

Parastās priedes (*Pinus sylvestris* L.) klonu atlase Kurzemes zonas 2. kārtas sēklu plantācijas izveidei un sagaidāmais ģenētiskais ieguvums

Ā. Jansons, I. Baumanis, LVMI „Silava”, M. Haapanen, „METLA”

Kopsavilkums. Selekcijas darba rezultātā izveidotās priedes sēklu plantācijas nodrošina stādāmā materiāla izaudzēšanai nepieciešamo fizioloģiski un ģenētiski augstvērtīgo sēklu daudzumu. Pētījumā analizēti 20-35 gadus veci 10 pēcnācēju pārbaužu stādījumi, kuros kopumā ir 363 priedes pluskoku un klonu brīvapputes pēcnācēju ģimenes. Labāko ģimeņu atlasei izmantots augšanas potenciālu raksturojošs rādītājs - valdaudzes koku krāja, kas ģimeņu vidējo vērtību līmenī mazāk atkarīga no koku skaitu nekā kopējā krāja vai valdaudzes koku augstums (attiecīgi $r^2=0,16$, $r^2=0,73$ un $r^2=0,24$) un kas nekorelē ar kvalitāti raksturojošām pazīmēm ($r \leq 0,2$).

Atlasīto 50 priedes pluskoku brīvapputes pēcnācēju ģimeņu valdaudzes koku krāja ir par 27% lielāka salīdzinājumā ar mežaudžu pēcnācējiem, savukārt maksimālais zara resnums - par 3%, bet vidējais (novērtēts ballēs) - par 5% mazāks un stumbra taisnums (novērtēts ballēs) - par 2% augstāks.

Ierīkojot 2. kārtas sēklu plantācijas, ieteicams izveidot vairāku rindu buferjoslu no agri ziedošiem kloniem ar augstu selekcijas vērtību un vīrišķās ziedēšanas intensitāti, kā arī izmantot klonus ar iespējami sinhronāku ziedēšanas laiku, lai mazinātu apkārtējo mežaudžu putekšņu dalību plantācijas klonu apputeksnēšanā. Klona rametu skaitam jābūt proporcionālam tā selekcijas vērtībai, lai lielāks būtu ģenētiskais ieguvums (analizētajam materiālam papildus 5%) un nemazinātos ģenētiskā daudzveidība. Ieteicamais efektīvais klonu skaits plantācijās ar pārbaudītu materiālu (≥ 2 . kārtas) ir 20-25.

Nozīmīgākie vārdi: atlases kritēriji, selekcijas efekts, rametu kompozīcija

...

Ā. Jansons, I. Baumanis, LVMI “Silava”, M. Haapanen, “METLA” **Selection of clones and genetic gain for second stage seed orchards of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in western part of Latvia**

Abstract. Scots pine seed orchards secure physiologically and genetically valuable seed supply for forest nurseries and are the way to implement results of tree breeding work in praxis. Analyzed material consists of 10 progeny trials, 25-35 years old that together contains 363 plus-tree and clone open pollinated progeny families. Best families have been selected with growth potential indicator: yield of dominant trees. This trait in family mean level is less dependent from number of trees (per family) than total yield (standing

volume) or dominant tree height ($r^2=0,16$, $r^2=0,73$ un $r^2=0,24$ respectively) and have almost no correlations with quality traits ($r \leq 0,2$).

Selected 50 best families have 27% higher yield of dominant trees, compare to control (forest stand progenies). At the same time selected material have 3% lower maximal branch diameter, 5% lower average branch diameter (evaluated in grades) and 2% straighter stems (evaluated in grades) as control lots.

We recommend to surround 2. stage seed orchard with few rows of high genetic quality early flowering clones with high male flowering intensity and in orchard use clones with synchronous flowering phenology to reduce pollen contamination. It is necessary to chose number of ramets per clone proportional to its breeding value – for the analyzed material in this way it was possible to increase genetic gain by 5%, while keeping constant genetic diversity (effective number of clones 22). It is suggested to use effective number of clones in seed orchards with tested clones 20-25.

Key words: selection criteria, genetic gain, ramets composition

...

Янсонс А., Бауманис И., ЛГИАН «Силава», Хаапанен М., «МЕТЛА». **Отбор клонов сосны обыкновенной для создания семенной плантации 2-ого порядка в Курземской зоне и ожидаемая генетическая выгода.**

Резюме. В результате селекционных исследований созданные семенные плантации сосны обеспечивают необходимое количество физиологически и генетически высококачественного посадочного материала. В ходе проведения опытов проанализировано 10 проверочных насаждений потомства сосны в возрасте 20-35 лет – всего 363 семей потомства плюсовых, а также деревьев свободного опыления. При отборе наилучших семей использован показатель, характеризующий потенциал роста, то есть запас господствующего яруса древостоя, который на уровне средних ценностей семей менее зависим от числа деревьев, чем общий запас или высота деревьев господствующего яруса древостоя (соответственно: $r^2=0,16$, $r^2=0,73$ un $r^2=0,24$) и который не коррелирует с признаками, характеризующими качество деревьев.

Запас отобранных 50-ти плюсовых деревьев свободного опыления потомства семей господствующего яруса древостоя на 27% больше по сравнению с потомством лесных насаждений; в свою очередь максимальная толщина сучьев на 3%, а средняя (по баллам) – на 5% меньше и прямота ствола (по баллам) – на 2% выше.

При закладке семенных плантаций 2-ого порядка рекомендуется создать многорядовую буферную зону из рано цветущих клонов с высокой генетической

ценностью и интенсивностью мужского цветения, а также использовать клонов с более синхронным по времени цветением, чтобы минимизировать участие близлежащих насаждений в опылении плантационных клонов. Число раметов клона должно быть пропорциональным его селекционной ценности, чтобы увеличить генетическую выгоду не уменьшая генетическое многообразие. Рекомендуемое число эффективных клонов в плантациях с проверенным посадочным материалом (≥ 2 -ого порядка) – 20-25 шт.

Ключевые слова: критерии отбора, эффект селекции, композиция раметов

Ievads

Latvijā priedes sēklu materiālu stādu audzēšanai iegūst galvenokārt pirmās kārtas sēklu plantācijās, kuras izveidotas, atlasot pluskokus pēc fenotipa. Šādi no dalības meža atjaunošanā tiek izslēgti neproduktīvi zemas kvalitātes koki. Iegūtais materiāls ir nevien ģenētiski augstvērtīgāks (Baumanis u.c., 2002), bet labāka ir arī sēklu fizioloģiskā kvalitāte: sēklu masa vidēji ir 50% (maksimāli 90%) lielāka – Prescher et al. (2005), augstāka un vienmērīgāka ir arī sēklu didzība. Iegūtais sēklu daudzums vidēji ir 50% (maksimāli 3 reizes) lielāks salīdzinājumā ar sēklu ražu mežaudzēs (Prescher et al., 2005).

Atlasīto pluskoku ģenētiskā kvalitāte novērtēta iedzimstamības pārbaužu stādījumos, un ģenētiski labākie kloni atlasīti 2. kārtas sēklu plantāciju ierīkošanai. Austrumu meža reproduktīvā materiāla ieguves apgabalā (zona) 87 ha platībā ierīkotas priežu 2. kārtas plantācijas, no kurām jau iegūtas pirmās ražas. Rietumu (Kurzemes) zonā, pamatojoties uz relatīvi jaunu pēcnācēju pārbaužu rezultātiem, 2. kārtas plantācijas līdz šim ierīkotas nelielā platībā (35 ha).

Intensīva stādījumu ierīkošana priedes iedzimstamības pārbaudēm veikta pagājušā gadsimta septiņdesmitajos, astoņdesmitajos gados, tātad vecākie stādījumi šobrīd jau

sasnieguši gandrīz 1/3 no saimnieciskās rotācijas cikla, un pēc to rezultātiem var jau izdarīt samērā drošus secinājumus. Taču šajos eksperimentos pārsvarā ir neliels katra pluskoka pēcnācēju skaits un vērojama nozīmīga konkurences faktoru un nevienādu ekoloģisko apstākļu ietekme uz koku fenotipiskajiem parametriem. Tā rezultātā precīzu ģenētisko atšķirību noteikšana pēcnācēju pārbaužu stādījumos ir apgrūtināta. Arī literatūrā datu par tik vecu pēcnācēju pārbaužu stādījumu novērtēšanu ir maz (Westin, 2005).

Pirmais un nozīmīgākais aspekts, veicot pēcnācēju pārbaužu stādījumu analīzi, ir atlases kritēriju izvēle. Latvijas priedei raksturīga augsta kvalitāte: šī suga kā „preču zīme” pazīstama arī ārvalstu speciālistiem (Giertsch, 1991, Pedersen, 1994, Pravdin, 1964). Tomēr mūsu klimatiskajos apstākļos nav iespējams panākt tādas Latvijas priedes augšanas tempus, lai iegūtā koksnes masa būtu konkurētspējīga globālajā tirgū, un līdz ar to tā noteikti nav alternatīva parastajai priedei. Tādēļ kvalitātei jau pluskoku atlases gaitā veltāma īpaša vērība (Gailis, 1964, 1968). Tajā pašā laikā jāatzīmē, ka kvalitātes pazīmes individuālam kokam nozīmīgi ietekmē konkurences faktori (Persson, 1994). Eksperimentos ar zemu koku saglabāšanos, kur cēloņi un atsevišķu koku iznīkšanas laiki

zināmi tikai atsevišķos gadījumos, precīza zarojuma īpašību novērtēšana ir apgrūtināta. Tādēļ Persson (1994) iesaka kā kritēriju lietot kvalitātes pazīmes, pēc kurām izslēdzami sliktākie un nevis atlasāmi labākie koki. Ņemot vērā šo apstākli Velling (1982) norāda, ka Somijā nozīmīgākais uzdevums ir ātraudzības paaugstināšana parastajai priedei, vienlaikus atlasot materiālu ar iespējami tieviem zariem un saglabājot stumbra taisnumu vismaz esošā līmenī. Taču paliek nenoskaidrots, kurš no iespējamiem indikatoriem noteiktā vecumā vislabāk raksturo ātraudzību (produktivitāti).

Sēkļu plantācijas ir posms starp veikto selekcijas darbu un tā rezultātu aprobāciju praksē. Plantāciju klonu pēcnācēju ģenētiskā ieguvuma vērtības lielā mērā nosaka atlasē intensitāte (izvēlētais klonu skaits), atsevišķu klonu rametu īpatsvars, kā arī apkārtējo mežaudžu putekšņu ietekme.

Pētnieciskā darba mērķi:

- 1) izstrādāt kritērijus pluskoku atlasei pēc to pēcnācēju parametriem;
- 2) atlasīt kvalitatīvākos un produktīvākos pluskokus pēc izstrādātajiem kritērijiem, raksturot to priekšrocības;
- 3) izstrādāt 2. kārtas sēkļu plantācijas ierīkošanas principus.

Materiāls un metodika

Analizēti 10 priedes pluskoku un klonu brīvapputes pēcnācēju pārbaužu stādījumi, kas ierīkoti laika posmā no 1972. līdz 1986. gadam un uzmērīti 2005. un 2006. gadā. „Pluskoku brīvapputes pēcnācēji” aptver materiālu, kas ievākts tieši no pluskoka, kā arī no šī paša pluskoka klonālajām kopijām (rametiem) sēkļu plantācijās.

Kopumā stādījumos veido 363 ģimenes (ar ģimeni šeit un turpmāk apzīmēta noteikta pluskoka pēcnācēju kopa), no tām 174 pārstāvētas vairākās stādījuma vietās.

