., Persson, A., Ståhl, E.G., Karlsmats, U. (1995) Wood quality of *Pinus sylvestris* progenies at various spacings. *Forest Ecology and Management*, Nr. 76, pp. 127-138.
178. Persson, B., Ståhl, E.G. (1990) Survival and yield of *Pinus sylvestris* L. as related to provenance transfer and spacing at high altitudes in Northern Sweden. *Scandinavian Journal of Forest Research*, Nr. 5, pp 381-395.
179. Petersson, H. (1997) Functions for Predicting Crown Height of *Pinus sylvestris* and *Picea abies* in Sweden. *Scandinavian Journal of Forest Research*, Nr. 12, pp. 179-188.

180. Pietilä, J. (1989) Factors affecting the healing-over of pruned Scots pine knots. *Silva Fennica*, Nr. 23, pp. 125-158.
181. Pliūra, A., Gabrilavičius, R. (1994) Ecological plasticity of Lithuanian Scots pine populations. In: *Scots pine breeding and genetics: Proceedings of IUFRO S.02.18. Symposium*, 13-17 of September, LFRI, Kaunas, Lithuania, pp.54-62.
182. Pliūra, A., Kundrotas, V. (2002) Genetic Variation in Adaptive Traits and Ecological Sensitivity of Black Alder. *Baltic Forestry*, Nr. 8, pp 8-22.
183. Pöykkö, T. (1982) Genetic variation in quality characters of Scots pine: An evaluation by the means of heritability concept. *Silva Fennica*, Nr. 16, pp. 135-140.
184. Prescher, F., Lindgren, D., Varghese, M. (2004) Genetic Thinning of Clonal Seed Orchards using Linear Deployment. In: B. Li, S. McKend (eds.) *Forest Genetics and Tree Breeding in the Age of Genomics - Progress and Future: proceeding of IUFRO Joint Conference of Division 2*, November 1-5, 2004, Charleston, South Carolina, USA, pp. 233-241.
185. Prescher, F., Lindgren, D., Wennstrom, U., Almqvist, C., Ruotsalainen, S, Kroon, J. (2006) Seed production in Scots pine seed orchards. In: Fedorkov, A. (ed.) *Status, monitoring and targets for breeding programs: proceedings of the Meeting of Nordic Tree Breeders and Forest Geneticists*, September 13-15, Syktyvkar, Komi Republic, Russia, pp.65-72.
186. Roberds, J.H., Bishir, J.W. (1997) Risk analyses in clonal forestry. *Canadian Journal of Forest Research*, Nr. 27, pp. 425-432.
187. Prescher, F., Ståhl, E.G. (1985) The effect of provenance and spacing on stem straightness and number of spike knots of Scots pine in South and Central Sweden. *Studia Forestalia Suecica*, Nr. 172, 12 p.
188. Rebetz, M., Dobbertin, M. (2004) Climate change may already threaten Scots pine stands in the Swiss Alps. *Theoretical and Applied Climatology*, Nr. 79, pp. 1-9.
189. Repo, T., Zhang, G., Ryyppö, A., Rikala, R., Vuorinen, M. (2000) The relation between growth cessation and frost hardening in Scots pine of different origins. *Trees*, Nr. 14, pp. 456-464.
190. Roff, D.A. (2001) The threshold model as a general purpose normalizing transformation. *Heredity*, Nr. 86, pp. 404-411.
191. Rone, V. (1973) Fenotipiskās izlases ietekme uz parastās egles *Picea abies* L. (Karst.) ātraudzību. *Jaunākais Mežsaimniecībā*, Nr. 15, 3.-6. lpp.
192. Rone, V. (1985) Egles klonu juvenīlā augšana un selekcijas stratēģija. *Jaunākais Mežsaimniecībā*, Nr. 27, 10.-16. lpp.
193. Rosvall, O. (1999) *Enhancing Gain from Long-Term Forest Tree Breeding while Conserving Genetic Diversity: doctoral thesis*. Department of Forest Genetics and Plant Physiology, SLU, Umeå, Sweden, 65 p.
194. Rosvall, O. (2001) New seed orchards give high genetic gain. *SkogForsk Results*, Nr. 2, 4 p.
195. Rosvall, O., Jansson, G., Andersson, B., Ericsson, T., Karlsson, B., Soennesson, J., Stener, L.-G. (2002) Predicting genetic gain from existing and future seed orchards and clone mixes in Sweden. In: Haapanen, M, Mikola, J., (eds.) *Integrating Tree Breeding and Forestry: Proceeding of the Nordic Group of Management of Genetic Resources of Trees meeting*, March 23-27, Mekrijärvi, Finland, pp.71-85.
