

Latvijas Valsts mežzinātnes institūts „Silava”

**ĢENĒTISKIE PARAMETRI  
UN TO APRĒĶINĀŠANA**  
izziņas materiāls

ĀRIS JANSONS

Salaspils 2012

Materiālā apkopota informācija par nozīmīgākajiem ģenētiskajiem parametriem, to noteikšanu (gan izmantotajām matemātiskajām metodēm, gan informācijas bāzi – pēcnācēju pārbaudēm), kā arī meža adaptācijas kontekstā būtisku aspektu: genotipa-vides mijiedarbību.

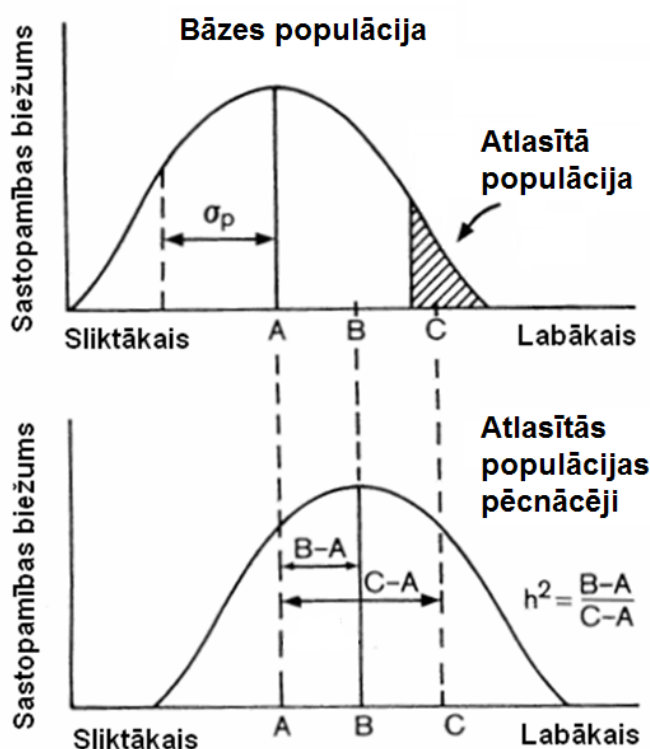
Dr. Āris Jansons      aris.jansons@silava.lv      29109529      www.silava.lv

## SATURS

ĢENĒTISKO PARAMETRU APRĒĶINĀŠANA.....	3
ĢENĒTISKO PARAMETRU APRĒĶINA INFORMĀCIJAS BĀZE .....	12
GENOTIPA-VIDES MIJIEDARBĪBA.....	17
LITERATŪRA.....	24

# ĢENĒTISKO PARAMETRU APRĒĶINĀŠANA

Selekcijas procesā tieši var tikt uzmērītas tikai koku pazīmju fenotipiskās vērtības, kuras nosaka ģenētisko un vides faktoru mijiedarbība. Izdarītās atlases ietekmi uz nākamo paaudzi savukārt nosaka tikai izvēlēto vecāku koku ģenētiskās vērtības. Tātad pēc fenotipa veiktās atlases ietekmi uz pazīmes vērtību nākamajā paaudzē nosaka fenotipisko un ģenētisko pazīmes vērtību saistība dotajā eksperimentā, kuru raksturo iedzimstamības koeficients (1. att.).



- $h^2$  – pazīmes iedzimstamības koeficients,
- $\sigma_p$  – pazīmes fenotipiskā standartnovirze,
- A – pazīmes vidējā vērtība bāzes populācijā,
- C – pazīmes vidējā vērtība atlasītajā populācijā,
- B – pazīmes vidējā vērtība atlasīto koku pēcnācējiem.

## 1. attēls. Ieguvums no selekcijas darba

Ja atsevišķa koka vai ģimenes fenotipiskās un ģenētiskās vērtības pilnībā sakristu, iedzimstamības koeficients būtu 1 un pazīmes vērtība atlasītajā populācijā un tās pēcnācējiem (attiecīgi C un B 1. attēlā) būtu vienādas.

Iedzimstamības koeficienta aprēķināšanai tiek izmantoti pēcnācēju pārbaužu dati, un tās pamatojums ir likumsakarība, ka daļa no fenotipiskās līdzības starp radniecīgiem kokiem ir ģenētiski noteikta. Ja eksperimentālā stādījuma materiāls ir brīvapputes vai polikrosa pēcnācēji, iespējams novērtēt tikai aditīvā ģenētiskā efekta ietekmi. Ja izmantotas komplikētākas krustošanas shēmas (piemēram, faktoriālā), iespējams novērtēt arī dominances

ģenētiskā efekta ietekmi un ar diallētās krustošanas shēmas palīdzību – arī epistatisko ģenētisko efektu. Ņemot vērā, ka dominances un epistatiskā ietekme ir specifiska katrai noteiktai krustojumu kombinācijai, brīvapputes pēcnācēju pārbaudēs tās aprēķināt nav iespējams. Tāpat brīvapputes sēklu plantācijās šie ģenētiskie efekti pēcnācēju pazīmes iespaido, taču ietekmi aprēķināt vai prognozēt nav iespējams. Tādēļ meža koku selekcijā parasti novērtē tikai aditīvā ģenētiskā efekta daļu kopējā pazīmes fenotipiskajā dispersijā, ko dēvē par iedzīstamības koeficientu vārda šaurā nozīmē un apzīmē ar  $h^2$ .

Praktiskā iedzīstamības koeficienta aprēķināšana tiek veikta ar daudzfaktoru dispersijas analīzi, pielietojot 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;

$\mu$  – 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;

$e_{ijk}$  – fona (modelī neietvertu faktoru) ietekme.

Saskaņā ar šo modeli aprēķina ar katru no parametriem saistīto dispersijas komponenti (izmantojot, piemēram, SAS PROC MIXED).

Iezīstamības koeficients (vienas stādījuma vietas ietvaros) var tikt aprēķināts pēc formulas:

$$h^2 = \frac{k * \sigma_f^2}{\sigma_f^2 + \sigma_{bf}^2 + \sigma_e^2}, \quad (2)$$

kur:

$\sigma_f^2$  – aditīvā ģenētiskā efekta (ģimeņu) dispersija;

$\sigma_{bf}^2$  – atkārtojuma un ģimenes mijiedarbības (parceles) dispersija;

$\sigma_e^2$  – vides apstākļu noteiktā dispersija;

$k$  – koeficients, kurš atkarīgs no radniecības pakāpes starp kokiem ģimenē – sibu ģimenēm (vienas un tās pašas krustojumu kombinācijas pēcnācējiem) 2, pussibu ģimenēm 4, brīvapputes gadījumā parasti tiek izmantots 4, taču, ja ir pamats pieņemt, ka daļa no pēcnācējiem ir ar kopīgu gan mātes, gan tēva koku, tiek izmantots 3.

Redzams, ka formulā (2) nav iekļauta atkārtojuma variācijas komponente. Tas nozīmē, ka ģenētiski labāko koku atlasei (ranžēšanai) jāizmanto dati, kuri ir koriģēti saskaņā ar atkārtojuma ietekmi, un pazīmes fenotipiskā standartnovirze ģenētiskā ieguvuma prognozēšanai aprēķināma pēc formulas:

$$\sigma_p = \sqrt{\sigma_f^2 + \sigma_{fb}^2 + \sigma_e^2}, \quad (3)$$

kur:

$\sigma_p$  – pazīmes fenotipiskā standartnovirze, pārējie apzīmējumi kā formulā (1).

Lai datus koriģētu atbilstoši atkārtojuma ietekmei, tos parasti aprēķina kā novirzes no attiecīgā atkārtojuma vidējās vērtības, vienkārši aprēķinot starpības. Augstāku precizitāti var sasniegt, izmantojot, piemēram, ar SAS PROC MIXED /solution funkciju, kura balstās uz

BLUE (Best Linear Unbiased Estimator) algoritmu, koriģējot datus atbilstoši fiksēto faktoru (atkārtojuma, vides) ietekmei. Vienlaikus ģimeņu vidējās vērtības tiek koriģētas saskaņā ar ģimeņu iedzimstamības koeficienta vērtību, izmantojot BLUP (Best Linear Unbiased Prediction) algoritmu.

Ja koku atlasei plānots izmantot nekoriģētus fenotipisko mērījumu datus, iedzimstamības koeficienta aprēķinā saucējam fenotipiskās standartnovirzes aprēķinā jāpieskaita atkārtojuma dispersijas komponente  $\sigma_b^2$  (Cotterill, 1987).

Iedzimstamības koeficientu, kuri aprēķināti, iekļaujot vai neiekļaujot formulā  $\sigma_b^2$ , starpība atkarīga no  $\sigma_b^2$  īpatsvara pazīmes fenotipiskajā dispersijā. Īpatsvaru ietekmē izvēlēta pazīme un eksperimenta vietas īpatnības. Cotterill (1987) min piemērus, kad  $\sigma_b^2$  īpatsvars kopējā koku augstumu dispersijā var būt pat 26%. Veicot  $h^2$  aprēķinus pēc abām metodēm 11 parastās priedes brīvapputes pēcnācēju pārbaužu stādījumos (26-32 gadu vecumā) koku augstumam, caurmēram un stumbra tilpumam, konstatēts, ka starpības vidēji ir 3% un tikai vienā gadījumā (no 110) sasniedz 9% (Jansons, 2007, nepublicēti dati).

Iedzimstamības koeficienta vērtības nav absolūts un vispārināms lielums, tās atkarīgas no populācijas vai eksperimentālās kopas (ģimenēm), vides apstākļiem eksperimenta teritorijā, kā arī fenotipisko mērījumu veida un precizitātes (Falconer, Mackay, 1996).

Populācijas ietekmi nosaka fakts, ka dažādās populācijās (vai eksperimentālajās grupās) atšķiras alēļu pārstāvētības biežums (frekvence), tātad atšķiras ģenētiskā „bāzes” vērtība, no kuras tiek veikta izlase un iedzimstamības koeficienta aprēķins (Falconer, Mackay, 1996).

Vides ietekme atkarīga no apstākļu daudzveidības (kokiem – augsnes apstākļi, konkurence): jo augstāka apstākļu variācija, jo zemāka iedzimstamības koeficienta vērtība (Falconer, Mackay, 1996). Koku savstarpējās konkurences ietekme atkarīga no sākotnējā stādīšanas attāluma un koku skaita katrā ģimenē, eksperimenta dizaina (parceļu veida, atkārtojumu skaita), kā arī koku vecuma uzmērīšanas brīdī. Augsnes apstākļu variācija atkarīga no eksperimenta vietas izvēles, atkārtojumu skaita un izvietojuma – jo precīzāk atkārtojums „kopē” vides apstākļu atšķirības, jo lielāka daļa no šo atšķirību ietekmes ir starp atkārtojumiem un tātad var tikt izslēgta, koriģējot datus. Lielāks koku skaits katrā ģimenē sniedz iespējas precīzāk novērtēt to vecākus. Svarīgs ir arī eksperimenta dizains – parceļu veids (bloku, rindu, vienkoka) un izvēlēto atkārtojumu skaits. Tas nozīmē, ka pēc būtības iedzimstamības koeficients norāda nevis aditīvā ģenētiskā efekta daļu kopējā pazīmes dispersijā, bet to aditīvā ģenētiskā efekta daļu, kuru iespējams konstatēt konkrētajos eksperimentālajos apstākļos. Zema kādas pazīmes iedzimstamības koeficienta vērtība var nozīmēt gan to, ka pazīmi vairāk ietekmē vides apstākļi nekā aditīvais ģenētiskais efekts, gan arī to, ka konkrētais eksperiments nav atbilstošs pazīmes ģenētiskās nosacītības novērtēšanai.