Visi stādījumi ierīkoti ar sākotnējo biežību 5000 koki*ha⁻¹ (2 m starp rindām un 1 m rindās); 7 stādījumos ierīkotas 15 koku bloku parces (3 rindas - pa 5 kokiem katrā) 4 atkārtojumos, 1 stādījumā - 25 koku bloku parces, bet 2 stādījumos - 8 koku rindu parces. Stādījumu apzīmēšanai tekstā un tabulās lietoti to numuri „Ilglaičio pētniecisko objektu reģistrā”, kur arī atrodama plašāka informācija par katru no stādījumiem.

Pēcnācēju pārbaužu stādījumos uzmērīts katra dzīvā koka augstums (m), caurmērs (cm), resnākā zara diametrs (mm) līdz 2 m augstumam. Vizuāli novērtēts stumbra taisnums un zarojums salīdzinājumā ar citiem līdzīgu dimensiju kokiem tā paša eksperimenta ietvaros. Zarojums novērtēts 3 ballu skalā, kur 1 - tievi zari, 2 - vidēji resni, 3 - ļoti resni zari, savukārt stumbra taisnums - 3 ballu skalā, kur 1 - pilnīgi taisns, 2 - viens likums, 3 - divi un vairāk likumi, par likumu uzskatot tādu stumbra izliekumu, kura maksimālā novirze no taisnas līnijas ir vismaz 5 cm.

Individuālu koku iedzimstamības koeficients raksturo, cik precīzi iespējams veikt atlasī starp pēcnācējiem, bet ģimeņu - cik precīzi iespējams atlasīt ģenētiski labākos mātē kokus saskaņā ar konkrēto pēcnācēju pārbaužu stādījumu rezultātiem.

Iedzimstamības koeficients individuālajiem kokiem aprēķināts pēc šādas formulas (Falconer, Mackay, 1996):

$$h^2 = \frac{4 * \sigma_f^2}{\sigma_f^2 + \sigma_{bf}^2 + \sigma_e^2}, \quad (1)$$

kur:

σ_f^2 - aditīvā ģenētiskā efekta (ģimeņu) dispersijas komponents;

σ_{bf}^2 - atkārtojuma un ģimenes mijiedarbības (parces) dispersijas komponents;

σ_e^2 - vides apstākļu dispersijas komponents.

Ģimeņu iedzimstamības koeficienta aprēķinam izmantota formula (Falconer, Mackay, 1996):

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

kur

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

n – vidējais koku skaits parcelē;

pārējie apzīmējumi kā formulā (1)

Dispersijas komponentu aprēķināšanai izmantota SAS PROC MIXED procedūra.

Ģimenes selekcijas vērtība raksturo tās novirzi no eksperimenta vidējās vērtības (kura pieņemta par 0) pēc attiecīgās pazīmes; selekcijas vērtības mērvienība ir tādi pati kā vērtētajai pazīmei. Veicot vienkāršu ģimeņu salīdzināšanu, var rasties situācija, kad ģimenei, kura pārstāvēta tikai dažos, labākajos, stādījuma atkārtojumos ir nepamatotas priekšrocības (augstāka selekcijas vērtība) salīdzinājumā ar visos atkārtojumos pārstāvēto. Tā novēršanai lietota SAS PROC MIXED/solution funkcija, ar kuras palīdzību augstāku vērtību iegūst precīzākie vērtējumi (ģimenēm, kuras pārstāvētas visos atkārtojumos), bet selekcijas vērtība aprēķināta, ņemot vērā iespējamās augšanas apstākļu atšķirības starp atkārtojumiem.

Ģimeņu, kuras var būt pārstāvētas dažādos stādījumos, savstarpējai salīdzināšanai izmantotas 2 atšķirīgas pieejas.

Modelis 1: savstarpēji atšķirīga ir eksperimentu kvalitāte – iespējas precīzi konstatēt ģenētiski pārākās ģimenes, ko raksturo dažādu pazīmju ģimeņu iedzimstamības

koeficienti. Tādēļ ģimenes selekcijas vērtība noteiktā eksperimentā reizināta ar eksperimenta ģimeņu iedzimstamības koeficientu (tādējādi piešķirot lielāku vērtību rezultātiem eksperimentos ar augstāku precizitāti). Ja ģimene pārstāvēta vairākos eksperimentos, reizināšana veikta katram eksperimentam atsevišķi, pēc tam aprēķinot vidējo vērtību. Šādi koriģētas pazīmes vērtības izmantotas ģimeņu ranžēšanai.

Modelis 2: balstīts uz pieņēmumu, ka visos eksperimentos iekļautās ģimenes pārstāv vienu un to pašu pētniecisko grupu („populāciju”) – pluskoki iegūti kā paraugi no Latvijas mežaudzēm (kā no vienota veseluma). Gan objektu vecums uzmērīšanas brīdī, gan augšanas apstākļi ir visai atšķirīgi, taču šīs atšķirības savstarpēji izlīdzinājušās un koku vidējais augstums ir samērā līdzīgs. Tādēļ pieņemts, ka analizētajos eksperimentos un konkrētajā vecumā šo pazīmi ietekmē viens un tas pats gēnu komplekss. Ja šie pieņēmumi atbilst īstenībai, tad aditīvā ģenētiskā efekta standartnovirzei visos eksperimentos jābūt vienādai un konstatējamās atšķirības radušās tikai vides faktoru ietekmē. Katrā eksperimentā aprēķināta aditīvā ģenētiskā efekta standartnovirze:

$$ad_std = \sqrt{4 * \sigma_f^2} \quad (3)$$

kur

σ_f^2 – aditīvā ģenētiskā efekta (ģimeņu) dispersijas komponente.

Atbilstoši šai vērtībai koriģēti attiecīgās pazīmes fenotipisko mērījumu dati katrā eksperimentā pēc formulas:

$$a_n = a * \left(\frac{ad_std}{ad_std_i} \right), \quad (4)$$

kur

a_n – korigētā fenotipiskā mērījuma vērtība,

a – oriģinālā fenotipiskā mērījuma vērtība,
 ad_std – vidējā aditīvā ģenētiskā standartnovirze (aprēķināta no visiem eksperimentiem),

ad_std_i – aditīvā ģenētiskā efekta standartnovirze attiecīgajā eksperimentā.

Izmantojot šādi korigētas mērījumu vērtības, veikta ģimeņu ranžēšana un selekcijas vērtību aprēķināšana visiem eksperimentiem kopumā pēc tādās pašas metodes, kādapielietota katra atsevišķa eksperimenta analīzei.

Sēklu plantācijas ģenētiskais ieguvums aprēķināts kā vidējā atlasīto koku selekcijas vērtība reizināta ar 2 (pieņemot, ka atlasītie koki krustojas tikai savā starpā) vai ar 1 (pieņemot, ka visa apputeksnēšana plantācijā notiek tikai ar apkārtējo mežaudžu putekšņiem). Ģenētiskais ieguvums raksturo sagaidāmo atlasītā materiāla pārākumu pār visu pluskoku vidējo vērtību.

Atsevišķos gadījumos klonu skaits plantācijā aprēķināts kā efektīvais (N_e). Šis rādītājs ir informatīvi ietilpīgāks nekā kopējais klonu skaits, īpaši, ja klonu pārstāvniecība ir izteikti nelīdzsvarota. Efektīvais klonu skaits norāda uz faktisko ģenētiskās daudzveidības līmeni (Kang et al., 2001) un to var aprēķināt (Lindgren, Mullin, 1998) šādi:

$$N_e = \frac{1}{\sum_{i=1}^n p_i^2}, \quad (5)$$

kur

N_e – efektīvais klonu skaits, kas šajā gadījumā ir idents statusa skaitlim (status number);

p_i – varbūtība, ka 2 nejauši izvēlēti tā paša indivīda gēni ir identiski pēc izcelsmes (no viena un tā paša priekšteča).

Efektīvais klonu skaits ir vienāds ar faktisko, ja kloni sēklu plantācijā nav savstarpēji radniecīgi un nav inbrīdinga (kas faktiski raksturo radniecību iepriekšējās paaudzēs), kā arī plantācijā tie pārstāvēti vienādās proporcijās.

Lietišķiem aprēķiniem (pieņemot, ka ziedēšanas intensitāte starp kloniem nozīmīgi neatšķiras) saskaņā ar Prescher et al. (2004, 2006) var izmantot formulu:

$$N_e = \frac{\left[\sum_i r_i \right]^2}{\sum_i [r_i]^2}, \quad (6)$$

kur r_i – rametu skaits klonam i .

Atšķirīgas ziedēšanas intensitātes ietekmi un atbilstošās N_e aprēķināšanas formulu aprakstījuši Lindgren, El-Kassaby (1989), Xie et al. (1994), Lindgren, Prescher (2005).

Ģenētisko daudzveidību sēklu plantācijā, kur kloni nav radniecīgi, var raksturot ar formulu (Kang, Lindgren, 1998):

$$GD = 1 - (2N_e)^{-1} \quad (7)$$

kur

N_e – efektīvais klonu skaits, kas šajā gadījumā ir idents statusa skaitlim.

Rezultāti

1. atlases kritērija izvēle

Pluskoku brīvapputes pēcnācēju ģimenes ātraudzību un produktivitāti raksturo koku augstums, caurmērs, stumbra tilpums noteiktā vecumā, kā arī no šiem rādītājiem pastarpināti iegūtie lielumi – valdaudzes koku augstums, caurmērs, stumbra tilpums vai visu parces dzīvo koku augstumu, caurmēru summa, vai krāja (stumbra tilpumu summa). Ģimeņu ranžēšanai un labāko mātes koku atlasei kāds no šiem kritērijiem jāizvēlas kā galvenais. Lai atlase būtu rezultatīva, izvēlētajam kritērijam jābūt ar iespējami augstu iedzimstamības koeficientu – aditīvās ģenētiskās dispersijas daļu kopējā pazīmes fenotipiskajā dispersijā, kas liecinātu, ka konkrētajā eksperimentā konstatētās atšķirības starp kokiem un ģimenēm lielā mērā noteikuši ģenētiskie faktori.

Individuālo koku un ģimeņu iedzimstamības koeficientu vērtības produktivitāti raksturojošiem kritērijiem apkopotas 1. tabulā, kurā ietverta arī informācija par to, cik atkārtojumos un ar cik kokiem vidēji katra ģimene pārstāvēta.

Lielākās individuālo koku iedzimstamības koeficienta vērtības ir augstumam (vidēji 0,17), mazākas – stumbra tilpumam (vidēji 0,12) un aptuveni 2 reizes mazākas – caurmēram (vidēji 0,08). Izmantojot tikai 3 augstākos kokus katrā parcelē, iedzimstamības koeficienta vērtība palielinās aptuveni 2 reizes un vidēji augstumam ir 0,42, caurmēram - 0,18 un stumbra tilpumam - 0,22. Izvēlēti ir augstākie, tātad valdaudzes, koki, kas ir konkurences mazāk ietekmēti un raksturo attiecīgās ģimenes augšanas potenciālu.

Vienas un tās pašas pazīmes ģimeņu iedzimstamības koeficientu vērtības vidēji vairāk nekā 2 reizes pārsniedz individuālo koku iedzimstamības koeficientus. Tas norāda, ka atlase pēc pēcnācēju pārbaužu rezultātiem

(starp vecāku kokiem) šajos eksperimentos dos ievērojami lielāku selekcijas efektu nekā atlase starp pēcnācējiem (ģimeņu ietvaros). Sakarības starp atsevišķu pazīmju ģimeņu iedzimstamības koeficientu vērtībām saglabājas līdzīgas, bet vairs ne tik krasas, kādas konstatētas individuālo koku iedzimstamības koeficientiem - koku augstumam vidēji 0,44, stumbra tilpumam 0,34 un caurmēram 0,24. Izmantojot tikai 3 parces augstāko koku datus, koeficientu vidējās vērtības attiecīgi ir 0,46, 0,41 un 0,36. Summāro rādītāju (hsum, dsum, volsum; 1. tabula) ģimeņu iedzimstamības koeficientu vidējās vērtības ir gandrīz vienādas (0,47 – 0,48).