196. Rosvall, O., Lindgren, D., Mullin, T. (1998) Sustainability, robustness and efficiency of a multi-generation breeding strategy based on within-family clonal selection. *Silvae Genetica*, Nr. 47, pp. 307-321.
197. Rosvall, O., Ståhl, P. (2007) New Swedish Seed Orchard Program: In Lindgren D. (ed.) *Proceedings of a Seed Orchard Conference*, September 26-28, Umeå, Sweden, pp. 216-217.

198. Roth, B.E., Jokela, E.J., Martin, T.A., Huber, D.A., White, T.L. (2007) Genotype x environment interactions in selected loblolly and slash pine plantations in the Southeastern United States. *Forest Ecology and Management*, Nr. 238, pp. 175-188.
199. Routsalainen, S., Lindgren, D. (1998) Predicting Genetic Gain of backward and Forward Selection in Forest Tree Breeding. *Silvae Genetica*, Nr. 47, pp. 42-50.
200. Ruotsalainen, S., Lindgren, D. (2000) Stratified sublining: a new option for structuring breeding populations. *Canadian Journal of Forest Research*, Nr. 30, pp. 596-604.
201. Rusanen, M., Napola, J., Nikkanen, T., Haapanen, M., Herrala, T., Vakkari, P., Yrjänä, L. (2004) *Forest genetic resources management in Finland*. METLA, Finland, 20 p.
202. Russel, J.H., Loo-Dinkins, J.A. (1993) Distribution of testing Effort in Cloned Genetic Tests. *Silvae Genetica*, Nr. 42, pp. 98-104.
203. Sarvas, R. (1970) Establishment and registration of seed orchards. *Folia Forestalia*, Nr. 89, 24 p.
204. Sabor, J. (1994) Breeding value of Polish provenances of Scots pine in the Carpathian Mountains. In: *Scots pine breeding and genetics: Proceedings of IUFRO S.02.18. Symposium, 13-17 of September, LFRI, Kaunas, Lithuania*, pp.157-168.
205. Sakalauskaitė, A., Kazlauskienė, B. (2003) *Lietuvos miško genetiniai ištekliai ir jų išsaugojimas / Lithuanian forest genetic resources and their conservation*. LR aplinkos ministerija, Vilnius, Lithuania, 56 p.
206. Sarmulis, Z. (2007) *Priedes stumbra komerciālās daļas kvalitāte saistībā ar zarojumu: disertācija*. Meža izmantošanas katedra, LLU, Jelgava, Latvija, 112 lpp.
207. Schmidting, R.C. (1994) Use of provenance tests to predict response to climate change: loblolly pine and Norway spruce. *Tree Physiology*, Nr. 14, pp. 805-817.
208. Schmidting, R.C., Hipkins, V. (1998) Genetic diversity in longleaf pine (*Pinus palustris*): influence of historical and prehistorical events. *Canadian Journal of Forest Research*, Nr. 28, pp. 1135-1145.
209. Schneck, V. (2002) Ergebnisse und Perspektiven der forstlichen Selektions- und Kreuzungszüchtung am Beispiel der Kiefer. *Beiträge Forstwirtschaft und Landschafts Ökologie*, Nr. 3., pp.132 – 135.
210. Schneck, V., Schneck, H. (1997) 30 Jahre Kreuzungszüchtung bei der Gemeine Kiefer (*Pinus sylvestris* L.) in Waldsiefersdorf. *Forst and Holz*, Nr. 52, pp. 332-335.
211. Shutyaev, A.M., Giertych, M. (2000) Genetic subdivision of the range of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) based on a transcontinental provenance experiment. *Silvae Genetica*, Nr. 49, pp 137-151.
212. Simms, E.L. (2000) Defining tolerance as a norm of reaction. *Evolutionary Ecology*, Nr. 14, pp. 563-570.
213. Skrøppa, T. (2002) Forest tree breeding in Norway – status and challenges for the future. In: Haapanen, M, Mikola, J., (eds.) *Integrating Tree Breeding and Forestry: Proceeding of the Nordic Group of Management of Genetic Resources of Trees meeting, March 23-27, Mekrijärvi, Finland*, pp. 21.-22.
214. Snyder, E.B., Namkoog, G. (1978) *Inheritance in a Diallel Crossing Experiment with Longleaf Pine*: Research Paper SO-140. Department of Agriculture, Forest Service, Southern Forest Experiment Station, New Orleans, LA, US, 31 p.