Veicot atkārtotus mērījumus dažādos vecumos vienam un tam pašam indivīdam, iespējams iegūt precīzākus rezultātus (augstākas iedzimstamības koeficienta vērtības), ja pazīmes fenotipiskajām vērtībām ir zema atkārtojamība laikā un/vai telpā (Falconer, Mackay, 1996).

Tas saskan ar V. Ronas formulas ideju selekcijas efekta (R) aprēķinam klonu un provenienču selekcijas gadījumā:

$$R=r_e*r_t*r_y*S, \tag{4}$$

kur

S – selekcijas starpība;

$r_e$  – pazīmes ekoloģiskās stabilitātes korelācijas koeficients;

$r_t$  – korelācijas koeficients, kas rāda pazīmes stabilitāti laikā (atkārtotos mērījumos dažādā vecumā);

$r_y$  – pazīmes stabilitāte, ja pēcnācēji izaudzēti no dažādu sēkļu ražas gadu sēklām.

Taču jāņem vērā, ka iedzīstamības koeficienta vērtības, kuras iegūst, veicot atkārtotus iedzīstības pārbaužu mērījumus, var izmantot tikai tad, ja atkārtotajiem mērījumiem ir vienāda dispersija un tie reprezentē vienu un to pašu ģenētisko īpašību (Falconer, Mackay, 1996).

Tas nozīmē, ka meža selekcijā, vismaz izmantojot ģeneratīvā ceļā iegūtas ģimenes, atkārtotu mērījumu izmantošanas iespējas ir ierobežotas:

- 1) atkārtoti veicot mērījumus, piemēram, 1-2 gadu vecumā un 2-4 gadu vecumā, nav pamata pieņemt, ka vienu un to pašu pazīmi (piemēram, koku augstumu) ietekmē viens un tas pats gēnu komplekss (Hodge, White, 1992). Ja pirmajos dažos augšanas gados nozīmīga loma ir sēkļu materiālam (barības vielu daudzumam sēklā, ko ietekmē mātes koka ģenētiskie faktori un augšanas apstākļi), kā arī iespējamai barošanas vai laistīšanas režīma, vai augsnes apstākļu nevienmērībai stādu audzēšanas laikā, tad dažus gadus vēlāk nozīmīgāka loma šīs pašas pazīmes noteikšanā var būt spējai konkurēt par barības un ūdens resursiem ar apkārtējo veģetāciju (tātad citam ģenētisko faktoru kompleksam);
- 2) veicot eksperimentus augšanas kamerās, kontrolētos gaismas, barošanas, mitruma un temperatūras apstākļos, tikai atsevišķos gadījumos un dažām pazīmēm konstatēta cieša ģimeņu vidējo vērtību korelācija 1-3 gadus veciem sējeņiem un 10-30 gadus veciem kokiem (Jonsson et al., 2000; Nienstaed, Riemenschneider, 1984; Sonesson et al., 2001);
- 3) mērījumiem, kuri veikti līdz 7-8 gadu vecumam, raksturīgas zemākas iedzīstamības koeficienta vērtības nekā vēlāk veiktiem, kā arī zema ģenētiskā korelācija ar vēlāk iegūtajiem rezultātiem, tātad ģimeņu ranžējumā var būt nozīmīgas neprecizitātes, kuras pilnīgi novērst nav iespējams (Haapanen, 2001; Hodge, White, 1992; Jansson et al., 2003; Nienstaed, Riemenschneider, 1984). Ģenētiskā korelācija tiek aprēķināta pēc formulas (van Buijtenen, 1992; Williams, Matheson, 1991):

$$r_g = \frac{Cov_{a1a2}}{\sqrt{\sigma_{a1}^2 \sigma_{a2}^2}} = \frac{\sigma_{(a1+a2)}^2 - \sigma_{a1}^2 - \sigma_{a2}^2}{2\sqrt{\sigma_{a1}^2 \sigma_{a2}^2}}, \tag{5}$$

kur

$a_1, a_2$  – dažādu pazīmju vai vienas un tās pašas pazīmes mērījumi dažādā koku vecumā;

Cov – kovariācija;

$\sigma^2$  – dispersija;

- 4) atkārtoti mērījumi turpmākā eksperimenta augšanas gaitā nozīmīgi paaugstina izmaksas, turklāt, saslēdzoties vainagu (un sakņu) sistēmām un sākoties konkurencei, izmainās pazīmes fenotipiskās dispersijas vērtības;
- 5) tomēr, ja nepieciešama ģenētisko parametru novērtēšana, izslēdzot nevienmērīgas saglabāšanās (audzes pirmajos augšanas gados) vai kopšanas ciršu ietekmi, atkārtotu

mērījumu dati var tikt izmantoti un tie paaugstina rezultātu precizitāti (Wei, Borralho, 1998).

Iedzīstamības koeficients reti kad var tikt aprēķināts 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 par pamatu aprēķinam, vai arī eksperimenta apstākļu dažādībai (Haapanen, 2001; Jansson et al., 2003).

Indivīda noteiktas pazīmes fenotipiskās vērtības novirze no populācijas (eksperimentālās kopas) vidējās vērtības (P) sastāv no divām komponentēm: ģimenes, pie kuras pieder šis indivīds, novirzes no populācijas vidējās vērtības ( $P_f$ ) un indivīda novirzes no ģimenes vidējās vērtības ( $P_w$ ), tātad:

$$P = P_f + P_w \quad (5)$$

Izmantojot šo sakarību, var izdalīt 3 koku atlases veidus.

1. Masu atlase, kad selekcija tiek veikta, pamatojoties tikai uz indivīdu fenotipiskajām pazīmes vērtībām, komponentēm  $P_f$  un  $P_w$  ir vienāda nozīme. Netiek saglabāti dati par indivīdu radniecību, tie krustojas brīvi, un materiālu atlasa, balstoties uz indivīdu fenotipiskajām pazīmēm (Falconer, Mackay, 1996).
2. Individuālā atlase tāpat tiek veikta, ņemot vērā abas komponentes – vispirms no sākotnējā materiāla tiek izvēlēti fenotipiski pārākie augi (kandidāti). Tiem veiktas iedzīmtības pārbaudes: tātad labāko koku atlasei veicot salīdzināšanu starp ģimenēm (Misiņa, 1991; Naudiņš, 1972).
3. Ģimeņu atlase notiek, balsoties tikai uz attiecīgās pazīmes ģimeņu vidējām vērtībām ( $P_f$  komponenti), citiem vārdiem sakot – atlases vienība ir nevis indivīds, bet ģimene. Kā zināms, apkārtējās vides faktoru noteiktās individuālu koku fenotipiskās novirzes no ģimenes vidējās vērtības ir gan pozitīvas, gan negatīvas un, aprēķinot šo vērtību, tās savstarpēji izlīdzinās. Tātad ģimenes vidējā fenotipiskā vērtība ir tuvāka tās ģenētiskajai vērtībai nekā katra individuāla koka fenotipiskā pazīmes vērtība. Šī selekcijas veida izmantošanas priekšrocības pieaug, paaugstinoties vides faktoru ietekmei pazīmes dispersijā, respektīvi, samazinoties  $h^2$  vērtībām (Falconer, Mackay, 1996). Vērtējot 14 Latvijas parastās priedes brīvapputes pēcnācēju pārbaužu stādījumus vecumā no 15 līdz 32 gadiem, koku caurmēra, augstuma un stumbra tilpuma iedzīstamības koeficientu vērtības bija robežās no 0,01 līdz 0,53, (Jansons, 2007, npublicēti dati), kas ir saskaņā ar kaimiņvalstīs iegūtajiem rezultātiem (Danusevičius, 2000; Hannrup et al., 1998; Kowalczyk, 2005). Tātad ģimeņu atlases izmantošanai meža selekcijā ir priekšrocības salīdzinājumā ar masu atlasī. Lai ģimeņu atlase būtu efektīva, svarīgi, ka vienāda mikrovide ģimenes ietvaros nosaka nelielu daļu no pazīmes dispersijas (vienveidīgu augšanas apstākļu noteiktā korelācija starp kokiem ģimenes ietvaros iespējami zema), respektīvi, tiek izmantotas maza koku skaita bloku vai rindu (galējā gadījumā – vienkoka) parces. Jo lielāks ir koku skaits katrā ģimenē, jo precīzāka (tuvāka faktiskajai ģenētiskajai) ir tās vidējā (izlīdzinātā) vērtība. Taču sakarība nav lineāra, un svarīgāka loma ir eksperimenta dizainam (koku izvietojumam parcelēs un atkārtojumu skaitam) nekā absolūtajam koku skaitam katrā ģimenē.

4. Atlase ģimenes ietvaros – kritērijs ir indivīda fenotipiskās atšķirības no attiecīgās ģimenes vidējās vērtības ( $P_w$ ). Metodes efektivitāte pieaug, palielinoties līdzībai mikrovides apstākļos starp vienas ģimenes indivīdiem. No pēcnācēju pārbaužu ierīkošanas viedokļa tas nozīmē liela koku skaita bloku parcelu izmantošanu ar iespējami homogēniem apstākļiem parces ietvaros (Falconer, Mackay, 1996).

Meža koku selekcijā galvenokārt tiek izmantota individuālā atlase, katru no vecāku kokiem iesaistot vienā vai divās krustojumu kombinācijās un izvēloties kandidātus no katras ģimenes pēc to fenotipa (atšķirībām no ģimenes vidējās vērtības). No kandidātiem tiek iegūtas sēklas (vai tos pavairo veģetatīvi), un tiek ierīkotas iedzimtības pārbaudes, kuru rezultātā izvēlas vienādu skaitu labāko koku (parasti 1 vai 2) no katras krustojumu kombinācijas selekcijas darba turpināšanai. Šāda metode nodrošina zemāko radniecības uzkrāšanos un saglabā augstāko ģenētiskās daudzveidības pakāpi selekcijas populācijā. Atsevišķos gadījumos katrs no vecāku kokiem var būt iesaistīts lielākā skaitā krustojumu kombināciju – tad jau pirmajā fāzē tiek veikta salīdzināšana starp ģimenēm, un kandidātus atlasa tikai no labākās vai divām labākajām ģimenēm. Lielāks krustojumu skaits nodrošina, ka vismaz dažiem no tiem būs pietiekami daudz sēklu iedzimtības pārbaudēm, kā arī paaugstina varbūtību atrast vecāku koku pārus ar augstām specifiskajām kombinatīvajām spējām.