Vidējais koku skaits ģimenē pa eksperimentiem svārstās no 7,6 līdz 20,5, vidēji - 13,4. Plašā svārstību amplitūda skaidrojama ar lielu sākotnējo stādīšanas biežību (5000 koki*ha⁻¹) un koku savstarpējo konkurenci. Koku skaitu var ietekmēt arī tādi ar genotipu maz saistīti vai nesaistīti faktori kā dzīvnieku bojājumi, trapes ligzdas, kopšanas cirtes, par kurām materiāli nav saglabājušies. Tādēļ vēlams izvēlēties atlases kritēriju, kas būtu iespējami mazāk saistīts ar saglabāšanos. Piemēram, ja koku caurmēri parcelē ir šādi - 10,2; 11,4 14,1; 11,6; 3,2 cm, tad vidējais caurmērs – 10,1 cm. Turpreti, ja citas ģimenes koks ar mazāko caurmēru (3,2 cm), atradams starpaudzē, ir gājis bojā, tad vidējais caurmērs parcelē ir 11,8 cm. Tas nozīmē, ka ģimenes ar augstāku saglabāšanos ir nelabvēlīgākā situācijā. Izmantojot kādu no valdaudzes koku atlases pazīmēm, samazinās iespēja izdarīt kļūdainu izvēli. Izmantojot jau minēto piemēru, var apņēmīgi, ka koka ar caurmēru 3,2 cm klātbūtne izmaina parces vidējo vērtību par 14%. Turpreti ja izmantojam caurmēru summu (šajā gadījumā 50,5), šī paša koka ietekme ir tikai 6%. Tātad arī summārie kritēriji ir mazāk saistīti ar saglabājušos koku skaita nevienmērības ietekmi.

1. tabula, Table 1

Iedzimstamības koeficientu vērtības un saglabājušos koku skaits priedes brīvapputes pēcnācēju
pārbaužu stādījumos 20-35 gadu vecumā

Heritability and number of trees in Scots pine open pollinated trials at the age of 20-35 years

Nr.	b	n	Pazīme	h^2_f	h^2_f	Nr.	b	n	Pazīme	h^2_f	h^2_f
33	3,9	2,7	h	0,23	0,35	39	3,9	3,8	h	0,28	0,49
			d	0,01	0,02				d	0,06	0,18
			tilp	z	z				tilp	0,11	0,28
		2,4	h_h3	0,33	0,37			2,6	h_h3	0,72	0,58
			d_h3	z	z				d_h3	0,21	0,34
			tilp_h3	z	z				tilp_h3	0,29	0,42
		2,7	hsum		0,28			3,8	hsum		0,487
			dsum		0,21				dsum		0,524
			tilpsum		0,22				tilpsum		0,576
34	3,1	3	h	0,06	0,1	46	5,6	2,4	h	0,18	0,36
			d	z	z				d	0,16	0,35
			tilp	z	z				tilp	0,18	0,38
		2,4	h_h3	0,4	0,33			2,4	h_h3	0,25	0,37
			d_h3	0,2	0,27				d_h3	0,17	0,3
			tilp_h3	0,17	0,23				tilp_h3	0,22	0,37
		3	hsum		0,59			2,4	hsum		0,68
			dsum		0,60				dsum		0,682
			tilpsum		0,57				tilpsum		0,628
36	3,6	2,1	h	0,13	0,19	234	3,8	5,4	h	0,2	0,52
			d	z	z				d	0,01	0,06
			vol	z	z				tilp	0,04	0,18
		1,9	h_h3	0,31	0,3			3	h_h3	0,76	0,63
			d_h3	z	z				d_h3	0,18	0,3
			vol_h3	z	z				tilp_h3	0,22	0,35
		2,1	hsum		0,24			5,4	hsum		0,605
			dsum		0,15				dsum		0,588
			tilpsum		0,08				tilpsum		0,587
37	2,8	3,6	h	z	z	235	7,1	2,8	h	0,26	0,52
			d	0,07	0,15				d	0,14	0,41
			tilp	0,08	0,17				tilp	0,16	0,44
		2,5	h_h3	z	z			2,3	h_h3	0,42	0,56
			d_h3	0,33	0,36				d_h3	0,28	0,52
			tilp_h3	0,34	0,36				tilp_h3	0,31	0,54
		3,6	hsum		0,32			2,8	hsum		0,724
			dsum		0,39				dsum		0,74
			tilpsum		0,39				tilpsum		0,72
38	3,5	3	h	0,06	0,12	351	3,5	4,9	h	0,25	0,71
			d	z	z				d	0,06	0,49

Nr.	b	n	Pazīme	h^2_i	h^2_f	Nr.	b	n	Pazīme	h^2_i	h^2_f
			tilp	z	z				tilp	0,11	0,61
		2,4	h_h3	0,35	0,35			2,9	h_h3	0,55	0,63
			d_h3	z	z				d_h3	0,05	0,4
			tilp_h3	z	z				tilp_h3	0,14	0,58
		3	hsum		0,49			4,9	hsum		0,352
			dsum		0,47				dsum		0,369
			tilpsum		0,43				tilpsum		0,421

Nr. – eksperimenta numurs / number of experiment;

b – cik atkārtojumos vidēji pārstāvēta katra ģimene / average number of replications per family;

n – vidējais koku skaits parcelē / average number of trees per plot;

Pazīme / trait: h – augstums / height, d – caurmērs / diameter, tilp – stumbra tilpums / stem volume.

Ja aprēķinam izmantoti tikai 3 augstākie koki katrā parcelē, pie pazīmes apzīmējuma pievienots „_h3”, ja izmantota attiecīgās pazīmes vērtību summa parcelē – pievienots „sum” / if only 3 higher trees per plot are used for calculation, notification „_h3” added, if sum of values in plot are used, notification „sum” added to the name of trait.

z – aditīvā ģenētiskā efekta daļas novērtēšana kopējā pazīmes dispersijā nav iespējama / calculation of additive genetic variance not possible;

h^2_i – individuālo koku iedzimstamības koeficienta vērtības / individual tree heritability values;

h^2_f – ģimeņu iedzimstamības koeficienta vērtības / family heritability values.

Vērtējot atlasē kritērija izvēles ietekmi uz ģimeņu ranžējumu, katra pēcnācēju pārbaužu stādījuma ietvaros aprēķināti rangu korelācijas koeficienti. Tā kā to vērtības starp stādījumiem nozīmīgi neatšķiras, 2. tabulā

atspoguļoti tikai visu eksperimentu datu vidējie rādītāji. Ranžējums pēc 3 augstāko koku vērtībām nozīmīgi atšķiras no summāro rādītāju noteiktā (tātad atlasītās labākās ģimenes var nebūt vienas un tās pašas). Augstākā korelācija

2. tabula, Table 2

Rangu korelācija ģimeņu atlasē pēc atšķirīgām pazīmēm priedes brīvapputes pēcnācēju pārbaužu stādījumos 20-35 gadu vecumā

Rank correlations for selections according to different traits in Scots pine open-pollinated progeny trials at the age of 20-35 years

Pazīme	h	d	tilp	h_h3	d_h3	tilp_h3	hsum	dsum
d	0,60							
tilp	0,74	0,96						
h_h3	0,85	0,55	0,63					
d_h3	0,68	0,66	0,81	0,79				
tilp_h3	0,71	0,65	0,84	0,82	0,97			
hsum	0,39	0,09	0,14	0,63	0,52	0,52		
dsum	0,41	0,24	0,27	0,64	0,62	0,62	0,97	
tilpsum	0,57	0,46	0,50	0,76	0,77	0,78	0,90	0,95

(0,78) konstatēta starp tilpsum un tilp_h3. Ģimeņu virknējumi pēc parcelu summārajiem rādītājiem (hsum, dsum, tilpsum) savstarpēji cieši korelē ($\geq 0,90$), tātad nepieciešamības gadījumā summārie rādītāji ir aizstājami. Tāpat augsta korelācija (0,96) ir starp ranžējumiem pēc diametra un stumbra tilpuma. Zemākās korelācijas konstatētas starp ranžējumu pēc summārajiem un visu koku datiem, kas netieši norāda uz jau pieminēto saglabāšanās faktoru ietekmi.

Līdzīgas sakarības konstatētas, veicot visu stādījumu kopējo analīzi pēc modeļa 2 un izvēloties dažādus atlases kritērijus: valdaudzes koku vidējo augstumu (h_h3), stumbra tilpumu (tilp_h3), krāju (tilpsum_

h3) un visu koku krāju (tilpsum), pēc kuriem atlasītas 50 labākās ģimenes. Katrām 2 atlases kritērijiem atbilst 66 – 84% ģimeņu. Augstākā rezultātu sakritība atļaujas pēc citiem kritērijiem konstatēta valdaudzes koku krājai – vidēji 40 ģimenēm no atlasītajām 50. Veicot 50 labāko ģimeņu atlasīti pēc modeļa 1 un modeļa 2 un par atlases kritēriju izvēloties gan parces krāju, gan valdaudzes koku augstumu, 41 ģimenei konstatēta sakritība pēc abiem atlases modeļiem.

Lai precīzāk novērtētu sakarības starp dažādiem atlases kritērijiem un koku skaitu, aprēķināta ģimeņu vidējo vērtību korelācija; dati apkopoti 3. tabulā.

3. tabula, Table 3

Ģimeņu vidējo vērtību korelācija dažādām pazīmēm priedes brīvapputes pēcnācēju
pārbaužu stādījumos 20-35 gadu vecumā

Family mean correlation for different traits in Scots pine open-pollinated progeny trials at
the age of 20-35 years

Pazīmes	n	h	d	tilp	tilpsum	h_h3	tilpsum_h3	zd	zb	sb
h	0,15									
d	-0,15	0,69								
tilp	-0,11	0,77	0,97							
tilpsum	0,86	0,52	0,29	0,32						
h_h3	0,49	0,93	0,53	0,63	0,76					
tilpsum_h3	0,38	0,47	0,37	0,44	0,59					
zd	0,07	0,18	0,46	0,38	0,23	0,15	0,10			
zb	-0,16	-0,02	0,36	0,22	-0,08	-0,13	-0,05	0,54		
sb	-0,01	-0,12	-0,10	-0,03	0,02	-0,09	-0,01	0,07	0,18	
zd_rel	-0,03	-0,56	-0,60	-0,60	-0,17	-0,40	-0,23	0,41	0,07	0,21

tilpsum_h3 – valdaudzes (3 augstāko parcelē) koku krāja / yield of dominant (3 highest) trees in plot;

n – koku skaits ģimenē / number of trees per family;

zd – resnākā zara līdz 2 m augstumam diametrs / diameter of thickest branch up to 2 m height;

zb – zarojuma novērtējums ballēs / branch thickness in grades;

sb – stumbra taisnuma novērtējums ballēs / stem straightness in grades;

zd_rel – resnākā zara līdz 2 m augstuma diametrs attiecībā pret stumbra caurmēru / diameter of thickest branch up to 2 m height – stem diameter relation;

pārējie apzīmējumi kā 1. tabulā / other abbreviations as in table 1.