215. Sonesson, J., Jansson, G., Eriksson, G. (2001) Retrospective Genetic Tests of *Pinus sylvestris* L. in Growth Chambers with Two Irrigation Regimes and Two Temperatures. *Scandinavian Journal of Forest Research*, Nr. 16, pp. 21-29.
216. Ståhl, E.G. (1988) Transfer effect and variations in basic density and tracheid length of *Pinus sylvestris* L. populations. *Studia Forestalia Suecica*, Nr. 180, 15 p.
217. Ståhl, E.G., Persson, B., Prescher, F. (1990) Effect of provenance and spacing on stem straightness and number of stems with spike knots in *Pinus sylvestris* L. – Northern Sweden and countrywide models. *Studia Forestalia Suecica*, Nr. 184, 16 p.

218. Ståhl, P.H., Jansson, G. (2002) Tree Breeding in Sweden. In: Haapanen, M., Mikola, J., (eds.) *Integrating Tree Breeding and Forestry*: Proceeding of the Nordic Group of Management of Genetic Resources of Trees meeting, March 23-27, Mekrijärvi, Finland, pp. 14 - 20.
219. Stener, L.-G., Jansson, G. (2005) Improvement of *Betula pendula* by clonal and progeny testing of phenotypically selected trees. *Scandinavian Journal of Forest Research*, Nr. 20, pp. 292-303.
220. Stephan, B.R. (1991) Inheritance of resistance to biotic factors. In: Giertych, M., Mátyás, Cs. (ed.) *Genetics of Scots Pine*. Elsevier, Amsterdam-Oxford-New York-Tokyo, pp. 205-218.
221. Stoehr, M., Webber, J., Woods, J. (2004) Protocol for rating seed orchard seedlots in British Columbia: quantifying genetic gain and diversity. *Forestry*, Nr. 77, pp. 297-303.
222. Stoehr, M.U., El-Kassaby, Y.A. (1997) Levels of genetic diversity at different stages of the domestication cycle of interior spruce in British Columbia. *Theoretical and Applied Genetics*, Nr. 94, pp. 83-90.
223. Svensson J.C., McKeand S.E., Allen H.L., Campbell R.G. (1999) Genetic Variation in Height and Volume of Loblolly Pine Open-Pollinated Families During Canopy Closure. *Silvae Genetica*, Nr. 48, pp.204-208.
224. Tamm, Ü. (1996) *Forest Tree Breeding in Estonia*. Estonian Institute of Forestry and Nature Conservation, Tartu, Estonia, 40 p.
225. Tegemark, D.O. (1999) Prediction of stem properties based on climate and soil factors in naturally regenerated *Pinus sylvestris* stands. *Scandinavian Journal of Forest Research*, Nr. 14, pp. 131-142.
226. Adult large pine weevils *Hylobius abietis* feed on silver birch *Betula pendula* even in the presence of conifer seedlings. *Agricultural and Forest Entomology*, Nr. 8, pp. 121-128.
227. Turkia, K., Kellomäki, S. (1987) Influence of site fertility and stand density on the diameter of branches in young Scots pine stands (in Finnish with English summary). *Folia Forestalia*, Nr. 705, 16 p.
228. Ulvcrona K.A., Claesson S., Sahlén, K., Lundmark, T. (2007) The effect of timing of pre-commercial thinning and stand density on stem form and branch characteristics of *Pinus sylvestris*. *Forestry: Advanced Access*. Available at: <http://forestry.oxfordjournals.org/cgi/content/abstract/cpm011v1>, 13.02.2008.
229. Uusvaara, O. (1985) The Quality and Value of Sawn Goods from Plantation-grown Scots pine. *Communicationes Instituti Forestalis Fenniae*, Nr. 130, 52 p.
230. Valinger, E., Elfving, B., Mörling, T. (2000) Twelve-year growth response of Scots pine to thinning and nitrogen fertilization. *Forest Ecology and Management*, Nr. 134, pp.-45-53.
231. Vanninen, P. (2004) Allocation of above-ground growth in *Pinus sylvestris* – impact of tree size and competition. *Silva Fennica*, Nr. 38, pp. 155-166.
232. Velling, P. (1982) Genetic variation in quality characteristics of Scots pine. *Silva Fennica*, Nr. 16, pp. 129-134.
233. Velling, P., Haapanen, M., Napola, M.-L., Ruotsalainen, S., Venäläinen, M., Viherä-Aarnio, A. (2002) The impact of genetically improved reproductive material on forest regeneration: METLA project. Available at <http://www.metla.fi/hanke/3235/index-en.htm>, resurss aprakstīts 01.08.2006.