Lai noteiktu selekcijas efektu ( $R$ ) katrā no atlasē variantiem, tiek izmantota līdzīga formula (Falconer, Mackay, 1996).

$$\text{Individuālā atlasē: } R=i*\sigma_p*h^2, \quad (6)$$

kur

$i$  – atlasē intensitāte (proporcionāli no pazīmes standartnovirzes vērtības attiecīgajā eksperimentā);

$\sigma_p$  – pazīmes fenotipiskā standartnovirze;

$h^2$  – individuālu koku fenotipisko vērtību iedzīmstamības koeficients.

Ģimeņu atlasē, kur kritērijs ir ģimeni pārstāvošo indivīdu vidējā vērtība attiecīgajai pazīmei:

$$R=i*\sigma_f*h^2_f, \quad (7)$$

kur

$\sigma_f$  – ģimeņu vidējo vērtību standartnovirze;

$h^2_f$  – ģimeņu (vidējo vērtību) iedzīmstamības koeficients.

$$\text{Atlasē starp kokiem ģimenes ietvaros: } R=i*\sigma_w*h^2_w, \quad (8)$$

kur

$\sigma_w$  – fenotipisko vērtību standartnovirze ģimeņu ietvaros;

$h^2_w$  – iedzīmstamības koeficients fenotipisko vērtību novirzei no ģimenes vidējās vērtības.

Katram no atšķirīgajiem atlasē veidiem un selekcijas efektiem jāizvēlas arī adekvāts iedzīmstamības koeficients. Šai kontekstā svarīgi atcerēties, ka iedzīmstamības koeficients raksturo selekcijas darba ietekmi uz pazīmes vērtībām nākamajā (atlasīto īpatņu pēcnācēju) paaudzē. Veicot vecāku koku atlasē pēc to pēcnācēju īpašībām (tātad faktiski atlasē starp ģimenēm), lieto ģimeņu iedzīmstamības koeficientu. Tas raksturo ģimeņu ranžējuma pēc fenotipiskajām vērtībām atbilstību ranžējumam pēc aditīvā ģenētiskā efekta noteiktajām vērtībām (precizitāti), tādēļ var tikt saukts arī par pēcnācēju pārbaužu iedzīmstamības koeficientu.



Ģimeņu iedzimstamības koeficienta aprēķināšanai izmanto sakarību:

$$h_f^2 = \frac{\sigma_f^2}{\left( \sigma_f^2 + \frac{\sigma_{bf}^2}{b} + \frac{\sigma_e^2}{bn} \right)}, \quad (9)$$

kur

$h_f^2$  – ģimeņu iedzimstamības koeficients

$\sigma_f^2$  – aditīvā ģenētiskā efekta noteiktā (ģimeņu) dispersijas komponente;

$\sigma_{bf}^2$  – atkārtojuma un ģimenes mijiedarbības (parceles) dispersijas komponente;

$\sigma_e^2$  – vides apstākļu noteiktā (modelī neietvertā) dispersijas komponente;

$b$  – atkārtojumu skaits (ja visas ģimenes nav pārstāvētas visos atkārtojumos, izmanto vidējo atkārtojumu skaitu ģimenei);

$n$  – vidējais koku skaits parcelē.

Attiecīgās dispersijas komponentes var tikt aprēķinātas, veicot daudzfaktoru dispersijas analīzi pēcnācēju pārbaužu datiem, kā vienību izmantojot individuālu koku fenotipiskos mērījumus vai pazīmes vidējo vērtību parcelē. Dispersijas komponenti katras parces ietvaros iespējams korekti aprēķināt tikai, izmantojot individuālu koku fenotipiskos mērījumus (Hodge, White, 1992). Nosakot ģimeņu vidējās vērtības pēc kādas no pazīmēm, matemātiski korekti vispirms aprēķināt ģimeņu vidējās vērtības pa parcelēm (atspoguļojot augšanu katrā atkārtojumā specifiskajos apstākļos) un no šiem datiem – vidējo vērtību eksperimentā.

Ģimeņu iedzimstamības koeficienta ( $h_f^2$ ), kuru izmanto, veicot aprēķinus par vecāku koku atlasī pēc pēcnācēju pārbaužu rezultātiem, vērtības vairumā gadījumu ir ievērojami augstākas kā individuālu koku iedzimstamības koeficientam ( $h_i^2$ ), kuru izmanto, veicot aprēķinus par atlasī starp vienas ģimenes pēcnācējiem. Ģimeņu iedzimstamības koeficienta pielietojuma piemēri un vērtības: Haapanen (1996), Loo-Dinkins, Tauer (1987), Loo-Dinkins et al. (1990), White, Hodge (1992).

Starpība starp šiem diviem rādītājiem ( $h_f^2$  un  $h_i^2$ ) pēc būtības izsaka pēcnācēju pārbaužu jēgu – tas ir – cik precīzāk iespējams atlasīt ģenētiski augstvērtīgākos kokus, izmantojot to pēcnācēju pārbaužu rezultātus, nevis tikai fenotipiskos mērījumus. Tāpat šī starpība norāda, cik precīzāka ģenētiski vērtīgāko (pārāko pēc noteiktas pazīmes) īpatņu noteikšanā ir atlase starp ģimenēm nekā atlase ģimenes ietvaros.

Piemēram, izmantojot 10 parastās priedes brīvapputes pēcnācēju pārbaužu stādījumus (26 – 32 gadu vecumā) un analizējot koku augstumu, konstatēts, ka sešos no tiem individuālu koku iedzimstamības koeficientu vērtības koku augstumam ir robežās no 0,13 līdz 0,25, vidēji  $0,21 \pm 0,09$ . Tātad dotajos eksperimentālajos apstākļos iespējams noteikt, ka tikai 20% no kāda koka augstuma pārākuma pār citiem nosaka aditīvais ģenētiskais efekts, pārējā daļa (80%) ir vides apstākļu (augsnē, konkurences faktori, trapes klātbūtne u.c.) un citu ģenētisko faktoru (kurus nav iespējams konstatēt) ietekmēta. Turpretī ģimeņu iedzimstamības koeficienta vērtības šajos pašos eksperimentos ir no 0,19 līdz 0,71, vidēji  $0,45 \pm 0,18$ . Tas nozīmē, ka, atlasot mātes kokus saskaņā ar pēcnācēju pārbaužu rezultātiem, iespējas precīzi izvēlēties ģenētiski pārākos mātes kokus ir vidēji divas (maksimāli gandrīz trīs) reizes augstākas. Līdzīgas un augstākas ģimeņu un individuālu koku iedzimstamības koeficientu vērtības konstatētas arī parastās priedes stādījumos Somijā (Haapanen, 1996, 2001) un Zviedrijā (Jansson et al., 2003; Olsson, Ericsson, 2002).

Pazīmes fenotipisko mērījumu variācija ir visplašākā, to ietekmē gan atšķirīgi vides, gan ģenētiskie faktori. Šis stāvoklis raksturīgs pluskoku atlasei. Faktiskajai ģenētiskajai variācijai tuvāku rezultātu iespējams iegūt, samazinot vides faktoru ietekmi: savstarpēji salīdzinot viena vecuma kokus stādījumā ar iespējami homogēniem vides apstākļiem. Šis stāvoklis atbilst individuāli labāko koku atlasei ģimeņu ietvaros iedzimtības pārbaužu stādījumos. Vides faktoru ietekmi papildus iespējams izslēgt, izmantojot stādījumus ar lielu atkārtojumu skaitu. Tas atbilst vecāku koku atlasei pēc pēcnācēju pārbaužu rezultātiem, t.i., atlasei starp ģimenēm. Starpības starp ģimenēm būtu tikai ģenētisko faktoru noteiktas, ja katra ģimene pārbaudēs tiktu pārstāvētā ar bezgalīgi lielu koku skaitu bezgalīgi daudzos atkārtojumos. Praktiskā gadījumā daļa no starpības vienmēr ir vides apstākļu noteikta.

Ģimeņu iedzimstamības koeficienta aprēķināšanas formula norāda, ka tā vērtības ievērojami ietekmē izvēlētais pēcnācēju pārbaužu stādījuma dizains – tas, cik efektīvi visas ģimenes tiek pārstāvētas visā eksperimentā esošajā augšanas apstākļu variācijā. Ja eksperiments ar to pašu materiālu ierīkots vairākās stādījuma vietās, saucēja summai var pievienot  $\frac{\sigma_{ef}^2}{t}$ , tātad stādījuma vietas un ģimenes mijiedarbības komponenti, kura daļiņa ar stādījuma vietu skaitu. Tas:

1) paaugstina iegūto ģimeņu iedzimstamības koeficienta vērtības pārākumu pār atbilstošu individuālu koku iedzimstamības koeficienta vērtību;

2) paaugstina rezultātu pielietojamību – jo vairāk stādījumu vietās (tātad atšķirīgos apstākļos) noteikta mātes koka pēcnācēji ir starp labākajiem, jo drošāk to rekomendēt izmantošanai meža atjaunošanai, tādēļ ka iegūtais sēklu/stādāmais materiāls arī tiks izmantots atšķirīgos augsnes apstākļos.

Nepieciešamība pēcnācēju pārbaužu stādījumus ierīkot vairākas vietās ir aktuāla arī, lai korekti aprēķinātu  $h^2_i$ . Ja vērtējums tiek veikts tikai vienā eksperimentā, genotipa un vides mijiedarbības ietekmes komponente nevar tikt aprēķināta, un tās vērtība faktiski tiek pieskaitīta ģimenes komponentei ( $\sigma^2_f$ ), to palielinot (Hodge, White, 1992).

Parastās priedes stādījumos Somijā konstatēts, ka viena ekoloģiskā fona (eksperimenta vietas) ietvaros aprēķinātās iedzimstamības koeficienta vērtības vidēji par 50% augstākas nekā ar vairāku stādījuma vietu datiem pamatotās (Haapanen, 2001), līdzīgi Hodge, White (1992) secinājuši, ka vērtības ir 1,5 – 2 reizes augstākas. Analizējot koku augstumu parastās priedes pēcnācēju pārbaužu stādījumos Latvijā, konstatēts, ka viena eksperimenta ietvaros noteiktais individuālu koku iedzimstamības koeficients par 20 – 130% augstāks nekā no vairāku stādījuma vietu datiem kopā aprēķinātais (Jansons, 2007, npublicēti dati). Daļa no zemajām ģenētisko korelāciju vērtībām starp atsevišķām pēcnācēju pārbaužu vietām saistīta ar zemas precizitātes eksperimentiem (neliels skaits atkārtojumu, kuri neseko dabiskajām augsnes apstākļu izmaiņu robežām) (Haapanen, 1996).

Jau iepriekš norādīts, ka iedzimstamības koeficients ir atkarīgs no eksperimentālās kopas (ģenētiskajām īpatnībām), kuras ietvaros tas aprēķināts, un koku skaita ģimenē. Aprēķina precizitāte atkarīga arī no ģimeņu skaita eksperimentā. Lai šīs sakarības novērtētu, analizēti 7 parastās priedes brīvapputes iedzimtības pārbaužu stādījumu dati, aprēķinot koku augstuma un stumbra tilpuma  $h^2_i$  un  $h^2_f$  vērtības un to standartklūdas.