Krāja (tilpsm) cieši saistīta ar koku skaitu (determinācijas koeficients $r^2=0,73$) un samērā cieši ar koku vidējo augstumu ($r^2=0,27$), bet vāji - ar caurmēru un tilpumu ($r^2=0,1$). Tātad analizētajos eksperimentos ar nelielu koku skaitu daži papildus valdaudzes koki (kas var būt nejausi, bet ne ģenētisku faktoru noteikts) ģimenei nodrošina nozīmīgu krājas pārākumu. Turpretī ģimenes vidējais valdaudzes koku augstums ievērojami mazāk saistīts ar koku skaitu ($r^2=0,24$), toties ļoti cieši ar koku augstumu ($r^2=0,87$). Vēl mazāk no saglabājušos koku skaita atkarīga ģimenes vidējā valdaudzes koku krāja ($r^2=0,16$) un tās saistība ar koku vidējo augstumu, caurmēru un tilpumu arī ir zema (r^2 attiecīgi 0,22, 0,14 un 0,19). Ņemot vērā konstatētās likumsakarības, ģimeņu ranžēšanai izvēlēta kombinācija starp krāju un valdaudzes koku augstumu – valdaudzes koku krāja.

Ģimenes vidējo vērtību limenī valdaudzes koku krājas korelācija ar resnākā zara līdz 2 m augstumam diametru ($r=0,1$) ir zemāka nekā valdaudzes koku augstumam ($r=0,15$) vai kopējai krājai ($r=0,23$) un vairāk nekā 3 reizes zemāka kā caurmēram (d)

vai stumbra tilpumam (tilp). Korelācijas ar kvalitātes rādītājiem (stumbra taisnumu un zaru caurmēru) ir tuvas 0, izņemot stumbra diametram un tilpumam ar zaru novērtējumu ballēs. Korelācijas ar resnākā zara un stumbra caurmēra attiecību (zd_rel) visiem augšanas rādītājiem ir negatīvas, zemākās tās ir valdaudzes koku krājai ($r=-0,23$) un kopējai krājai ($r=-0,17$).

Koku kvalitātes rādītāju variāciju un ģenētiskās nosacītības raksturošanai izvēlēti uzmērītie (kvantitatīvie) lielumi – zara diametrs un zara diametra/stumbra caurmēra attiecība. Šīm pazīmēm pa eksperimentiem aprēķinātas vidējās un maksimālās vērtības, kā arī ģimeņu iedzimstamības koeficienti; dati apkopoti 4. tabulā.

Vidējās zd un zd_rel ģimeņu iedzimstamības koeficienta vērtības neatšķiras un ir 0,28 ; variācijas koeficientu vidējās vērtības ir līdzīgas - attiecīgi 28% un 32%. Taču nozīmīgas atšķirības konstatētas starp eksperimentiem: zd ģimeņu iedzimstamības koeficienta vērtības ir no 0,13 līdz 0,55 un zd_rel - no 0,02 līdz 0,48.

4. tabula / Table 4

Koku zarojumu raksturojošo pazīmju parametri un ģenētiskā nosacītība priedes brīvapputes pēcnācēju pārbaužu stādījumos 20-35 gadu vecumā

Genetic determination and parameters of branch traits in Scots pine open-pollinated progeny trials at the age of 20-35 years

Nr.	Pazīme	s _%	vid.	s	m	h ² _f
33	zd	25	1,65	0,41	2,4	0,55
	zd_rel	26	0,10	0,03		0,48
34	zd	33	1,48	0,49	2,5	0,27
	zd_rel	39	0,11	0,04		0,31
36	zd	29	1,66	0,47	2,8	0,18
	zd_rel	25	0,10	0,02		z
37	zd	24	1,33	0,32	2,1	0,15
	zd_rel	33	0,11	0,04		0,02
38	zd	25	1,42	0,35	2,3	0,28
	zd_rel	31	0,10	0,03		0,14

Nr.	Pazīme	s _%	vid.	s	m	h ² _f
39	zd	24	1,44	0,34	2,7	0,21
	zd_rel	28	0,11	0,03		0,33
46	zd	40	1,54	0,61	3,0	0,13
	zd_rel	34	0,16	0,06		0,17
234	zd	32	0,95	0,30	2,0	0,47
	zd_rel	41	0,09	0,04		0,38
235	zd	29	1,50	0,43	3,3	0,31
	zd_rel	42	0,16	0,07		0,27
351	zd	22	1,83	0,40	3,0	0,23
	zd_rel	24	0,13	0,03		0,46

s_% – variācijas koeficients / coefficient of variation;

vid. – vidējā vērtība eksperimentā / average in experiment;

s – standartnovirze / standard deviation;

m – maksimālā vērtība, kāda konstatēta vismaz 5 kokiem / maximal value found for at least 5 trees;

pārējie apzīmējumi kā 1. un 3. tabulā / other abbreviations as in table 1 and 3.

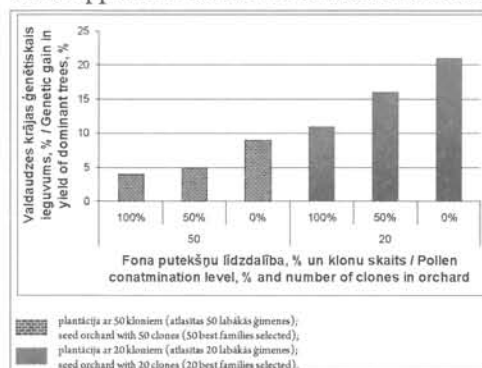
Novērtēšanas vecumā kokiem līdz 2m augstumam zari visos eksperimentos jau nokaltuši, tādēļ konstatētais resnākā zara caurmērs ir faktiski maksimālais, kas var ietekmēt koka resgaļa kvalitāti. Vidējais zara diametrs ir 1,5 cm, taču maksimālais - visos eksperimentos pārsniedz 2 cm. Ņemot vērā konstatēto pazīmju samērā augsto ģenētisko nosacītību, absolūtās vērtības un potenciālo ietekmi uz kvalitatīva sortimenta iznākumu, ir svarīgi, lai starp atlasītajiem mātes kokiem sēklu plantācijas izveidē netiktu lietoti tādi, kuru kvalitāte ir zemāka par eksperimenta vidējo vērtību, vairāk nekā pazīmes novērtējuma kļūdas robežās.

Atlasītā materiāla pārākums

Atlase veikta pēc izstrādātajiem kritērijiem: izmantojot valdaudzes koku krāju, ranžējot ģimenes pēc modeļa 2 un izslēdzot no labāko skaita tās, kuras vairāk nekā mērījuma kļūdas robežās un ir zemākas par vidējo kvalitātes rādītāju vērtībām.

Atlasītā materiāla pārākumu pirm-

kārt raksturo no šī materiāla ierīkotās sēklu plantācijas ģenētiskā ieguvuma vērtības (salīdzinot ar visu pluskoku pēcnācēju vidējo vērtību). Šo vērtību ietekmē atlases intensitāte (izvēlēto klonu skaits) un fona (apkārtējo mežaudžu) putekšņu līdzdalība plantācijas klonu apputeksnēšanā. Minēto faktoru ietekme



1. attēls. Sēklu plantācijas ģenētiskā ieguvuma vērtības valdaudzes koku krāji saistībā ar fona putekšņu līdzdalību sēklu materiāla veidošanā.
Fig. 1. Genetic gain of yield of dominant trees from seed orchards in different levels of pollen contamination.

parādīta 1. attēlā, aprēķinos pieņemot, ka kloni plantācijā pārstāvēti ar vienādu rametu (klonālo kopiju) skaitu. Ja visa apputeksnēšanās notiek plantācijas ietvaros, ģenētiskais ieguvums izmantojot 50 klonus ir zemāks nekā izmantojot 20 klonus ar 100% putekšņu fona ietekmi. Taču ģenētiskās daudzveidības vērtība ir augstāka - attiecīgi $N_e=50$ un $N_e=20$.

Ģenētiskās daudzveidības vērtība $N_e \geq 20$ (turpmāk $N_e=22$), saskaņā ar literatūras datiem, ir pietiekama parastās priedes sēkļu plantācijām un aptuveni 50% fona putekšņu līdzdalība apputeksnēšanā atbilst vidējam stāvoklim (skat. Diskusiju). Izmantojot šos lielumus, ģenētiskais ieguvums valdaudzes koku krājai plantācijā, kur ar vienādu rametu skaitu pārstāvēti 22 kloni, ir 17%. Palielinot ģenētiski vērtīgāko 36 klonu pārstāvniecību proporcionāli to selekcijas vērtībām un pārējo (16) klonu līdzdalību samazinot līdz 2% katram, ģenētiskais ieguvums ir 22% ($N_e=22$ tiek saglabāts). Tāda paša ģenētiskā ieguvuma sasniegšanai, izmantojot vienādu klonu pārstāvniecību plantācijā, var izmantot tikai 13 labākos klonus, kas, protams, negatīvi ietekmē ģenētisko daudzveidību.

Svarīgi novērtēt ne tikai potenciālās ģenētiskā ieguvuma vērtības, bet veikt arī atlasīto pluskoku un mežaudžu pēcnācēju salīdzināšanu. Ņemot vērā, ka kontroles materiālam izvēlētais mežaudzes katrā eksperimentā ir atšķirīgas un atšķirīgs ir arī stādījumu vecums, katras ģimenes vērtības stādījuma ietvaros salīdzinātas ar kontroli. Rezultāti parādīti kā starpība procentos. Kopējais rezultāts aprēķināts kā mediāna no visām atsevišķo procentuālo starpību vērtībām. Tāpat noteikts arī stādījumu ar atlasītām ģimenēm vidējais vecums – tas ir 32 gadi.

Atlasīto 50 priedes pluskoku brīvapputes pēcnācēju selekcijas starpība pret mežaudžu pēcnācēju vērtībām ir:

- 1) valdaudzes krāja +27%;
- 2) relatīvais zara diametrs -6%;
- 3) resnākā zara līdz 2 m augstumam diametrs -3%;
- 4) zarojums ballēs (vidējās vērtības) -5%;
- 5) stumbra novērtējums ballēs (vidējās vērtības) -2%.

Jāatceras, ka saskaņā ar metodiku augstākās vērtības atbilst zemākai kvalitātei, tātad kvalitātes selekcijas starpības ar mīnusa zīmi faktiski liecina par uzlabojumu. Vērtējot visus eksperimentus kopā, konstatēts, ka koku ar tieviem zariem (zarojuma balle 1) īpatsvars no kopējā koku skaita atlasītajām ģimenēm ir par 6% augstāks nekā kontrolei (mežaudžu pēcnācējiem), koku ar resniem zariem īpatsvars sarucis par 3% (no 10% uz 7%). Koku ar likumotiem stumbriem (balle 3) īpatsvars atlasītajām ģimenēm ir par 1% zemāks nekā mežaudžu pēcnācējiem, bet arī mežaudžu pēcnācējiem koku ar likumotiem stumbriem (balle 3) īpatsvars ir tikai 2%.

Diskusija

1. Atlases kritēriju izvēle

Iegūtās koku augstuma, caurmēra un stumbra tilpuma iedzimstamības koeficientu vērtības atbilst citu autoru pētījumu par parasto priedi rezultātiem. Literatūrā uzrādītas arī šādas likumsakarības: koku augstumam iedzimstamība ir lielāka (Kowalczyk, 2005, Danusevičius, 2000, Haapanen u.c., 1997) un mazāka fenotipiskā variācija (Hannrup u.c., 1998) nekā caurmēram. To mazāk ietekmē konkurences faktori, kas konstatēts arī pēc relatīvi zemākām iedzimstamības koeficientu standartklūdām (dati nav publicēti).