234. Velling, P., Tigerstedt, P.M.A. (1984) Harvest index in a progeny test of Scots pine with reference to the model of selection. *Silva Fennica*, Nr. 18, pp. 21-32.
235. Via, S., Lande, R. (1995) Genotype-environment interaction and the evolution of phenotypic plasticity. *Evolution*, Nr. 39, pp. 505-522.

236. Viherä-Aarnio, A., Heikkilä, R. (2006) Effect of the latitude of seed origin on moose (*Alces alces*) browsing on silver birch (*Betula pendula*). *Forest Ecology and Management*, Nr. 229, pp. 325 -332.
237. Viherä-Aarnio, A., Velling, P. (2001) Micropropagated silver birch (*Betula pendula*) in the field – Performance and clonal differences. *Silva Fennica*, Nr. 35, pp. 385-401.
238. Wainhouse, D., Staley, J., Johnston, J., Boswell, R. (2005) The effect of environmentally induced changes in the bark of young conifers on feeding behaviour and reproductive development of adult *Hylobius abietis* (Coleoptera: Curculionidae). *Bulletin of Entomological Research*, Nr. 95, pp. 151-159.
239. Wang, X-R., Lindgren, D., Szmidt, A.E., Yazdani, R. (1991) Pollen Migration Into a Seed Orchard of *Pinus sylvestris* L. and the Methods of its Estimation using Allozyme Markers. *Scandinavian Journal of Forest Research*, Nr. 6, pp. 379-385.
240. Wei, R.-P. (1995) *Predicting genetic diversity and optimizing selection in breeding programmes*: doctoral thesis, Department of Forest Genetics and Plant Physiology, SLU, Umeå, Sweden, 59 p.
241. Wei, R.-P., Lindgren, D. (2001) Optimum breeding generation interval considering buildup of relatedness. *Canadian Journal of Forest Research*, Nr. 31, 722-729.
242. White, T.L., Hodge, G.R. (1989) *Predicting Breeding Values with Application in Forest Tree Improvement*. Kluwer, 423 p.
243. White, T.L., Huber, D.A., Powel, G.L. (2003) Third-Cycle Breeding Strategy for Slash Pine by the Cooperative Forest Genetic Research Program. In: *proceeding of 27th Southern Forest Tree Improvement Conference*, Nr. 27, pp. 17-29.
244. Whittock, S. P., Apiolaza, L. A., Dutkowski, G. W., Greaves, B. L., Potts, B. M. (2004) Carbon revenues and economic breeding objectives in Eucalyptus Globulus pulpwood plantations. In: Borralho, N., et. al. (eds.) *Eucalyptus in a Changing World*: Proceeding of IUFRO Conference, 11-15 of October, Aveiro, Portugal, pp. 5.
245. Wilhelmsson, L, Andersson, B. (1993) Breeding of Scots pine (*Pinus sylvestris*) and lodgepole pine (*Pinus contorta* spp. *latifolia*). In: Lee, S.J. *Progeny testing and breeding strategies*: Proceeding of Nordic group of tree breeding, October 1993, Edinburgh, UK, pp. 5-15.
246. Wu, H.X. (1998) Study of Early Selection in Tree Breeding: 1. Advantage of Early Selection through Increase of Selection Intensity and Reduction of Field Test Size. *Silvae Genetica*, Nr. 47, pp. 146-155.
247. Wu, H.X., Ivković, M., Gapare, W.J., Matheson, A.C., Baltunis, B.S., Powell, M.B., McRae, T.A. (2007) Breeding for Wood Quality and Profit in Radiata Pine: A Review of Genetic Parameters. *Ensis –Genetics & Southern Tree Breeding Association*, 20 p. Available at [http://proceedings.com.au/afgc/papers%20\(pdf\)/Wu.pdf](http://proceedings.com.au/afgc/papers%20(pdf)/Wu.pdf), resurss aprakstīts 12.11.2007.
248. Wu, H.X., Matheson, A.C. (2005) Genotype by Environment Interactions in an Australia-Wide Radiata Pine Diallel Mating Experiment: Implications for Regionalized Breeding. *Forest Science*, Nr. 51, pp. 29-40.
249. Wu, R., Li, B., Wu, S.S., Casella, G. (2001) A maximum likelihood-based method for mining major genes affecting a quantitative character. *Biometrics*, Nr. 57, pp. 764-768.