Aprēķinos būtu iespējams izmantot butstrapa metodi, taču likumsakarību izskaidrošanai katrā eksperimentā kalkulācijas veiktas atsevišķi pēc shēmas:

- 1) pēc nejaušības principa no kopējā daudzuma atlasa noteiktu ģimeņu skaitu (veselos desmitos: 10, 20, 30, .....80), izveidojot paraugkopu;
- 2) katrai paraugkopai veic ģenētisko parametru aprēķinus;
- 3) katra ģimeņu skaita (10, 20, 30, ....80) paraugkopa tiek atlasīta un aprēķini veikti 5 reizes.

Tādējādi izkliede vienas paraugkopas (ar noteiktu ģimeņu skaitu) ietvaros atspoguļo ģenētisko faktoru ietekmi uz rezultātu, savukārt izmaiņu tendence (vidējās vērtības, piemēram, paraugkopā ar 10 un 20 ģimenēm) – ģimeņu skaita ietekmi. Par iegūto ģenētisko parametru precizitāti raksturojošu lielumu izvēlēta to standartklūda. Lai iegūtu viegli salīdzināmus datus, standartklūdas vērtība attiecināta pret parametra vērtību un izteikta procentos.

Konstatēts, ka gan koku augstuma, gan stumbra tilpuma novērtējuma precizitāte ir samērā nemainīga, kamēr ģimeņu skaits lielāks par 40 (atbilstošais koku skaits atsevišķos eksperimentos lielāks par 700 – 1300), taču, ģimeņu skaitam samazinoties, precizitātes rādītāju izklides amplitūda nozīmīgi palielinās, un vidēji iedzimstamības koeficientu novērtējuma precizitāte kļūst zemāka. Stumbra tilpuma iedzimstamības koeficientam konstatētas augstākas relatīvās kļūdas nekā augstuma iedzimstamības koeficientam.

Konstatēts, ka aprēķinātā iedzimstamības koeficienta vērtība nav atkarīga no ģimeņu skaita: izlīdzinātās logaritmiskās līknes starp paraugkopām ar dažādu ģimeņu skaitu  $r^2$  vidējā vērtība individuālu koku iedzimstamības koeficientam ( $h^2_i$ ) 0,02 un ģimeņu iedzimstamības koeficientam ( $h^2_f$ ) 0,03, stumbra tilpumam attiecīgi 0,01 un 0,01. Rezultāts apstiprināts arī ar divfaktoru dispersijas analīzi (ģimeņu skaita ietekme uz iedzimstamības koeficienta vērtību nav būtiska). Divfaktoru dispersijas analīzē (paraugkopas ar ģimeņu skaitu no 10 līdz 40) konstatēts, ka ģimeņu skaita ietekme uz koku augstuma un stumbra tilpuma iedzimstamības koeficientu standartklūdām ir būtiska ( $\alpha=0,001$ ) (izņemot  $h^2_i$  standartklūdu stumbra tilpumam).

Samazinoties izvēlētajam ģimeņu skaitam, līdzīgi samazinās arī koku skaits, uz kuru fenotipisko mērījumu pamata aprēķini veikti. Konstatēts, ka koku skaita korelācija ar iedzimstamības koeficientu vērtībām nav būtiska, taču ar standartklūdu vērtībām ir būtiska ( $\alpha=0,01$ ), izņemot standartklūdu stumbra tilpumam. Koku skaita un ģimeņu skaita ietekmi uz standartklūdas vērtībām ar izvēlēto metodiku nav iespējams atdalīt.

Veicot divfaktoru dispersijas analīzi koku augstuma un stumbra tilpuma iedzimstamības koeficientiem, par vienu no faktoriem izvēloties ģimeņu skaitu, par otru – stādījuma vietu, turklāt analīzē ietverot vienu un to pašu mātes koku brīvapputes pēcnācēju ģimenes vienādā vecumā, konstatēts, ka izvēlēta ģimeņu skaita (no 10 līdz 40) ietekme uz iedzimstamības koeficientu vērtībām nav būtiska, bet stādījuma vietas – ir būtiska ( $\alpha=0,001$ ). Tas saskan ar iepriekš aprakstīto pētījumu rezultātiem un liecina, ka objektīvu iedzimstamības koeficienta vērtību iegūšanai pēcnācēju pārbaudes vienai un tai pašai eksperimentālajai kopai nepieciešamas izvietot vairākās stādījumu vietās.

Var secināt, ka aprēķinu kļūdas vērtība atkarīga no izvēlēto ģimeņu un uzmērīto koku skaita. Ierīkojot stādījumu ar mazāk kā 40 ģimenēm, iegūto rezultātu ( $h^2_i$  un  $h^2_f$  vērtību)

precizitāte ir zemāka, un pastāv augstāks risks vispār neiegūt ģenētisko parametru novērtējumu nekā stādījumos ar lielāku ģimeņu skaitu. Ja tomēr šāda stādījuma ierīkošana ir nepieciešama, jāizvēlas iespējami liels koku skaits katrā ģimenē (>60 eksperimenta ierīkošanas laikā), kuri izvietoti iespējami lielākā skaitā atkārtojumu.

## ĢENĒTISKO PARAMETRU APRĒĶINA INFORMĀCIJAS BĀZE

Dati ģenētisko parametru aprēķinam tiek iegūti no pēcnācēju pārbaužu stādījumiem. Pēcnācēju pārbaudes tiek ierīkotas ar mērķi objektīvi novērtēt un savstarpēji salīdzināt atsevišķu koku piemērotību izmantošanai nākamās meža paaudzes (sēklu materiāla stādu ražošanai) ieguvei. Tās atšķiras pēc izmantotā materiāla (brīvapputes vai kontrolēto krustojumu pēcnācēji; ģeneratīvi vai veģetatīvi pavairots), kā arī ierīkošanas vietas, stādījuma dizaina.

Stādījuma vieta un biežums nozīmīgi ietekmē rezultātu ieguves laiku un atsevišķos gadījumos arī precizitāti. Selekcijas materiāla pārbaudēm nepieciešams ierīkot vairākus eksperimentus, lai novērstu risku zaudēt rezultātus dažādu faktoru (piemēram, ugunsgrēka) ietekmē (Zhelev et al., 2003), kā arī būtu iespējams atlasīt piemērotākos genotipus noteiktiem augšanas apstākļiem (piemēram – salnu apdraudētām vietām – Rone, 1984) un klimatam, kā arī iespējami plašai vides apstākļu amplitūdai piemērotus genotipus. Analizējot parastās priedes un egles 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 (atšķirīgu no šī brīža rekomendācijām) konkrētai vietai piemērotāko sēklu materiālu. Bez tam iespējams augstāks sala bojājumu risks, palielinoties temperatūru svārstību amplitūdai ziemā (Beuker, 1994; Hänninen, 1991; Oleksyn et al., 1998; Persson, 1998; Persson, Beuker, 1997; Schmidtling, 1994). Dažāda sēklu materiāla augšanas ritma piemērotību konkrētas vietas klimatiskajiem apstākļiem iespējams novērtēt ar salcietības pārbaudēm, salīdzinot rezultātus ar zināmu, piemērotu materiālu (Aho, 1994; Nilsson, Eriksson, 1986). 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, rekomendējams 1 – 2 papildus stādījumus ierīkot ārpus noteiktās selekcijas zonas, kā tas jau tiek realizēts Zviedrijā un Somijā (Danell, 1993; Haapanen, 2005).

Analizējot pēcnācēju pārbaužu eksperimentus Somijā (Annala, 1999; Haapanen, 1996, 2001), konstatēts, ka precīzākus rezultātus agrāk iespējams iegūt, izmantojot stādījumus ar lielu sākotnējo biežumu (8800-10000 koki\*ha<sup>-1</sup>), ierīkotus lauksaimniecības zemēs. Šāda faktoru kombinācija nodrošina ātru koku augšanu un vainagu saslēgšanos, tādēļ jau 8-10 gadu vecumā veiktais novērtējums ir ar augstu precizitāti (Mikola, 1985; Xie, Ying, 1996). Salīdzinājumam – retākos stādījumos (2500 koki\*ha<sup>-1</sup>) meža zemēs līdzīgu precizitāti iespējams sasniegt tikai ap 16 gadu vecumu. Stādījumos uz lauksaimniecības zemēm augsnes apstākļi visa eksperimenta platībā ir relatīvi homogēni, tādēļ var precīzāk konstatēt ģenētiski noteiktās atšķirības starp atsevišķu koku pēcnācējiem.

Sākotnējā stādīšanas attāluma (tātad arī, iespējams, juvenīlās saglabāšanās) ietekme var būt nozīmīgāka nekā augsnes ietekme. Izmantojot augstu sākotnējo biežumu, iespējams to pašu koku skaitu izvietot mazākā platībā, tādējādi augsnes apstākļu atšķirības eksperimenta ietvaros ir zemākas, un ģenētisko faktoru novērtējums precīzāks.

Latvijā konstatēta augšanas apstākļu ietekme uz ģimeņu ranžējumu gan eglei (Rone, 1973), gan priedei (Jansons, 2005), tādēļ rekomendēts stādījumus ierīkot vairākos meža tipos, galvenokārt tajos, kuros sagaidāms lielākais selekcijas darba rezultāts un plašākā stādāmā materiāla izmantošana. Literatūrā trūkst informācijas par stādījuma biežuma ietekmi uz ģimeņu ranžējumu – respektīvi, vai produktīvākās ģimenes augsta biežuma stādījumos ir produktīvākās arī tradicionāli mežsaimniecībā meža atjaunošanai izmantotajā biežumā. Kamēr šis jautājums nav eksperimentāli novērtēts, rekomendējams stādījumus ierīkot ar praktiski (meža atjaunošanā) pielietoto vai nākotnē plānojamo sākotnējo koku skaitu uz ha. Tas nodrošina arī relatīvi ilgāku eksperimenta saglabāšanas iespēju pētnieciskām vajadzībām, jo ilgāku laiku nav nepieciešama kopšanas cirte, kā arī konkurences faktoru ietekmē nesākas dabiskā atmiršana – tātad iespējams saglabāt lielāku koku skaitu katrā ģimenē.

Nepieciešamo koku skaitu ģimenei, stādīšanas attālumu, kā arī eksperimenta dizainu lielā mērā nosaka eksperimenta mērķis. Kontrolēto krustojumu stādījumus kandidātu (augstvērtīgu koku sēklu plantāciju ierīkošanai vai selekcijas darba turpināšanai) izvēlei ģimeņu ietvaros vai fenotipiskajai atlasei rekomendējams ierīkot, izmantojot liela izmēra bloku parces ar 2-4 atkārtojumiem, 1-2 stādījumu vietās. Šajā gadījumā nav būtiska ģimeņu savstarpēja salīdzināšana (ranžēšana), bet atšķirību starp kokiem ģimeņu ietvaros novērtēšana. Tādēļ svarīgi, lai vienas ģimenes koki atrastos iespējami vienādos apstākļos. Tāpat rekomendējams izmantot samērā lielus stādīšanas attālumus, paredzot eksperimentu ilgāku saglabāšanu. Veicot atlasī starp kandidātu ģimenēm ar mērķi izvēlēties labākos mātes kokus, nozīmīgi izmantot eksperimenta dizainu ar augstāko statistisko efektivitāti – vienkoka parces iespējami lielā skaitā atkārtojumu. Tas nodrošina iespējas visprecīzāk novērtēt ģenētiski noteiktās atšķirības, jo katra mātes koka pēcnācēji izvietoti iespējami plašā dažādu konkurences un vides (augšnes, reljefa) apstākļu spektrā eksperimenta ietvaros (Haapanen, 1992, 1995).