Koku skaitu ģimenē var ietekmēt iesaigšanās rādītāji, kas daļēji ir ģenētiski nosacīti, piemēram, rezistence pret skujbīri (Baumanis, 1975). Taču citi ietekmējošie faktori

var būt ar ģenētiskajām īpašībām nesaistīti, piemēram, mikrovide, pirmās vasaras sausums, karstums, pavirša stādīšana, aizzēlums, meža dzīvnieku bojājumi. Vienā no parastās priedes pēcnācēju pārbaužu stādījumiem (Nr. 357) konstatēts, ka gandrīz visi tie koki, kas saglabājušies līdz otrās veģetācijas sezonas beigām, aug arī 12 gadu vecumā. Stādījumos Nr. 34 un 234 konstatēts, ka koku saglabāšanās 6 gadu vecumā būtiski ietekmē to skaitu, vidējo caurmēru un augstumu 32 gadu vecumā (Jansons, Džeriņš, 2005, nepublicēti dati). Turklāt koku skaitu atsevišķos eksperimentos būtiski ietekmē sakņu trupe un kopšanas cirtes, kuru dokumentācija nav saglabājusies. Ņemot vērā, ka lielākā daļa ietekmējošo faktoru ir ar genotipu nesaistīti (vai saistīti nedaudz) un to ietekmes apjomi un laiki nav zināmi, veicot koku atlasī, svarīgi izvēlēties tādas pazīmes, kuras ir relatīvi noturīgākas pret dažādā koku skaita ietekmi (koku augstumu, valdaudzes, nevis visu koku vidējās pazīmes vērtības). Vides apstākļu dažādība (atšķirīgā konkurence, sakņu trapes infekcijas fons augsnē dažādās vietās) ir galvenais cēlonis, kas apgrūtina precīzu koku parametru iedzimstamības koeficientu noteikšanu.

Konstatētā pozitīvā korelācija starp koku augstumu, caurmēru un zara caurmēru, atbilst Velling (1982) pētījumu rezultātiem, kur konstatēta arī pozitīva, statistiski nebūtiska korelācija starp koka augstumu un zaru skaitu mieturī (kas aptuveni varētu atbilst zarojuma novērtējumam) un pozitīva, statistiski būtiska – starp caurmēru un zaru skaitu mieturī. Tendence ir tāda pati kā šajā rakstā rezultātu daļā analizētajos eksperimentos un norāda, ka koku atlasē prioritārs ir augstums. Haapanen et al. (1997), analizējot lielāka skaita kvalitātes pazīmju un koka augstuma un caurmēra korelāciju parastajai priedei Somijā, līdzīgi secina, ka augstuma korelācija ar kvalitātes

parametriem ir no selekcijas viedokļa pozitīva, tādēļ koku atlasē rekomendējams izmantot šo pazīmi kā galveno. Haapanen et al. (1997) aprēķinātās korelācijas vērtības starp koku augstumu, caurmēru, resnākā zara caurmēru ir līdzīgas Latvijā konstatētajām, taču augstuma korelācija ar zarojuma vērtējumu ballēs ir cieša un negatīva, $r = -0,63$ (caurmēram: mazāk cieša un negatīva, $r = -0,14$), ar stumbra taisnumu ballēs – pozitīva, $r = 0,21$ (caurmēram $r = -0,04$). To daļēji varētu skaidrot ar Somijā izmantoto 5 ballu skalu, kura sniedz iespēju veikt detālāku kvalitātes izvērtējumu, tādēļ iegūtās korelācijas vērtības varētu būt precīzākas.

Apstiprinājusies Kohlstock, Schneck (1994) priedes provenienču pārbaužu stādījumos konstatētā sakarība: ātrāk augošajiem kokiem parasti raksturīgi resnāki zari, taču relatīvais zara diametrs (zara/stumbra caurmēra attiecība) var būt pat mazāks nekā lēnāk augošajiem.

Olsson un Ericsson (2002) konstatējuši korelācijas starp saglabājušos koku skaitu un augstumu robežās no 0,03 līdz 0,65, kas vidēji ir augstākas nekā mūsu aprēķinātās. Iespējamais skaidrojums – Olsson un Eriksson analizējuši stādījumus Ziemeļzvēdrijā, kur viens no galvenajiem koku iznīkšanas cēloņiem ir klimata apstākļi. Ja tie nav piemēroti kāda genotipa ģenētiski cieši noteiktajam augšanas ritmam, šīs ģimenes koki bieži apsalst rudens un / vai pavasara salnās, atpauzē augšanā, daļa arī iet bojā. Turpretī Latvijā ģenētiskā saikne starp koku augšanu un saglabāšanos nav tik tieša. Tas ir papildus arguments tādas atlases pazīmes izvēlei, kurai būtu iespējami zemāka korelācija ar koku skaitu – valdaudzes koku krāju. Šai pazīmei konstatēta arī zema korelācija ar kvalitāti raksturojošām pazīmēm.

Kvalitātes pazīmei, kas iegūta uzmērot resnākā zara līdz 2 m augstumam diametru, un no tās atvasinātajai zara diametra/koka

caurmēra attiecībai konstatētās ģimeņu iedzimstamības koeficienta vērtības (0,28) un visumā augstā variācija (30%) liecina, ka pat eksperimentā ar zemu un nevienmērīgu saglabāšanos iespējama kvalitatīvāko ģimeņu atlase. Tomēr tā nebūs tik precīza un efektīva kā eksperimentā ar augstu saglabāšanos un lielu koku skaitu. Piemēram, Haapanen et al. (1997) Somijā konstatētās individuālo koku zara caurmēra iedzimstamības koeficienta vērtības - no 0 līdz 0,8 (vidēji 0,24) - ir augstākas nekā mūsu pētījumos noteiktās (0,03-0,24, vidēji 0,10). Somijā analizēto parastās priedes iedzimstamības pārbaužu stādījumu vecums ir 11-24 gadi; izvērtēti minimāli 15 koki 3 atkārtojumos katrai ģimenei, izslēdzot dzīvnieku bojātos vai nomāktos kokus (starpaudzi).

Izteiktu eksperimenta nevienmērīguma faktoru (galvenokārt – atšķirīgas saglabāšanās) ietekmi uz koku kvalitātes pazīmju (dažādu zarojuma parametru, mazāk – stumbra taisnuma) novērtējumu konstatējuši arī citi autori (Persson, 1994, Pöykkö, 1982, Velling, 1982). Persson et al. (1995), analizējot parastās priedes stādījumus Zviedrijā, konstatējuši zemu korelāciju starp ātraudzību un kvalitāti vienāda sākotnējā stādījuma attāluma ietvaros. Tajā pašā laikā gan ģenētisko faktoru, gan stādījuma attāluma ietekme uz koku kvalitāti bijusi būtiska. Līdzīgi Velling (1982) atklājis būtiskas atšķirības starp ģimenēm, izvērtējot zara leņķi un zaru daudzumu mieturī. Šo individuālo koku kvalitātes pazīmju iedzimstamības koeficienti attiecīgi ir 0,14, un 0,24 (Pöykkö, 1982).

Resnākā zara diametra vērtēšanas sakarā svarīgs apstāklis ir tas, ka šajā rakstā analizētajos eksperimentos uzmērītajiem kokiem līdz 2 m augstumam zari bija jau nokaltuši, tādēļ konstatētais diametrs ir faktiski maksimālais, kas var ietekmēt koka resgaļa kvalitāti. Konstatēts, ka visos eksperimentos

lielākie zd atsevišķos gadījumos pārsnieguši 2 cm, tādēļ nepieciešama ir zemākās kvalitātes ģimeņu izslēgšana no sēklu plantācijas klonu saraksta. Vajadzīga arī atlase pēc ballēs vērtētajām pazīmēm, jo tās raksturo koka vainaga un stumbra vērtību.

Nozīmīgas ($\pm 20\%$) zaru resnuma un stumbra taisnuma (novērtētu ballēs) atšķirības atsevišķām parastās priedes ģimenēm no eksperimenta vidējās vērtības konstatējuši Jansons, Džeriņš (2005, dati nav publicēti). Šo individuālo koku pazīmju iedzimstamības koeficientu vērtības stādījumos Somijā attiecīgi vidēji bijušas 0,26 un 0,12 (Haapanen et al., 1997), tātad līdzīgas kā koku augstumam un caurmēram tajos pašos stādījumos. Tas liecina par iespēju sekmīgi veikt kvalitatīvāko koku un ģimeņu atlasī. Turklāt, kā secināts iepriekš, ģimeņu valdaudzes koku krāja nav cieši saistīta ar to kvalitāti, tādā iespējama ir atlase pēc abām pazīmēm vienlaikus. Līdzīgi rezultāti konstatēti arī Zviedrijā un Somijā (literatūras apskats – Persson, 1994).

Atlases procesā selekcijas vērtības tiek aprēķinātas salīdzinājumā ar kādu no bāzes vērtībām. Eksperimentā parasti par tādu pieņem attiecīgās pazīmes vidējo vērtību (Falconer, Mackay, 1996). Līdz ar to rodas būtiskas problēmas, salīdzināt rezultātus starp eksperimentiem, kur ģimeņu sastāvs un eksperimenta kvalitāte (vides apstākļu vienmērīgums, saglabāšanās) var nozīmīgi atšķirties. Svarīgi samazināt tikai kvalitatīvākajā eksperimentā pārstāvētās ģimenes nepamatotās priekšrocības (neģenētiski noteikts pārkums) varbūtību salīdzinājumā ar citu ģimeni, kura pārstāvēta zemākās kvalitātes eksperimentā. Viena no iespējām – ģimenes selekcijas vērtības reizināt ar ģimeņu iedzimstamības koeficienta (h_f^2) vērtībām attiecīgajā stādījumā, tādējādi vērtējumam precīzākajā eksperimentā (kur h_f^2 lielāks)

piešķirot augstāku nozīmi. Pēc tam veicama ģimeņu salīdzināšana starp eksperimentiem (modelis 1). Taču šajā gadījumā, ja ģimene pārstāvēta vienā labā un vienā zemas kvalitātes stādījumā, tās vidējā selekcijas vērtība būs zemāka nekā ģimenei, kura pārstāvēta tikai labā stādījumā. Tādēļ precīzāku novērtējumu sniedz visu eksperimentu kopējā analīze, kur pazīmes vērtība pareizināta ar koeficientu 1^* (aditīvā ģenētiskā efekta standartnovirze⁻¹), tādējādi satuvinot visu eksperimentu aditīvās ģenētiskās standartnovirzes un iegūstot līdzīgu novērtēšanas skalu – (modelis 2). Kā rāda analīzes rezultāti, starp abiem modeļiem, veicot labāko ģimeņu atlasīšanu, ir 18-34% atšķirību. Tādēļ svarīgi izraudzīties iespējami precīzāko paņēmieni. Ierīkojot turpmākos izmēģinājumus, nepieciešama ir ģimeņu izstādīšana vairākos no tiem pietiekami lielā skaitā (nodrošinot pārklāšanos), kas paaugstinās kopējās analīzes rezultātu precizitāti.