250. Xiang, B., Li, B., Isik, F. (2003a) Time Trends of Genetic Parameters in Growth Traits of *Pinus taeda* L. *Silvae Genetica*, Nr. 52, pp. 114-121.
251. Xiang, B., Li, B., McKeand, S. (2003b) Genetic Gain and Selection Efficiency of Loblolly Pine in Three Geographical Regions. *Forest Science*, Nr. 49, pp. 196-208.
252. Xie, C.-Y. (2003) Genotype by environment interaction and its implications for genetic improvement of interior spruce in British Columbia. *Canadian Journal of Forest Research*, Nr. 33, pp. 1635-1643.

253. Xie, C.Y., Woods, J., Stoehr, M. (1994) Effect of Seed Orchard Inputs on Estimating Effective Population Size of Seedlot – A Computer Simulation. *Silvae Genetica*, Nr. 43, pp. 145-154.
254. Xie, C.-Y., Ying, C.C. (1996) Heritabilities, Age-Age Correlations, and Early Selection in Lodgepole Pine (*Pinus contorta* ssp. *Latifolia*). *Silvae Genetica*, Nr. 45, pp. 101-107.
255. Yanchuk, A.D. (2001) A quantitative framework for breeding and conservation of forest tree genetic resources in British Columbia. *Canadian Journal of Forest Research*, Nr. 31, pp. 566-576.
256. Ying, C.C., Morgenstern, E.K. (1979) Correlations of height growth and heritabilities at different ages in white spruce. *Silvae Genetica*, Nr. 28, pp. 181-185.
257. Zas, R., Merlo, E., Fernández-López, J. (2004). Genotype x Environment Interaction in Maritime Pine Families in Galicia, Northwest Spain. *Silvae Genetica*, Nr. 53, pp. 175-182.
258. Zas, R., Sampedro, L., Moreira, X., Martíns, P. (2008) Effect of fertilization and genetic variation on susceptibility of *Pinus radiata* seedlings to *Hylobius abietis* damage. *Canadian Journal of Forest Research*, Nr. 38, pp. 63-72.
259. Zas, R., Sampedro, L., Prada, E., Fernández-López, J. (2005) Genetic variation of *Pinus pinaster* Ait. seedlings in susceptibility to the pine weevil *Hylobius abietis* L. *Annals of Forest Science*, 62, pp. 681–688.
260. Zas, R., Solla, A., Sampedro, L. (2007) Variography and kriging allow screening *Pinus pinaster* resistant to *Armillaria ostoyae* in field conditions. *Forestry*, Nr. 80, pp. 201-209.
261. Zeng, W., Ghosh, S., Li, B. (2004) Blocking Gibbs Sampling with a Mixed Inheritance for Major Gene Detection. *Genetical Research*, Nr. 84, pp. 1-12.
262. Zhelev, P., Ekberg, I., Eriksson, G., Norell, L. (2003) Genotype environment interactions in four full-sib progeny trials of *Pinus sylvestris* (L.) with varying site indices. *Forest Genetics*, Nr. 10, pp. 93-102.
263. Zobel, B.J., Talbert, J. (1984) *Applied forest tree improvement*. John Wiley & Sons, New York., 431 p.
264. Zviedre, A. (1973) Priedes no citurienes. *Zinātne un Tehnika*, Nr. 8, 12.-14. lpp.
265. Бауманис, И., Роне, В., Биргелис, Я., Паегле, М. (1982) Влияние географических эффектов на ювенильный рост потомства сосны обыкновенной в ЛССР. – *Географические опыты в лесной селекции Прибалтики*. – Рига: Зинатне – С.17-41.
266. Бауманис, И., Озолс, Г.(1976) Межсемейные различия повреждений лосями и насекомыми в популяциях сосны *Pinus sylvestris* L. - *Защита хвойных в Латв. ССР*. – Рига: Зинатне – С.56-63.
267. Дрейманис, А.А. (1990) Внутрипопуляционная изменчивость и стабильность роста сосны обыкновенной. На: Пирагс, Д.М., Бауманис, И.И., Роне, В.М. (ред.) *Роль селекции в улучшении Латвийских лесов*. Зинатне, Рига, с. 78-83.
268. Нормативы для таксации леса Латвийской ССР., Рига, 1988. - с. 176:143-145
269. Правдин, Л.Ф. (1964) *Сосна обыкновенная*. Наука, Москва, 191 с.
270. Роне В. (1985) Генетическое улучшение свойств лесных древесных видов на семенных плантациях – *Семенные плантации в лесном семеноводстве*. Зинатне Рига, с. 12-21.