Izmantojot vienkoka parces, eksperimentu ierīkošana ir vienkāršāka, taču kopšana (saglabājot vienmērīgu koku reprezentāciju ģimenēs un dažādās eksperimenta vietās) ir sarežģīta, koku atlase ģimeņu ietvaros neprecīza.

Ja nepieciešama pietiekami efektīva atlase gan starp ģimenēm, gan ģimeņu ietvaros, rekomendējams izmantot nelielas (6-10 koku) rindu parces, 6 vai vairāk atkārtojumos, kā tas tiek praktizēts *Pinus taeda* un *Pinus elliotti* stādījumos. Tādējādi iespējams katrai ģimenei katrā atkārtojumā izvēlēties citus „kaimiņus”, samazinot nevienmērīgas konkurences ietekmi; atkārtojumu skaits ir pietiekami liels, lai aptvertu eksperimentā esošo iespējamo augsnes variāciju un rezultātus būtiski neietekmētu zema saglabāšanās (piemēram, slimības, kā sakņu trupe, vai citu faktoru ietekmē) kādā stādījuma daļā (White et al., 2003; Xiang et al., 2003.). Līdzīgu dizainu rekomendē izmantot arī Wellendorf (2006, pers. kom.) parastās egles selekcijā (4 koki un 8 atkārtojumi). Izmantojot mazāku atkārtojumu skaitu, tiek nozīmīgi palielināta rezultātu kļūda (Haapanen, 1995). Rindu parču izmantošana tikai nedaudz paaugstina rezultātu precizitāti, salīdzinot ar tāda paša koku skaita bloku parcelēm, taču, uzmērot pēcnācēju pārbaužu stādījumus Latvijā, konstatēts, ka darba efektivitāte ir daudz augstāka, strādājot eksperimentos ar rindu, nevis bloku parcelēm. Rindu parču izmantošana

nodrošina iespēju efektīvāk veikt sistemātisku kopšanu, ilgstoši saglabājot stādījumu ģenētisko efektu novērtēšanai.

Vērtējot nepieciešamo koku skaitu ģimenei katrā eksperimenta vietā to ranžēšanai, Somijā analizēti 33 parastās priedes pēcnācēju pārbaūžu stādījumi vecumā līdz 20 gadiem. Konstatēts, ka lielu bloku parcelu (25 koki) izmantošana nesniedza papildus informāciju, un tādu pašu rezultātu precizitāti iespējams iegūt, uzmērot tikai 10 kokus katrā parcelē (Haapanen, 1995). Līdzīgi rezultāti iegūti arī Zviedrijā, kur eksperimentos ar vienkoka parcelēm (40 katrai ģimenei), uzmērīšanā būtiski nezaudējot precizitāti, izmantoti tikai 30 – 50 % (t.i., 12-20) koku (Jansson et al., 2003).

Precīzu rezultātu iegūšanai nepieciešamo koku skaitu ģimenei iespējams aprēķināt, ņemot vērā atlases pazīmju ģenētisko parametru vērtības. Šādu kalkulāciju metodiku izstrādājuši Danusevicius un Lindgren (2002a) visiem 3 minētajiem atlases veidiem: pēc fenotipa (FEN), kā arī pēc kandidātu veģetatīvo (VEĢ) vai ģeneratīvo (ĢEN) pēcnācēju pārbaūžu rezultātiem. Aprēķinā netiek ņemta vērā genotipa-vides mijiedarbības potenciālā ietekme, tādēļ iegūtais rezultāts interpretējams kā optimālais koku skaits vienā eksperimentā, ja rezultātus paredzēts vērtēt atsevišķi (t.i., nepieciešama informācija par ģimeņu ranžējumu noteiktos apstākļos) vai arī visos eksperimentos kopā, ja nepieciešams pēc kompleksas analīzes atlasīt universāli adaptējušās (visiem apstākļiem vienlīdz piemērotas, augstvērtīgas) ģimenes. Kā selekcijas mērķis aprēķinos definēts grupas uzlabojums viena selekcijas cikla gada laikā. Grupas uzlabojums ir starpība starp selekcijas procesā panākto ģenētisko ieguvumu (selekcijas efektu) un paaugstināto radniecības pakāpi (starp indivīdiem grupā), kura pārvērsta tādās pašās mērvienībās kā ieguvums.

Ja iedzimstamības koeficienta vērtība ir 0,1, optimālais ģimenes lielums VEĢ, FEN un ĢEN atlases veidam ir attiecīgi 20 orteti, 15 rameti katram, 182 koki un 11 koki, 47 pēcnācēji katram. Augstākas iedzimstamības koeficienta vērtības nosaka mazāku optimālo ģimenes lielumu fenotipiskās atlases gadījumā, kā arī lielāku pārbaudāmo koku (ortetu vai sibu) skaitu un mazāku katram no tiem nepieciešamo pēcnācēju (rametu vai ģeneratīvo pēcnācēju) skaitu. Ātraudzību un kvalitāti raksturojošajām pazīmēm biežāk pārstāvētajām meža koku sugām Latvijā un kaimiņvalstīs iedzimstamības koeficienta vērtības parasti ir robežās no 0,05 līdz 0,25 (Haapanen et al., 1997; Hannrup et al., 1998; Jansons, 2006a,b; Olsson, 2001; Rosvall, 1999; Velling, 1982), tātad optimālā koku skaita rekomendācija veikta faktiskajai situācijai.

Veicot salīdzinājumu starp atlases veidiem, konstatēts, ka augstāko grupas uzlabojumu gada laikā iespējams sasniegt, izmantojot veģetatīvo atlasī (VEĢ); atšķirības starp fenotipisko (FEN) un ģeneratīvo (ĢEN) atlasī ir nelielas un par labu fenotipiskajai. Sakarība ir robusta gan pret atšķirīgiem dominances ģenētiskā efekta līmeņiem, gan aditīvā ģenētiskā efekta noteiktām standartnovirzēm mērķa (rotācijas) vecumā, gan dažādu pieņemto ģenētiskā ieguvuma un ģenētiskās daudzveidības saglabāšanas nozīmīguma attiecību, kā arī rotācijas perioda garumu (no 60 līdz 120 gadiem). Ja tiek pieņemts īsāks rotācijas periods (30-40 gadi), atlase pēc fenotipa ir ievērojami pārāka nekā atlase pēc ģeneratīvajām pēcnācēju pārbaudēm, bet atpaliek no veģetatīvajām (Danusevicius, Lindgren, 2002a).

Pielietojot kādu no atlases veidiem, kur rezultāts tiek noteikts saskaņā ar pēcnācēju pārbaūžu rezultātiem (VEĢ, ĢEN), iespējams kandidātus ģimeņu ietvaros izvēlēties, ierīkojot speciālus eksperimentus, gaidot noteiktu laika periodu un tad atlasot fenotipiski labākos (ar priekšatlasi), vai arī tikai saskaņā ar noteiktām stādu īpašībām (bez papildus eksperimentālā perioda). Aprēķini liecina: ja izvēlēts ĢEN atlases veids – tātad kandidāta atlase pēc brīvapputes pēcnācēju pārbaūžu stādījumu rezultātiem, izdevīgi ieguldīt papildus līdzekļus

precīzākas fenotipiskās priekšatlases eksperimentu izveidošanai. Reizē ar to tiek lietderīgi izmantots tāpat nepieciešamais gaidīšanas laiks līdz koku ziedēšanai. Sakarība nav spēkā, ja ziedēšanu iespējams panākt ļoti agrā (2-4 gadu) vecumā (Danusevičius, Lindgren, 2004). Ja paredzēts izmantot veģetatīvās pārbaudes (kas ir precīzākās), tad kandidātu priekšatlase pēc fenotipa nesniedz papildus grupas uzlabojumu gada laikā, tikai palielina kopējo cikla garumu. Tas saistīts ar relatīvi īso laiku ( $\leq 4$  gadi) no sēklu materiāla ieguves līdz iespējai ierīkot veģetatīvos stādījumus, tātad nelielo vecumu, kādā varētu tikt veikta priekšatlase un līdz ar to arī zemu tās precizitāti. Tādēļ šajā gadījumā rekomendējama iespējami ātra kandidātu atlase un pavairošana (Danusevičius, Lindgren, 2002b).

Apkopojot iepriekšējo pētījumu rezultātus, var secināt, ka rekomendējams izmantot veģetatīvās pēcnācēju pārbaudes visos gadījumos, kad tas praktiski ir iespējams, tādējādi nodrošinot augstāko grupas uzlabojumu gada laikā. Ģeneratīvā un fenotipiskā atlase uzrāda līdzīgu rezultātu, taču jāņem vērā, ka fenotipiskā atlase balstās uz pieņēmumiem par genotipa un fenotipa korelāciju, kamēr pēcnācēju pārbaudi izmantošana nodrošina faktiski ģenētiski augstvērtīgāku koku izvēles iespējas.

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). To apstiprina arī dati no Latvijas parastās priedes eksperimentālajiem stādījumiem – salīdzinot tā paša mātes koka klonālās kopijas (iegūtas potējot) un brīvapputes pēcnācējus pēc augstuma 10 gadu vecumā, konstatēts, ka rametu augstumiem raksturīga ievērojami (vidēji 2 reizes) mazāka rezultātu izkliede, kas liecina par mazāku nepieciešamo koku skaitu vienlīdz precīzu rezultātu iegūšanai (Bambe, nepublicēti materiāli). Lai iegūtu precīzu informāciju par atšķirībām starp kandidātiem ar klonālo pēcnācēju pārbaudi palīdzību, jāievēro, ka stādu vecums apsākšanai paredzētā sprauņņa ieguves brīdī būtiski ietekmē sprauņņstāda attīstību un vēlāko augstuma pieaugumu (Rone, 1985), tātad tieši salīdzināšanai izmantojami tikai no viena vecuma ortetiem iegūti rameti. Salīdzinot no sēklām un mikroklonāli pavairotus stādījumus kārpainajam bērzam (vērtēta saglabāšanās, koku augstums, peļu un pārnadžu izraisītie bojājumi), netika konstatētas būtiskas rezultātu (ranžējuma) atšķirības, kas liecina, ka vienlīdz labi analīzei var tikt izmantoti abu tipu materiāli (Viherä-Aarnio, Velling, 2001). Līdzīgi rezultāti konstatēti arī parastajai priedei (Niskanen, 2008), kā arī *Pinus taeda* (McRea et al., 1993). Vērtējot parastās egles selekcijas programmu Zviedrijā, Rosvall et al. (1998) secina, ka klonālās pēcnācēju pārbaudes ir efektīvākas par citiem pārbaudi veidiem arī gadījumos, kad iedzimstamības koeficienta vērtības ir zemas un tiek izmantots neliels rametu skaits no katra kandidāta.