2. Putekšņu fons sēklu plantācijās un tā ietekmes mazināšana

Mežaudžu koku putekšņu (turpmāk – fona putekšņu) dalība sēklu plantāciju apputeksnēšanā ir visai augsta. Veicot izoenzīmu analīzes konstatēts, ka pieaugušas, intensīvi ziedošas sēklu plantācijās ārpus plantācijas augoši tēva koki apaugļo 25 – 35% sēklu (El-Kassaby et al., 1989, Wang et al., 1991, Harju un Muona, 1989), veicot analīzes ar mikrosatelītu marķieriem šis rādītājs ir 40-60% (Nilsson, Lindgren, 2005, Almqvist, Pulkkinen, 2005). Fona putekšņu ietekme augstāka ir jaunās plantācijās, kur sievišķā ziedēšana sākas agrāk un bieži vien putekšņu daudzums plantācijā nav pietiekams (Jonsson et al., 1976). Konstatēts, ka plantāciju koku apputeksnēšana ar fona putekšņiem būtiski atšķiras pa gadiem (Harju un Muona, 1989).

Atšķirības skaidrojamas ar plantācijas

klonu atšķirīgo ziedēšanas intensitāti pa gadiem un atšķirīgo ziedēšanas fenoloģiju. Jonsson et al. (1976) konstatējuši būtisku klona ietekmi uz ziedēšanas intensitāti, turklāt rangu korelācija (vērtējot ziedēšanas intensitātes rangus tiem pašiem kloniem atšķirīgos gados) ir augsta un pozitīva. Novērots, ka sievišķie strobili ātrāk atveras klona dienviņu pusē, bet ziemēļu pusē – 5-6 dienas vēlāk, tādējādi samazinot ziedēšanas fenoloģijas atšķirību nozīmīgumu. Secināts, ka ziedēšanas intensitātes atšķirības gēnu pārnesei uz nākamā paaudzi ietekmē daudz būtiskāk nekā fenoloģiskās atšķirības.

Turpretī Koski (1973) norāda, ka ziedēšanas fenoloģijas atšķirībām – tā pašā klona sievišķie strobili spēj apaugļoties un atveras vidēji par 0,5–1 dienu ātrāk nekā izlido vīrišķie putekšņi – ir nozīmīga loma ne tikai pašapputes mazināšanā, bet arī fona putekšņu ietekmes paaugstināšanā. Harju un Nikkanen (1996) veikuši eksperimentu priedes sēklu plantācijā ziedēšanas fenoloģijas nozīmes novērtēšanai, izolējot sievišķos strobilus pirms to apaugļoties spējas iestāšanās un dažādos laika periodos izolāciju pārtraucot. Konstatēts, ka vidējā fona putekšņu ietekme uz neizolētiem megastrobiliem visu ziedēšanas periodu bijusi 48%; savukārt augstākā fona putekšņu dalība (60%) konstatēta gadījumā, kad megastrobili atsegti pirms intensīvas sēklu plantācijas putekšņu izlidošanas sākuma (pēc tam izolēti), bet zemākā (27%), kad megastrobili atsegti tikai sēklu plantācijas putekšņu izlidošanas maksimuma periodā. Līdzīgi rezultāti par ziedēšanas fenoloģijas nozīmīgumu iegūti arī Gullberg et al. (1982) pētījumā, kur izvērtēta blakus augošu mežaudžu koku krustošanās, no kuriem viens atrodies pakalnā, bet otrs – purvā. Konstatētas 2 – 6 dienu atšķirības sievišķo strobilu atvēršanās un vīrišķo putekšņu izlidošanas laika ziņā starp minētajām audzēm, kā rezultātā purva priedes piedalīšanās pakalna

Hipkins (1998) konstatējuši, ka polimorfo lokusu skaits un vidējais allēļu skaits lokusā, kā arī heterozigotāte mežaudzēm un sēklu plantācijām ar 28-30 kloniem neatšķiras, bet šie rādītāji nedaudz zemāki ir plantācijai ar 14 kloniem. Līdzīgi Stoehr un El-Kassaby (1997), salīdzinot *Picea glauca* sēklu plantācijas un mežaudzes, konstatē, ka vidējais polimorfo lokusu skaits tajās neatšķiras, taču sēklu plantācijās heterozigotāte un allēļu skaits lokusā ir mazliet zemāks nekā mežaudzēs; 7 allēles ar zemu pārstāvības biežumu, kas konstatētas mežaudzēs, nav atrastas sēklu plantācijās paraugos, bet 1 - fiksēta tikai plantācijā. Godt et al. (2001) konstatējuši līdzīgu heterozigotāti *Picea glauca* un *Pinus banksiana* mežaudzēs un plantācijās (attieciņi ar 31 un 40 kloniem). Allēļu skaits (vidēji) polimorfā lokusā mazliet mazāks ir sēklu plantācijās. Secināts, ka ģenētiskā līdzība starp sēklu plantācijām un mežaudzēm ir lielāka par 99%. Uz iegūto empīrisku datu pamata analizēta situācija, kāda būtu, ja sēklu plantācijā klonu skaits tiktu samazināts, tos atlasot nejauši vai sistēmātiski. Secināts, ka skaita samazināšanās līdz 10 izraisa vidēji 3 reti pārstāvētu allēļu zudumu, bet heterozigotāte paliek nemainīga.

Muona un Harju (1989), analizējot parasto priedi, norāda 2 galvenos sēklu plantāciju un audžu pēcnācēju atšķirību cēloņus:

- 1) sēklu plantācijas ierīkošanai tiek ievākts neliels klonu skaits, kas var vai nu palielināt ģenētisko daudzveidību, jo paraugi ievākti no plaša ģeogrāfiskā apgabala, vai arī to samazināt, jo nelielā skaita dēļ ievāktie kloni var nesaturēt atsevišķas reti sastopamas allēles.
- 2) ziedēšanas laikā sēklu plantācijās pašapputē un gēnu dreifs var izsaukt izmaiņas pēcnācēju allēļu frekvencēs.

Abu minēto faktoru ietekmi nosaka

efektīvais klonu skaits, kas analizētajās plantācijās bija attiecīgi 18 un 23. Vecāku kokiem (plantāciju kloniem), tāpat kā abu plantāciju sēklu pēcnācējiem, konstatēta vidēji tāda pati heterozigotāte kā mežaudzēs. Kopējais allēļu skaits plantācijās ir par 2-7 mazāks nekā mežaudzēs, taču sēklu plantāciju pēcnācēju paaudzē - par 3-7 lielāks. Plantāciju pēcnācējiem (sēklām), salīdzinājumā ar vecāku kokiem, nav konstatēts ģenētiskās daudzveidības zudums (gēnu dreifa vai inbrīdīngā rezultātā). Tas saskan ar Wang et al. (1991) secinājumiem, kuri iegūti salīdzinot heterozigotāti vecāku un pēcnācēju paaudzēs plantācijā ar 34 kloniem. Tiek pieļauts, ka putekšņu fona ietekme ir vairāk nekā pietiekama, lai kompensētu iespējamās ģenētiskās daudzveidības zudumus gēnu dreifa rezultātā.

Kopumā var secināt, ka heterozigotāte sēklu plantāciju kloniem un to pēcnācējiem, pat ja efektīvais klonu skaits ir tikai 18 - 23 vai atsevišķos gadījumos vēl mazāks, neatšķiras no mežaudzēs konstatētās, kas saskan ar iepriekš aprakstītajām atziņām. Procentuāli nelielam paraugu skaitam konstatētas zināmas atšķirības allēļu klātbūtnē. Turklāt atsevišķas plantācijās konstatētas allēles nav konstatētas mežaudžu paraugos un otrādi. Tiek norādīts, ka iespēju konstatēt reti (1-5% gadījumu) sastopamās allēles (kas var būt arī jaunas mutācijas) nosaka ievāktu paraugu skaits (Godt et al., 2001; Muona, Harju, 1989). Nevienā gadījumā nav atzīmēts kādas bieži pārstāvētas un mežaudzes ģenētiskās stabilitātes nodrošināšanā nozīmīgas allēles (Libby et al., 1997) iztrūkums.

Atlasītos klonus sēklu plantācijā var pārstāvēt ar vienādu vai atšķirīgu rametu skaitu. Kang et al. (2001) norāda, ka līdzsvarotai klonu pārstāvēniecībai plantācijā nav bioloģiski pamatota iemesla, jo arī mežaudzēs dažādu genotipu pārstāvēniecība nav vienāda. Somijā, analizējot vidēji 80-100 gadus vecu parastās

priedes dabisko atjaunošanos mežaudzē ar atsevišķiem vēl saglabātiem, vidēji 300 gadus veciem mātes kokiem, secināts, ka jauno audzi veido radniecīgu koku grupas, bet ne visi vecie koki ir pārstāvēti ar līdzīgu pēcnācēju skaitu. Novērots, ka 2-3 dabiskās atjaunošanās paaudzes vienā un tajā pašā nogabalā var nozīmīgi atšķirties ģenētiski (Tigerstedt et al., 1982).

Lindgren, Matheson (1986) izstrādājuši un aprakstījuši uz lineārās optimizācijas balstītu matemātisko modeli, kas rāda kā, izvēloties rametu skaitu proporcionāli klonu selekcijas vērtībām, palielinās sēklu plantācijas ģenētiskā ieguvuma vērtība. Šajā gadījumā atlasīto skaitā netiek iekļauti kloni ar izteikti atšķirīgu ziedēšanas laiku, bet tiek ievērotas ziedēšanas intensitātes atšķirības. Izmantojot šo metodi klonu atlasei priedes sēklu plantācijas ierīkošanai Zviedrijā, secināts, ka, izvēloties 28 klonus ar to selekcijas vērtībām proporcionālu rametu skaitu, kopējā plantācijas ģenētiskā ieguvuma vērtība ir par 8,8% augstāka nekā izmantojot tikai 20 labākos klonus ar vienādu pārstāvniecību. Citā izmēģinājumā ieguvums ir par 7% augstāks nekā izmantojot labākos klonus ar vienādu pārstāvniecību.

Klonu pārstāvniecība proporcionāli to selekcijas vērtībām izmantojama arī veicot sēklu plantācijas ģenētisko kopšanu (Bondesson, Lindgren, 1993). Šajā gadījumā vienīgais ierobežojums ir maksimāli pieejamais rametu skaits ģenētiski augstvērtīgākajiem kloniem. Veicot ģenētisko kopšanu egles pirmās kārtas plantācijā ar 36 kloniem un saglabājot efektīvo klonu skaitu (N_c) 27, Prescher et al. (2004) secinājuši, ka proporcionālās pārstāvniecības izmantošana paaugstinājusi sēklu plantācijas ģenētiskā ieguvuma vērtību par aptuveni 30% salīdzinājumā ar tam pašam N_c atbilstošu klonu skaita saglabāšanu, katru pārstāvēt ar vienādu rametu daudzumu.