Augstāku ģenētisko ieguvumu no atlases ģimenes robežās iespējams sasniegt, izmantojot lielāku skaitu kandidātu un katru no tiem pārbaudot ar nedaudz (8-10) klonālām kopijām katrā stādījuma vietā, nevis izmantojot dažus kandidātus un lielu skaitu rametu katram (Isik et al., 2004). Līdzīgu tendenci konstatējuši arī Russell un Loo-Dinkins (1993), norādot, ka optimāli būtu izmantot tikai 1-2 rametus no katra kandidāta, stādījumus ierīkojot 2-6 vietās. Tik maza rametu skaita izmantošana no katra klona nepiekrīt Stener un Jansson (2005), norādot, ka pat 3-4 klonālo kopiju izmantošana var būt nepietiekama precīzu rezultātu iegūšanai, īpaši ņemot vērā, ka dažas no tām biotisku vai abiotisku faktoru ietekmē var tikt bojātas. Vērtējot iespējamo statistisko analīžu precizitāti un rangu korelācijas, Isik et al. (2005) norāda, ka 4-6 raometu izmantošana katram kandidātam vienā stādījuma vietā uzskatāma par optimālu.

Optimums atkarīgs no vides apstākļu variācijas starp stādījuma vietām un to ietvaros (dažādām genotipa-vides mijiedarbības formām), izvirzītā atlases mērķa, kā arī papildus stādījuma vietu ierīkošanas izmaksām, taču vispārējā gadījumā rekomendēts izmantot 5-6 stādījuma vietas ar 3 vai vairāk ramiem katrā (Dieters et al., 2004). Tomēr jāņem vērā, ka šāda stratēģija neļauj analizēt katru eksperimentu atsevišķi, novērtēt genotipa-vides mijiedarbību specifiskā vietā, bet tikai visā reģionā (kurā izvietoti eksperimenti) kopumā. Secinājumus par ģimenes augšanu noteiktos apstākļos iespējams izdarīt, ja uzmērīšanas brīdī attiecīgajā stādījuma vietā ir vismaz 20 tās koki.

Ierīkojot iedzimtības pārbaužu stādījumus, svarīgi ņemt vērā, ka nepieciešams rūpēties par to kopšanu un aizsardzību pret bojājumiem. Nepietiekama augsnes sagatavošana un stādījumu kopšana ir cēlonis nevienmērīgiem saglabāšanās un augšanas rādītājiem, kā rezultātā iedzimtības koeficienta vērtība ir zema. Tas nozīmē, ka ģenētiski labāko koku (ģimeņu) atlases precizitāte ir zema (Haapanen, 1996), respektīvi – ir augstāka iespēja kļūdu dēļ atlasīt zemas kvalitātes ģimenes un tādēļ neiegūt maksimālo atdevi no selekcijā ieguldītajiem līdzekļiem (Talbot, 1997). Jāņem vērā, ka iespējas ar statistiskām metodēm uzlabot atlases precizitāti, ja dati iegūti no zemas kvalitātes (nozīmīgi bojātiem) eksperimentiem, ir visai ierobežotas (Portmann, Ketata, 1997). White et al. (2003) konstatējuši, ka neoptiem eksperimentiem stumbra tilpuma iedzimtības koeficienta vērtība vidēji 0,09, bet ierīkotiem sagatavotā augsnē un koptiem – 0,31. Jansson et al. (2003) norāda, ka aļņu izraisītie bojājumi ir viens no cēloņiem zemām konstatēto iedzimtības koeficientu vērtībām Ziemeļzviedrijas pēcnācēju pārbaužu stādījumos. Tie palielina variāciju starp kokiem ģimenē (vides ietekmes daļu kopējā dispersijā) un apgrūtina precīzu ģimeņu atšķirību noteikšanu, ranžēšanu saskaņā ar selekcijas vērtībām. Īpaši svarīga aizsardzība un kopšana ir veģetatīvajām pārbauzēm, kur katra stāda izmaksas ir augstas, tātad ievērojami arī eksperimenta zaudēšanas izdevumi. Dzīvnieku izraisīto bojājumu risks eksperimentos ar veģetatīvi pavairotu materiālu (īpaši priedei) ir augstāks.

Veģetatīvā pavairošana parastajai priedei līdz šim sagādājusi ievērojamas problēmas. Somatiskās embriogēneses ceļā tā izdevusies tikai atsevišķos gadījumos, jo ļoti sarežģīti ir panākt stāda sakņu sistēmas izveidošanos (Aronen, 2008). Labākus rezultātus izdevies sasniegt ar spraudēju metodi – iespējams nodrošināt vidēji 54% spraudēju apsākšanās un stādu izveidošanos no tiem (Högberg, 2005). Konstatēts, ka ar spraudņiem iespējams pavairot visas eksperimentā ietvertās ģimenes (kopumā 46). Vairākos pēcnācēju pārbaužu stādījumos Somijā konstatēts, ka ar šo metodi no viena klona iegūtiem stādiem 12 gadu vecumā raksturīgas nelielas savstarpējās atšķirības, respektīvi, pazīmes dispersija veģetatīvi pavairotas ģimenes (klona) ietvaros ir neliela (Niskanen, 2008). Nozīmīgākā praktiskā problēma ar spraudņiem pavairotā materiāla izmantošanai parastās priedes selekcijā ir nelielais no viena mātes stāda (orteta) iegūstamo rametu skaits. Bez tam nepieciešams paaugstināt apsākšanās procentu, padarot katru iegūto stādu lētāku.

Parastās priedes veģetatīvo un ģeneratīvo pēcnācēju attīstības salīdzināšanas eksperimenti Latvijā L. Bambes un I. Baumaņa vadībā ierīkoti arī 1971. – 1986. gadā. Tajos konstatēts: ja potzari iegūti no pluskoku galotnes daļas, potētajiem stādiem visā to attīstības procesā saglabājas gluda miza, ko bieži apgrauž staltbrīži un aļņi, turpretī, ja potzari iegūti no 3 gadus veciem stādiem, šāda īpatnība nav konstatēta. Atšķirības starp potēto un ar sējeņiem pavairotu materiālu ir būtiskas tikai gadījumos, kad potētais materiāls ievērojami cietis no dzīvnieku izraisīto bojājumu ietekmes.



Atšķirībā no priedes, parastās egles pavairošana ar spraudeņiem nav sarežģīta. Tā jau ilgstoši ir vienīgais pēcnācēju pārbaužu veids gan Zviedrijā, gan Somijā un sāka pielietot selekcijas darbam arī Lietuvā. Egles dzinumu spraudeņu apsākšanas metodika Latvijā aprobēta jau 1975. gadā (Rone, 1993) un bija plānots to izmantot arī kā alternatīvu egles stādāmā materiāla iegūšanai īscirtmeta (papīrmalkas) plantācijām (Роне, 1990). Ierīkoti vairāki klonālie pēcnācēju pārbaužu stādījumi. To agrīnā novērtēšanā konstatēts, ka iegūstamās iedzimstamības koeficienta (plašā nozīmē,  $H^2$ ) vērtības ievērojami pārsniedz aditīvā ģenētiskā efekta noteiktās iedzimstamības koeficienta (šaurā nozīmē,  $h^2$ ) vērtības, tātad iespējama precīzāka atlase pēc tradicionāli izmantotajām ātraudzību raksturojošajām pazīmēm – augstuma un caurmēra (Rone, 1985).

## GENOTIPA-VIDES MIJIEDARBĪBA

Genotipa-vides mijiedarbības faktora ietekme analizēta, izmantojot parastās priedes eksperimentu datus, kas ir lielākais pieejamais selekcijas darba materiāls. Citām koku sugām novērtējums var tikt izveidots saskaņā ar šeit aprakstīto metodiku, tikko pieejami atbilstoši pēcnācēju pārbaužu eksperimentu dati.

Priede tiek uzskatīta par mērķa sugu 15 meža tipos, tajā skaitā 10 no tiem tiek veikta priedes stādīšana (Bušs, 1976). Tajā pašā laikā lielākā daļa (73%) no iedzimtības 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 kokus. Pamatojoties uz šo pēcnācēju pārbaužu rezultātiem, mātes koki tiek izvēlēti sēkļu 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 raksturīgs atšķirīgs fenotipiskais plastiskums, t.i., to fenotipu izmaiņas, reaģējot uz pārmaiņām vides apstākļos, ir atšķirīgas (Via, Lande, 1995). Ir problemātiski un reizēm pat neiespējami 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 uz konkurences apstākļiem, kas izmaina kopējās koksnes biomasas sadalījumu starp virszemes vai pazemes komponentēm (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 un stādu audzēšanu, kā arī 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 pārbaužu stādījumus.

Ideālā gadījumā iedzimtības pārbaužu stādījumus būtu nepieciešams ierīkot visos atšķirīgajos klimatiskajos un augsnes apstākļos, kādos plānota materiāla izmantošana. Taču to nav iespējams paveikt ekonomisku ierobežojumu dēļ. Augsnes apstākļu atšķirības konstatētas 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 divas stādīšanas vietas, ne divi stādīšanas gadi nav perfekti vienādi (Matheson, Coterrill, 1990; Pederick, 1990; Turkia, Kellomäki, 1987). Tādēļ, atšķirībā no lauksaimniecības augu selekcijas, nav iespējams izmantot genotipa-vides mijiedarbību 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 pārbaužu stādījumus, lai šādu materiālu atlasītu. Ņemot vērā, ka lielākā daļa Latvijas priežu ģimeņu izmantotas tikai vienā (24%) vai divos (47%) iedzimtības pārbaužu 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 (Baumanis et al., 2001; Sabor, 1994). Analizē 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 (Haapanen, 1996; Lindgren, 1984; Zhelev et al., 2003), gan citām *Pinus* sugām (McKeand et al., 1997; Wu, Matheson, 2005; Zas et al., 2004), 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 pārbaužu stādījumos Nr. 34 un 234, konstatēts, ka gan 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 stādījumos 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 Gullberg un Vegerfors (1987). Juodvalkis (1994) secina, ka 60-70% no kopējās augstuma pieauguma dispersijas izskaidro ģenētiskās īpašības, pārējo – ekoloģiskie un biocenotiskie 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 17% (6 no 35) produktīvāko ģimeņu, tikai divas no tām bija starp labākajām gan eksperimentā Nr. 34, gan eksperimentā Nr. 234. Taču, vērtējot abus eksperimentus kopā, 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).

Korelācija starp ģimeņu selekcijas vērtībām ir augstāka nekā starp ģimeņu vidējām vērtībām, īpaši, ja analīzē izmantoti visu koku dati. Tas liecina par nevienmērīgiem augšanas apstākļiem eksperimenta ietvaros un atšķirīgu atsevišķu 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 pārbaužu eksperimentu pārus Somijā, Haapanen (1996) konstatējis, 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 uzmērot. 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 atšķirībām, 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, pamatojoties uz datiem par ģenētiskās korelācijas vērtībām starp dažādām stādījuma vietām (t.s. B-tipa ģenētiskā korelācija,  $r_b$ ). B-tipa ģenētiskā korelācija atspoguļo sagaidāmā ģenētiskā ieguvuma 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 iedzimtības pārbaužu stādījumos, kur  $r_b=0,61$ , standartnovirze 0,39 (Haapanen, 1996), un Dienvidzvidrijā 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). Līdzīgas  $r_b$  vērtības konstatētas arī duglāzijai: no 0,42 līdz 0,84, vidēji 0,70 (Johnson, 1997).

B-tipa ģenētiskās korelācijas vērtības caurmēram (0,26-0,86) ir ievērojami zemākas nekā augstumam. Tas varētu būt saistīts ar zemu ģenētiskās ietekmes daļu kopējā caurmēra variācijā – arī Johnson (1997) un Haapanen (1996) konstatējuši augstākas  $r_b$  vērtības starp stādījumiem, kur analizētajai pazīmei ir augsts iedzimstamības koeficients. Jo zemāks ir iedzimstamības koeficients, jo vairāk ģimeņu vidējās vērtības dotajai pazīmei ietekmē nejauši, ne-ģenētiski (vides) faktori, tādējādi samazinās varbūtība 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 Dienvidzvidrijā (Karlsson, Högberg, 1998; Stener, Jansson, 2005), kā arī *Pinus radiata* stādījumos  $r_b=0,30-0,50$  (Johnson, Burdon, 1990). Kopumā augstāko 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). Turpretī 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 priecī 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 stādījumu vietām Latvijā un Dienvidzvidrijā, lietderīgi ierīkot kopējus eksperimentālos stādījumus ģenētiskās korelācijas novērtēšanai. Tādējādi varētu izvērtēt iespējas, piemēram, nepieciešamības gadījumā apmainīties ar neradniecīgu,

vienādas selekcijas pakāpes materiālu selekcijas populāciju papildināšanai. Esošie eksperimenti sniedz tikai aptuvenu priekšstatu, jo atsevišķos iedzimtības pārbažu stādījumos 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 tiek izmantota K-koeficienta (Lindgren, 1984) vērtība, ko aprēķina:

$$K = \sigma_{\mu}^2 \sigma_f^{-2} \quad (10)$$

kur:

$\sigma_{\mu}^2$  – ģimeņu (aditīvā ģenētiskā efekta) un stādījuma vietas mijiedarbības dispersijas komponente;

$\sigma_f^2$  - ģimeņu (aditīvā ģenētiskā efekta) dispersijas komponente.

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 koku datiem, samazinājums ir ievērojami lielāks – 49%. Mazāka ietekme tikai divu eksperimenta vietu izmantošanai uz koku augstuma selekcijas efektu ir 14-17 gadus veco stādījumu grupā. Trīs stādījuma vietu izmantošana reducē ģenētiskā ieguvuma samazinājumu līdz 19%. Līdzīgas likumsakarības, tikai augstākas procentuālās selekcijas efekta samazinājuma vērtības, konstatētas arī citām pazīmēm. Zaru resnumu raksturojošajiem parametriem ne divu, ne trīs eksperimenta vietu izmantošana 21-36 gadus veco eksperimentu grupā nenodrošina mazāku sagaidāmā selekcijas efekta samazinājumu par 50%, tajā pašā laikā 14-17 gadus vecajiem eksperimentiem resnākā zara diametra ģenētiskā ieguvuma samazinājums, izmantojot analīzei tikai divus eksperimentus, ir līdzīgs kā koku augstumam (24%). Tas apliecina jau iepriekš analizēto sakarību, ka zarojumu raksturojošie parametri jutīgi reaģē uz atšķirīgu konkurences apstākļu ietekmi, apgrūtinot ģenētiski noteikto atšķirību konstatēšanu vecākos stādījumos. Var secināt, ka precīzāku rezultātu iegūšanai iedzimtības pārbažu stādījumus būtu nepieciešams ierīkot vismaz 4 vietās.

Nepieciešamo iedzimtības pārbažu 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 vienas 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 trīs 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 (McKend et al., 1997; Owino, 1977; Pederick, 1990).

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 divās eksperimenta vietās. Gan kvalitāti, gan produktivitāti raksturojošo parametru grupās (izņemot koku augstumu) K

vērtība vismaz vienam eksperimentu pārim pārsniedz 2, kas liecina par nepieciešamību izmantot vismaz divas stādījumu vietas. Tajā pašā laikā Lindgren (1984) un Johnson (1997) norāda, ka rezultātu precizitāte nozīmīgi nepalielinās, ja tiek izmantotas vairāk par trim stādījumu vietām. Vērtējot rezultātus no Latvijas prieku iedzimtības pārbaužu stādījumiem, jāņem vērā, ka nevienā gadījumā eksperimentu ierīkošanai nav izmantotas platības uz slapjām vai kūdras augsnēm, kas, iespējams, palielinātu atšķirības. Rezultātu interpretāciju sarežģī arī tas, ka atlase tiek veikta pēc vairākām pazīmēm, bet K vērtība aprēķināta katrai atsevišķi. McKend et al. (1997) konstatējuši, ka, atlasī veicot pēc pozitīvi korelējošām pazīmēm, K vērtība ir tuva vidējai starp atsevišķu pazīmju K vērtībām, bet, atlasot pēc negatīvi korelējošām pazīmēm, K vērtība selekcijas indeksam ir augstāka nekā katrai pazīmei atsevišķi, kas liecina par nepieciešamību izmantot lielāku stādījumu vietu skaitu.

Lielāks stādījumu vietu skaits rekomendējams arī, ņemot vērā risku, ka kāds no eksperimentiem dažādu apstākļu dēļ (piemēram, dzīvnieku izraisītie bojājumi, meža ugunsgrēks u.c.) var aiziet bojā vai kļūt neizmantojams. Lielāks stādījumu vietu skaits nepieciešams arī gaidāmo globālo klimata izmaiņu dēļ – ņemot vērā, ka prognozes par šo procesu nav precīzas, svarīgi pārbaudīt materiālu iespējami atšķirīgos klimatiskajos apstākļos, lai izvēlētos kokus ar augstāku vispārējo adaptāciju. Balsoties uz faktu materiālu un minētajiem argumentiem, var secināt, ka pēcnācēju pārbaužu stādījumus nepieciešams ierīkot vismaz 4 vietās. Ja izvēlēta kāda no divu pakāpju selekcijas shēmām, tad pirmajam etapam – fenotipiski labāko kandidātu atlasei ģimeņu ietvaros – var izmantot 1-2 stādījumus, bet lielāks stādījumu vietu skaits (4-6) nepieciešams tieši otrajā etapā – kandidātu iedzimtības pārbaudēm.

Iedzimstamības koeficientu reti var aprēķināt ar augstu precizitāti (Olsson, Ericsson, 2002), tam parasti raksturīgas samērā augstas standartkļūdas 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 aprēķina pamatā, vai arī eksperimenta apstākļu atšķirībām (Haapanen, 2001; Jansson et al., 2003). 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 konstatējuši 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 iedzimstamības koeficients koku caurmēram var sasniegt pat 0,88, Haapanen un Pöykkö (1993) koku augstumam – 0,60.

Latvijas prieku iedzimtības pārbaužu stādījumos konstatētais sakrīt ar literatūrā (Haapanen, 2001; Hodge, White, 1992) aprakstīto tendenci – viena eksperimenta ietvaros aprēķinātās iedzimstamības koeficienta vērtības lielākajā daļā gadījumu pārsniedz tās, kas aprēķinātas, veicot vairāku stādījumu kompleksu analīzi: valdaudzes koku augstumam vidēji par 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 (starp viena un vairāku eksperimentu datu izmantošanu) ir attiecīgi 78 un 39%. Citām zaru resnumu raksturojošajām pazīmēm analizētā iedzimstamības koeficienta atšķirība (starp viena un vairāku eksperimentu datu izmantošanu) pārsniedz divas reizes, taču neliela tā 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 nepārsniedz iedzimstamības koeficienta standartklūdas vērtību.

Augstas iedzimstamības koeficienta vērtības viena stādījuma ietvaros var būt saistītas ar nozīmīgām ģimeņu atšķirībām noturībā pret noteiktu ārējās vides faktoru, piemēram, aļņu izraisītiem bojājumiem. Ja tādas atšķirības ir, tad, ierīkojot eksperimentu vietā ar augstu aļņu populācijas blīvumu, selekcijas starpības starp ģimenēm būs izteiktas, un iedzimstamības koeficients augsts. Analizējot eksperimentus no reģioniem ar augstu un zemu aļņu populācijas blīvumu 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 mazākas nekā katrā eksperimenta vietā atsevišķi, taču precīzāk raksturo reālo situāciju, jo selekcijas darba rezultāti praksē tiks izmantoti, atjaunojot mežu dažādos apstākļos.

Būtiskas vidējās atšķirības rezultātiem no viena eksperimenta un vairāku stādījumu datu kompleksas analīzes konstatētas zaru diametru raksturojošajām pazīmēm. Tajā pašā laikā svarīgi atcerēties, ka maksimālās novirzes, izmantojot tikai viena eksperimenta datus, ir ievērojami lielākas nekā aprakstītās vidējās.

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 augstumam vidēji par 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 –tātad starpības atsevišķos gadījumos var būt ievērojami lielākas.

Pussibu ģimeņu vidējo vērtību iedzimstamības koeficients, ko izmanto, aprēķinot ģenētisko ieguvumu no atlases pēc pēcnācēju pārbaudes rezultātiem, ir ievērojami augstāks, ja aprēķins veikts, kompleksi analizējot vairākus, ne tikai vienu eksperimentu. 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 atlases precizitāti, ja pēcnācēju pārbaudes ierīkotas vairākās eksperimenta vietās. Likumsakarība ir spēkā gan gadījumos, kad aprēķini tiek veikti, izmantojot visu koku datus, gan analīzei izvēloties tikai valdaudzes kokus.

Salīdzinot iedzimstamības koeficienta ( $h^2$ ) un pussibu ģimeņu vidējo vērtību iedzimstamības koeficienta ( $h^2_f$ ) vērtības, konstatēts, ka zarojuma kvalitātes uzlabošanai, veicot atlasīti pēc pēcnācēju pārbaudes rezultātiem, ir līdzīgas iespējas kā produktivitātes parametru vērtību paaugstināšanai: izmantojot kompleksās eksperimentu analīzes datus,  $h^2_f$  valdaudzes koku augstumam, caurmēram, stumbra tilpumam vidēji 0,63, zaru resnumu

raksturojošajām pazīmēm 0,53, relatīvajam zara diametram 0,58. Tajā pašā laikā ar atlasīti 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 pazīmes, īpaši koku augstumu, mazāk nekā zarojumu raksturojošās, ietekmē nevienmērīga saglabāšanās vai augsnes auglības atšķirības (Hynynen, 1995; Ulvcrona et al., 2007). Tendence ir līdzīga, taču daudz vājāk izteikta, ja salīdzinājumu veic pēc vidējiem no katra eksperimenta atsevišķas analīzes. Secinājums saskan ar Stener un Jansson (2005) rezultātiem.

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.