Jau pieminētās ziedēšanas intensitātes atšķirības starp kloniem nosaka, ka to ģenētiskās informācijas pārstāvniecība nākamajā paaudzē (līdzdalība kopējā sēklu masas veidošanā kā mātes un tēva kokiem) nav tieši proporcionāla rametu skaitam (% no kopējā) attiecīgajā plantācijā. Analizējot citu autoru publicētos datus, Kang et al. (2003) secina, ka skuju koku audzēs ziedēšanas intensitātes variācijas koeficients (vērtējot atšķirības starp kokiem audzes ietvaros) vidēji ir 146% (mediāna 109%, analizētas 11 audzes), bet sēklu plantācijās - vidēji 110% (mediāna 89%, analizētas 30 plantācijas). Sievišķās ziedēšanas intensitātes variācijas koeficients audzēs ir vidēji par 70% un sēklu plantācijās – par 25% zemāks nekā vīrišķai ziedēšanai. Zems variācijas koeficients (2-50%) ir tikai 15% no analizētajām audzēm un plantācijām. Variācijas koeficients augstāks ir gados ar zemām ziedēšanas sekmēm un jaunajās plantācijās. Klonu ziedēšanas intensitātes atšķirības samērā stabilas saglabājas vairākus gadus (periodā); konstatēta ziedēšanas intensitātes rangu korelācija $r=0,71-0,86$ ♀ un $r=0,83-0,91$ ♂, $\alpha=0,001$ (Jonsson et al., 1976). Tāpat var izdalīt klonus ar izteikti sievišķo vai vīrišķo ziedēšanu (tā paša klona līdzdalība sēklu plantācijas sēklu masā kā tēva un mātes kokam var atšķirties pat 6 reizes) (Müller-Starck, 1982). Secināts, ka dažādu klonu genotipu faktiskā pārstāvniecība sēklu plantācijas sēklu materiālā var nozīmīgi atšķirties pat gadījumā, ja attiecīgo klonu rametu skaits plantācijā ir vienāds. Kā atzīmēts iepriekš, nozīmīga loma ir arī ziedēšanas sinhronismam, kas ne tikai samazina vai palielina fona putekšņu līdzdalību kopējā apputeksnēšanā, bet arī nosaka apputeksnēšanās iespējas plantācijas ietvaros. Tādēļ rekomendēts izmantot klonus ar iespējami vienādu ziedēšanas fenoloģisko fāžu iestāšanās laiku (Koski, 1980).

Izvēloties rametu skaitu kloniem, lai to

pārstāvniecība sēklu plantācijas sēklu materiālā būtu proporcionāla selekcijas vērtībām, nozīmīga ir gan ziedēšanas intensitāte, gan sinhronisms (Stoehr et al., 2004). Šī darba rezultātu daļā aprakstītie secinājumi balstīti uz pieņēmumu, ka ziedēšanas periodu pārklāšanās ir pietiekama un ziedēšanas intensitāte starp kloniem ir līdzīga, taču secinājumi ir koriģējami iegūstot papildus datus par klonu ziedēšanu.

Konstatēts, ka efektīvā klonu skaita aprēķinā ietverot ziedēšanas intensitātes un sinhronisma novērtējumu, tā precizitātes uzlabojums ir ierobežots, ja plantācijā ir vairāk nekā 50 klonu un to ziedēšanas periodi pārklājas vairāk nekā par 1,5 dienu. Taču, ja klonu skaits plantācijā ir mazāks, balstoties tikai uz rametu skaitu aprēķinātā efektīvā klonu skaita vērtība ir lielāka par faktisko (Xie et al., 1994).

Sēklu plantācijās izmantojot nelielu klonu skaitu, papildus risku var radīt pašappute un pašapaugļošanās, kā rezultātā iespējama sēklu ražas samazināšanās vai arī iegūtie pēcnācēji ir ar zemu vitalitāti. Viens no faktoriem, kas nosaka apputeksnēšanās sekmīgumu, varētu būt koku (vai atsevišķu klonu / rametu) savstarpējie attālumi. Saskaņā ar Koski (1970) pētījumiem un apkopotajiem literatūras datiem, parastās priedes mežaudzēs aptuveni 50% konkrētā koka apputeksnēšanā veic koki, kas aug 30-60 m attālumā no tā. Tomēr, analizējot priežu plantācijā ievāktās sēklas, nav konstatēts, ka paši tuvākie kloni (4 vai 12) konkrētā mātes koka sēklas būtu apaugļojuši biežāk; rametu izvietojums šajā plantācijā ir 5 x 5 m (Rudin, Ekberg 1982). Līdzīgi Robledo-Arnuncio et al. (2004) parastās priedes mežaudzēs secina, ka attāluma ietekme uz tuvākā tēva koka lielāku līdzdalības procentu apputeksnēšanā ir nozīmīga tikai tad, ja audzes biežība ir ekstremāli zema (šajā gadījumā – atsevišķi *Pinus pinaster* mežaudzēs izvietoti *Pinus sylvestris* koki ar vidējo biežību

2,4 koki/ha). Paaugstinoties audzes biežībai (pat tikai līdz 20 kokiem/ha), šāda tendence vairs nav novērojama. Pētījumi liecina, ka pašapputei starp viena kлона rametiem, ja vien tie nav izvietoti tieši tuvumā, nevarētu radīt problēmas arī sēklu plantācijās ar nelielu klonu skaitu. Turklāt parastajai priedei, tāpat kā citām vējapputes sugām (Barett, 2003), ir nozīmīgas atšķirības starp pašapputi un pašapaugļošanos (Prescher et al. (2006).

Pašapaugļošanās mežaudzēs veido ap 6% sēklu, kas ir ievērojami mazāk nekā koka tuvumā gaisā esošā paša šī koka putekšņu proporcionālā masa un no tā aprēķinātā pašappute (Koski, 1973). Viens no aizsardzības mehānismiem pret pašapaugļošanos ir jau minētā sievišķā strobila atvēršanās un putekšņu izlidošanas laika atšķirība tam pašam kokam (Koski, 1973). Otrs mehānisms ir pašapputes embriju bojāeja. Sēklas veidošanās sākumā sievišķajā strobilā ir vairākas, parasti 2, identiskas sievišķās olšūnas un putekšņu kambari – 1–5 putekšņi. Tiem saplūstot, veidojas vairākas zigotas (kas var būt ģenētiski atšķirīgas, ja atšķirīgi ir putekšņi). Zigotām attīstoties, veidojas vairāki embriji, no kuriem sēklu cikla beigās saglabājas tikai viens (Koski, 1971, Lindgren, 1975). Priedes genomā ir recesīvas allēles, kas homozigotā stāvoklī (tātad pašapputes gadījumā) izraisa embrija bojāeju. Parastajai priedei pēc pašapputes konstatēti 70–99% tukšo sēklu (Koski, 1971). Ja arī konkrētajam embrijam neviena no šīm recesīvajām letālajām allēlēm (atsevišķos gadījumos) nav konstatēta, tomēr pētījumi rāda, ka pašapputes embriju vitalitāte ir zemāka, tātad šis embrijs, konkurējot ar svešapputes embriju, biežāk aiziet bojā (Lindgren, 1975).

Poliembrionija no sugas izdzīvošanas viedokļa ir būtiska – tā nodrošina iespēju samazināt pašapaugļošanos (saglabāt ģenētisko daudzveidību), nesamazinot sēklu daudzumu

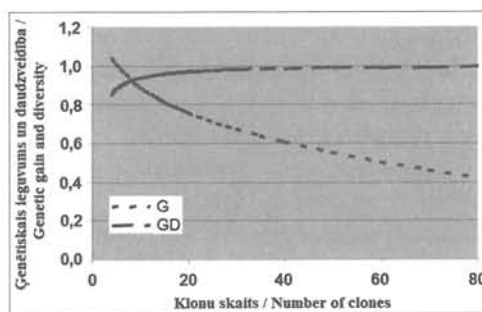
(Lindgren, 1975). Sēklu plantācijas klonu aizsardzības pret pašapaugļošanas mehānisma efektivitāti demonstrē vairāku pētījumu rezultāti: El-Kassaby et al. (1989) konstatējuši 4% pašapaugļošanas, turklāt plantācijām ar 58 un 39 kloniem rezultāti neatšķirās; Burczyk (1998) konstatējis 1,3% pašapaugļošanas plantācijā ar 32 kloniem; Muona un Harju (1989) konstatējuši 2% pašapaugļošanas plantācijās ar efektīvo klonu skaitu 18 un 23.

Tātad nav pamata pieņēmumam, ka efektīvā klonu skaita (N_e) samazināšana līdz ~20 varētu procentuāli nozīmīgi ietekmēt sēklu materiāla pašapaugļošanas. Salīdzinot iespējas proporcionāli vairāk pārstāvēt klonus ar augstākām selekcijas vērtībām ($N_e=20$, kopējais klonu skaits=34) vai labākos - ar vienādu rametu skaitu, Prescher et al. (2006) secina, ka pirmā alternatīva neizraisīs augstāku pašapaugļoto sēklu īpatsvaru. Konstatēts, ka pašapaugļošanās līmenis starp kokiem ir atšķirīgs, tātad iespējams veikt iepriekšējas pārbaudes, izslēdzot klonus ar procentuāli augstu pašapaugļošanas (Koski, 1971, Burczyk, 1998). Taču šādas pārbaudes veicamas ļoti precīzi un rūpīgi, jo pat neliela citu koku putekšņu klātbūtne var izraisīt nozīmīgas kļūdas rezultātos.

Visbeidzot Lindgren, Prescher (2005), pieņemot Zviedrijas apstākļiem raksturīgās iepriekš aprakstīto parametru (krustošanās un ziedēšanas nevienmērība, pašapputes līmenis, fona putekšņu dalība) vērtības, kā arī kompleksi izvērtējot potenciālo ģenētisko ieguvumu un daudzveidības saglabāšanu, secina, ka optimālais klonu skaits otrās kārtas sēklu plantācijās ir 16 (atšķirīgām alternatīvām klonu skaits svārstās no 12 līdz 21) (2. att.). Šajā gadījumā norādīts, ka klonu skaits ir tas pats, kas efektīvais klonu skaits un optimāla ir klonu pārstāvēniecība ar atšķirīgu rametu skaitu proporcionāli selekcijas vērtībām (ņemot vērā ziedēšanas intensitāti).

4. Ieguvums no 2. kārtas plantācijas izmantošanas

Latvijas priedes 2. kārtas sēklu plantācijas prognozētās ģenētiskā ieguvuma vērtības ir līdzīgas kā Zviedrijā veiktajos aprēķinos konstatētās, kur sagaidāmais ieguvums (krāji rotācijas periodā) plānots 23-27% apmērā (Rosvall, 2001). Līdzīgi Andersson et al. (2003), salīdzinot parastās priedes



G – ģenētiskais ieguvums (reizināts ar 5) / genetic gain (multiplied by 5);

GD – ģenētiskā daudzveidība / genetic diversity.

2. attēls. Ģenētiskais ieguvums un daudzveidība 2. kārtas plantācijās ar atšķirīgu klonu skaitu (pēc Lindgren, Prescher, 2005).
Fig. 2. Genetic gain and diversity in 2. stage seed orchards with different number of clones (from Lindgren, Prescher, 2005).

pluskoku kontrolētās krustošanas pēcnācējus (tātad – bez putekšņu fona ietekmes) ar audžu pēcnācējiem un pārrēķinot pārākumu augstumā 10 gadu vecumā uz krāju 30 gadu vecumā, ieguvuši 17-19%. Analizējot Sītkas egles stādījumus un Skotijā ierīkotās 2.kārtas plantācijas, Samuel (2001) norāda, ka sagaidāmais ģenētiskais ieguvums caurmēram (kas cieši korelē ar krāju) rotācijas periodā būs 22%. *Pinus taeda* ģenētiskais ieguvums, lietojot 2.kārtas plantāciju sēklu materiālu, ir papildus

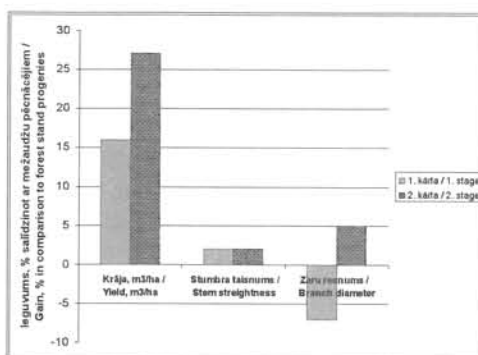
krāja 25-30% apmērā rotācijas vecumā, taču tikai labāko mātes koku izmantošana (ģimeņu stādījumu ierīkošana) ļauj to palielināt līdz 35-50% (McKend et al., 2003).