## LITERATŪRA

1. 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.
2. 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.
3. Annala, M.L. (1999) Heritability in the Progeny Trials of Scots Pine and Factors affecting it: licentiate thesis. Häme polytechnic, Finland, 35 p.
4. Baumanis, I., Gailis, A., Liepiņš, K. (2001) Latvijas priežu provenienču salīdzinājums. *Mežzinātne*, Nr. 44, 52.-66. lpp.
5. Beuker, E. (1994) Adaptation to climatic changes of the timing of bud burst in populations of *Pinus sylvestris* L. and *Picea abies* (L.) Karst. *Tree Physiology*, 14, pp. 961-970.
6. 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.
7. Bušs, K. (1976) Latvijas PSR meža tipoloģijas pamati. LRZTIPI, Rīga, Latvija, 24 lpp.
8. 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.
9. Cotterill, P.P. (1987) Short note: On estimating heritability according to practical applications. *Silvae Genetica*, 36 (1), pp. 46-48.
10. 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.



11. Danell, Ö. (1993) 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.
12. 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.
13. 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.
14. Danusevicius, D., Lindgren, D. (2004) Progeny Testing Preceded by Phenotypic Pre-selection – Timing Considerations. *Silvae Genetica*, Nr. 53, pp. 20-26.
15. Danusevičius, J. (2000) Pušies selekcija: monografija, Lietuvos Miškų Institutas, Kaunas, Lithuania, 352 p.
16. Dieters, M.J., Huber, D.A., Peters, R. (2004) Genotype - Environment Interaction in Clonal Tests of Slash x Caribbean Hybrid Pine. 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. 42-54.
17. Falconer, D.S., Mackay, T.F.C. (1996) *Introduction to Quantitative Genetics: Fourth Edition*. Longman Group Ltd, London, England, 465 p.
18. Giertych, M. (1991) Provenance variation in growth and phenology. In: Giertych, M., Mátyás, Cs. (eds.) *Genetics of Scots Pine*. Elsevier, Amsterdam-Oxford-New York-Tokyo, pp. 87-102.
19. Gullberg, U., Vegerfors, B. (1987) Genotype-environment interaction in Swedish material of *Pinus sylvestris*. *Scandinavian Journal of Forest Research*, Nr. 2, pp. 417 – 432.
20. Haapanen, M. (1992) Effect of plot size and shape on the efficiency of progeny tests. *Silva Fennica*, Nr. 26, pp. 201-209.
21. Haapanen, M. (1995) Within-Plot Subsampling of Trees for Assessment in Progeny Trials of Scots Pine. *Silva Fennica*, Nr. 29, pp. 13-19.
22. 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.
23. 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.
24. Haapanen, M. (2005) Forest Tree Breeding 2050 – Finland’s new breeding plan. Presentation in Meeting of Nordic Tree Breeders and Forest Geneticists 2005 – Status, Monitoring and Targets for Breeding Programs, September 13-15, Siktivkar, Komi, Russia.
25. 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.
26. 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.
27. Hänninen, H. (1991) Does climatic warming increase the risk of frost damage in northern trees? *Plant, Cell and Environment*, Nr. 14, pp. 449-454.

28. 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.
29. 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.
30. Högberg, K.-A. (2005) Rooting response of late summer cuttings taken from *Pinus sylvestris* half-sib families. *Scand. J. For. Res.*, 20, pp. 313-317.
31. 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.
32. Hynynen, J. (1995) Predicating tree crown ratio for unthinned and thinned Scots pine stands. *Canadian Journal of Forest Research*, Nr. 25, pp. 57-62.
33. 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.
34. 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.
35. 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.
36. Jansons, Ā. (2005) Distinguish between the effect of seed material and forest type on Scots pine stand productivity. In: Gaile, Z., Špoģis, K., Ciproviča, I., Valters, J., Alsiņš, J., Bernhard, A. (eds.) *Research for Rural Development, 2005: Proceeding of 11 International Scientific Conference*, LLU, Jelgava, Latvia, 19-22 May, pp. 227-233.
37. Jansons, Ā. (2006a) variability and genetic determination of Scots pine quantitative traits at the age of 32 years. Presentation in: international scientific conference *Research for Rural Development, 2006*, 18th of May, LLU, Jelgava.
38. Jansons, Ā. (2006b) Parastās priedes mežsaimnieciski nozīmīgo pazīmju variācija un ģenētiskā nosacītība 15 gadu vecumā. Prezentācija konferencē *Zinātne un prakse nozares attīstībā*, Meža fakultāte, LLU, Jelgava, 2006. g. 16. martā.
39. 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.
40. 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.
41. Johnson, G.R. (1997) Site-to-site Genetic Correlations and Their Implications on Breeding Zone Size and Optimum number of Progeny Test Sites for Coastal Douglas-fir. *Silvae Genetica*, Nr. 46, pp. 280-285.
42. 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.
43. 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.

44. 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.
45. Karlsson, B., Högborg, 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.
46. 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.
47. 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.
48. Liepa, I. (1974) Biometrija. Zvaigzne, Riga, Latvija, 340 lpp.
49. Lindgren, D. (1984) Prediction and optimization of genetic gain with regards to genotype x environment interactions. Studia Forestalia Suecica, Nr. 166, pp. 15-24.
50. Loo-Dinkins, J.A., Tauer, C.G. (1987) Statistical efficiency of six progeny test field designs on three loblolly pine (*Pinus taeda* L.) site types. Canadian Journal of Forest Research, 17, pp. 1066-1070.
51. Loo-Dinkins, J.A., Tauer, C.G., Lambeth, C.C. (1990) Selection system efficiency for computer simulated progeny test field designs in loblolly pine. Theoretical and Applied Genetics, 79, pp. 89-96.
52. Mäkinen, H. (1996) Effect of Intertree Competition on Branch Characteristics of *Pinus sylvestris* Families. Scandinavian Journal of Forest Research, Nr. 11, pp. 129-136.
53. Matheson, A.C., Cotterill, P.P. (1990) Utility of Genotype x Environment Interactions. Forest Ecology and Management, Nr. 30, pp. 159-174.
54. 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.
55. 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.
56. 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.
57. Misiņa, M. (1991) Selekcijas pamati. M. Misiņa, V. Loža Ģenētika ar selekcijas pamatiem. Zvaigzne, Rīga, 311.-351. lpp.
58. Naudiņš, J. (1972) Augu selekcija un sēklkopība. Zvaigzne, Rīga, 344 lpp.
59. 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.
60. 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.
61. Niskanen, A.-M. (2008) Field behaviour of Scots pine cuttings compared to seedlings: presentation. In: conference: Vegetative propagation of conifers for enhancing landscaping and tree breeding, September 10-11, Punkaharju, Finland.

62. Nummi, T. (1999) Prediction of stem characteristic for *Pinus sylvestris*. Scandinavian Journal of Forest Research, Nr. 14, pp. 270-275.
63. 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.
64. 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.
65. Olsson, T. (2001) Parameters, relationships and selections in pines: doctoral thesis. Department of Forest Genetics and Plant Physiology, SLU, Umeå, Sweden, 27 p.
66. 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.
67. Owino, F. (1977) Genotype x Environment Interaction and Genotypic Stability in Loblolly pine. Silvae Genetica, Nr. 26, pp. 176-179.
68. 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.
69. Pedersen, A. (1994) Trends in Scots pine provenance experiments. In: Scots Pine Breeding and Genetics: Proceeding of the IUFRO S.02.18. Symposium, Kaunas, Lithuania, pp. 104-113.
70. Persson, A. (1994) How genotype and Silviculture Interact in Forming Timber Properties. Silva Fennica, Nr. 28, pp. 275-282.
71. Persson, B. (1998) Will climate changes affect the optimal choice of *Pinus sylvestris* provenances? Silva Fennica, Nr. 32, pp. 121-128.
72. 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.
73. 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.
74. Portmann, P., Ketata, H. (1997) Field plot technique. In: R.A. Kempton, P.N. Fox (eds.) Statistical Methods for Plant Variety Evaluation. Chapman & Hall, London, pp. 9-18.
75. Rone, V. (1973) Fenotipiskās izlases ietekme uz parastās egles *Picea abies* L. (Karst.) ātraudzību. Jaunākais Mežsaimniecībā, Nr. 15, 3.-6. lpp.
76. Rone, V. (1984) Pirmie egļu provenienču vērtēšanas rezultāti Latvijā. Jaunākais Mežsaimniecībā, 26, 33.-38. lpp.
77. Rone, V. (1985) Egles klonu juvenilā augšana un selekcijas stratēģija. Jaunākais Mežsaimniecībā, Nr. 27, 10.-16. lpp.
78. Rone, V. (1993) Norway spruce. In: Rone, V., Birģelis, J., Gailis, A. (ed.) Forest tree breeding in Latvia, Silava, Salaspils, pp. 11-16.
79. 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.
80. 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.

81. 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.
82. Russel, J.H., Loo-Dinkins, J.A. (1993) Distribution of testing Effort in Cloned Genetic Tests. *Silvae Genetica*, Nr. 42, pp. 98-104.
83. 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.
84. 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.
85. Simms, E.L. (2000) Defining tolerance as a norm of reaction. *Evolutionary Ecology*, Nr. 14, pp. 563-570.
86. 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.
87. 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.
88. 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.
89. Talbot, M. (1997) Resource allocation for selection systems. In: R.A. Kempton, P.N. Fox (eds.) *Statistical Methods for Plant Variety Evaluation*. Chapman & Hall, London, pp. 163-174.
90. 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.
91. 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.
92. 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.
93. van Buijtenen, J.P. (1992) Fundamental genetic principles. In: L. Fins, S.T. Friedman, J.V. Brotschol (eds.) *Handbook of Quantitative Forest Genetics*. Kluwer Academic Publisher, Netherlands, pp. 29-68.
94. Vanninen, P. (2004) Allocation of above-ground growth in *Pinus sylvestris* – impact of tree size and competition. *Silva Fennica*, Nr. 38, pp. 155-166.
95. Velling, P. (1982) Genetic variation in quality characteristics of Scots pine. *Silva Fennica*, Nr. 16, pp. 129-134.
96. Via, S., Lande, R. (1995) Genotype-environment interaction and the evolution of phenotypic plasticity. *Evolution*, Nr. 39, pp. 505-522.
97. 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.

98. Wei, X., Borralho, N.M.G. (1998) Use of individual tree mixed models to account for mortality and selective thinning when estimating base population genetic parameters. *Forest Science*, 44, pp. 246-253.
99. White, T.L., Hodge, G.R. (1992) Test Designs and Optimum Age for Parental Selection in Advanced Generation Progeny Tests of Slash Pine. *Silvae Genetica*, 41 (4-5), pp. 293-302.
100. 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.
101. Williams, E.R., Matheson, A.C. (1991) Experimental Design and Analysis for Use in Tree Improvement. CSIRO, Australia, 175 p.
102. 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.
103. 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.
104. Xiang, B., Li, B., Isik, F. (2003) Time Trends of Genetic Parameters in Growth Traits of *Pinus taeda* L. *Silvae Genetica*, Nr. 52, pp. 114-121.
105. 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.
106. 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.
107. 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.
108. 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.
109. Роне, В.М. (1990) Клоновое лесоводство. В: Пирагс, Д.М., Бауманис, И.И., Роне, В.М. (ред.) Роль селекции в улучшении Латвийских лесов. Зинатне, Рига, с. 22-36.