Vērtējot realizēto ģenētisko ieguvumu, Haapanen (2007, nepublicēti dati) konstatējis, ka 1. kārtas sēklu plantāciju pēcnācēju stumbra tilpums 15 gadu vecumā vidēji ir par 22% lielāks nekā mežaudžu materiālam, bet pašu labāko klonu krustojumiem - pat par 47%. Šis salīdzinājums vienlaikus atspoguļo selekcijas darba turpināšanas potences, kā arī iespēju, paaugstinot atlasē intensitāti, sēklu plantācijās iegūt augstākas ģenētiskās vērtības.

Reāli konstatētais ģenētiskais ieguvums, salīdzinot valdaudzes krājas datus atlasīto pluskoku pēcnācējiem un kontroles audžu pēcnācējiem (+27%), ir lielāks nekā prognozētais (+22%). Viens no atšķirību iemesliem: prognozējamo ģenētisko ieguvumu aprēķina attiecībā pret pluskoku vidējo vērtību, neņemot vērā ieguvumu no pluskoku atlasē (attiecībā pret mežaudžu vērtību). Yrjänä, Haapanen (2001) secina, ka atlasīto pluskoku kvalitāte vidēji ir par 4-8% augstāka nekā sēklu audzēs, bet krāja - nav lielāka par sēklu audzēs konstatēto (tātad ir par dažiem procentiem augstāka nekā vidēji mežaudzēm).

Gadījumā ja pēcnācēju pārbaudžu rezultātā izvēlētie vecāku koki nebūs pieejami, plantācijas izveidei izmantojami fenotipiski labākie to brīvapputes pēcnācēji, kas mazliet samazinās ģenētiskā ieguvuma vērtību. Tādā gadījumā tikai puse no pēcnācēja ģenētiskajām īpašībām būs pārbaudītas un zināmas, bet tēva koks nepārbaudīts (Hodge, White, 1993, Routsalainen, Lindgren, 1998).

Salīdzinot realizētā pārākuma vērtības priedes 2. kārtas sēklu plantācijas kloniem un 1. kārtas sēklu plantācijām (dati no Baumanis u.c., 2002), izveidots 2. attēls.



3. attēls. Kurzemes zonas pirmās un otrās kārtas sēklu plantāciju pēcnācēju pārākums pār mežaudžu pēcnācējiem.

Fig. 3. Superiority of first and second stage seed orchard progenies over stand progenies in Western Latvia.

1. kārta - pirmās kārtas plantācijas - no fenotipiski atlasītiem pluskokiem (Baumanis u.c., 2002) / 1. stage - first stage seed orchards - from phenotypically plus-trees (Baumanis u.c., 2002);

2. kārta - 2. kārtas plantācijas - vecāku koki atlasīti pēc pēcnācēju pārbaudžu rezultātiem / 2. stage - second stage seed orchards - clones selected according to results of progeny tests.

Augstāka vērtība kvalitātes pazīmēm nozīmē labāku kvalitāti / for quality traits - higher value equals higher quality.

Rezultāti iegūti no tiešas salīdzināšanas: 1. kārtai - 21 gada vecumā un 2. kārtai - 32 gadu vecumā / results obtained in direct comparison in trials: for 1. stage at the age of 21 year, for 2. stage - at the age of 32 years.

Prognozētās un tieši novērtētās krājas un kvalitātes uzlabojuma vērtības Kurzemes zonas 2. kārtas sēklu plantācijai ir nozīmīgi augstākas nekā 1. kārtas sēklu plantācijās iegūtās un liecina par pēcnācēju pārbaudēs ieguldītā darba rezultātu nozīmīgumu nākotnes mežaudžu krājas paaugstināšanā un kvalitātes uzlabošanā.

Secinājumi

1. Individuālo koku iedzimstamības koeficienta vērtības augstumam vidēji ir 0,17, stumbra tilpumam 0,12 un caurmēram 0,08; aprēķinus veicot tikai ar valdaudzes kokiem - attiecīgi 0,42, 0,22 un 0,18.
2. Vienas un tās pašas ģimeņu iedzimstamības pazīmes koeficientu vērtības vidēji vairāk nekā 2 reizes pārsniedz individuālo koku iedzimstamības koeficientus.
3. Resnākā zara līdz 2 m augstumam diametra un no tā atvasinātajai zara diametra/koka caurmēra attiecībai noteiktās ģimeņu iedzimstamības koeficienta vērtības (0,28) un variācijas koeficients (30%) liecina, ka pat eksperimentā ar zemu un nevienmērīgu koku saglabāšanos iespējama kvalitatīvāko ģimeņu atlase.
4. Vidējais koku skaits ģimenē pa eksperimentiem svārstās no 7,6 līdz 20,5, vidēji - 13,4, ko nozīmīgi var ietekmēt vides faktori, tādēļ rekomendējama tāda atlases kritērija izvēle, kas būtu iespējami mazāk saistīts ar saglabāšanos.
5. Ģimeņu ranžēšanai pēc produktivitātes izvēlēta valdaudzes koku krāja, kas ir mazāk atkarīga no koku skaita nekā kopējā krāja vai valdaudzes koku augstums (attiecīgi $r^2=0,16$, $r^2=0,73$ un $r^2=0,24$) un tajā pašā laikā sniedz uzskatāmu indikāciju ģimenes augšanas potenciālam. Izvēlētajam kritērijam raksturīga zema korelācija ($r \leq 0,2$) ar kvalitātes parametriem, tātad vienlaikus iespējama gan produktīva, gan arī kvalitatīva ģimeņu atlase.
6. Priedes pēcnācēju pārbaužu stādījumos, kuru vidējais vecums ir 32 gadi, atlasīto 50 priedes pluskoku brīvapputes pēcnācēju ģimeņu valdaudzes koku krāja ir par 27% lielāka nekā mežaudžu pēcnācējiem, maksimālais zara resnums - par 3%, bet vidējais (novērtēts ballēs) - par 5% mazāks, savukārt stumbra taisnums (novērtēts ballēs) par 2% augstāks.
7. Ierīkojot 2. kārtas sēklu plantācijas, ieteicams izmantot klonus ar iespējami sinhronāku ziedēšanas laiku, kā arī izveidot vairāku rindu buferjoslu no agri ziedošiem kloniem ar augstu selekcijas vērtību un vīrišķās ziedēšanas intensitāti, lai iespējami mazinātu apkārtējo mežaudžu putekšņu dalības plantācijas klonu apputeksnēšanā.
8. Saglabājot konstantu ģenētisko daudzveidību (efektīvais klonu skaits 22) un izmantojot 50 klonus proporcionāli to selekcijas vērtībām, Kurzemes zonas 2. kārtas sēklu plantācijā valdaudzes koku krājas ģenētiskais ieguvums ir 22%, bet izmantojot tikai 22 pašus labākos vienādi pārstāvētus klonus - 17%. Rekomendējams 2. kārtas sēklu plantācijās katra klona rametu skaitu izvēlēties proporcionāli tā selekcijas vērtībai ar nosacījumu, lai efektīvais klonu skaits nebūtu mazāks par 20.

Pateicība. Autori izsaka pateicību vairāku analizēto eksperimentu ierīkošanas un apsaimniekošanas organizatoram L. Bambem, kā arī a/s „Latvijas Valsts meži” un ESF programmai „Atbalsts doktorantūras programmu īstenošanai un pēcdoktorantūras pētījumiem” par pētniecībai piešķirto finansējumu.

Literatūra

- Almqvist, C., Pulkkinen, P.** (2005) Improved utilization of the internal pollen production in a *Pinus sylvestris* seed orchard by the use of a mist blower. In: Fedorkov, A. (ed.) Status, monitoring and targets for breeding programs: Proceedings of the Meeting of Nordic Tree Breeders and Forest Geneticists, Syktyvkar, Komi Republic, Russia, September 13-15, 2005, pp.79-80.
- Andersson, B., Elfving, B., Ericsson, T., Persson, T., Gregorsson, B.** (2003) Performance of Improved *Pinus sylvestris* in Northern Sweden. *Scand. J. For. Res.*, 18, pp. 199-206.
- Baumanis, I.** (1975) Priežu pēcnācēju rezistence pret skujbiri un tās korelācija ar citām pazīmēm. *Jaunākais Mežsaimniecībā*, 17, 28.-32. lpp.
- Baumanis, I., Gailis, A., Liepiņš, K.** (2002) Priežu sēklu plantāciju pēcnācēju novērtējums. *Mežzinātne*, 12, 46.-59. lpp.
- Baumanis, I., Jansons, Ā., Gaile, A.** (2006) Ilglaicīgo zinātnisko pētījumu objektu inventarizācija un datu bāzes izveide. *Mežzinātne*, 16, 102-112. lpp.
- Berett, S.C.H.** (2003) Mating strategies in flowering plants: the outcrossing-selfing paradigm and beyond. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.*, 358, pp. 991-1004.
- Bondesson, L., Lindgren, D.** (1993) Optimal Utilization of Clones and Genetic Thinning of Seed Orchards. *Silvae Genetica*, 42 (4-5), pp. 157-163.
- Burczyk, J.** (1998) Mating System Variation in Scots Pine Clonal Seed Orchard. *Silvae Genetica*, 47 (2-3), pp. 155-158.
- Chaisurisri, K., El-Kassaby, Y.A.** (1994) Genetic diversity in a seed production population vs. natural populations of Sitka Spruce. *Biodiversity and Conservation*, 3, pp. 512-523.
- Danusevičius, J.** (2000) Pušies selekcija: monogrāfija, Lietuvas Miškų Institutas, Kaunas, 352 p.
- El-Kassaby, Y.A., Rudin, D., Yazdani, R.** (1989) Levels of Outcrossing and Contamination in Two *Pinus sylvestris* L. Seed Orchards in Northern Sweden. *Scand. J. For. Res.*, 4, pp. 41-49.
- Eriksson, G.** (1998) Evolutionary Forces Influencing Variation among Populations of *Pinus sylvestris*. *Silva Fennica*, 32 (2), pp. 173-184.
- Falconer, D.S., Mackay, T.F.C.** (1996) Introduction to Quantitative Genetics: Fourth Edition. Longman Group Ltd, London, England, 465 p.
- Gailis, J.** (1964) Meža koku selekcija un sēklu plantācijas. *Latvijas Valsts izdevniecība*, Rīga, 194. lpp.
- Gailis, J.** (1968) Izcilo koku kvalitātes koeficienta aprēķināšana. *Jaunākais Mežsaimniecībā*, 10, 67.-71. lpp.
- Giertych, M.** (1991a) Provenance variation in growth and phenology. In: *Genetics of Scots Pine*. Giertych, M. (ed.) ELSEVIER, Amsterdam-Oxford, New York- Tokyo, pp. 87-101.
- Godt, M.J.W., Hamrick, J.L., Edwards-Burke, M.A., Williams, J.H.** (2001) Comparison of genetic diversity in white spruce (*Picea glauca*) and jack pine (*Pinus banksiana*) seed orchards with natural populations. *Can. J. For. Res.*, 31, pp. 943-949.
- Gullberg, U., Yazdini, R., Rudin, D.** (1982) Genetic differentiation between adjacent populations of *Pinus sylvestris*. *Silva Fennica*, 16 (2), pp. 205-214.

- Haapanen, M., Velling, P., Annala, M.-L.** (1997) Progeny Trial Estimates of Genetic Parameters for Growth and Quality Traits in Scots Pine. *Silva Fennica*, 31(1), pp. 3-12.
- Hannrup B., Wilhelmsson, L., Danell, Ö.** (1998) Time Trends for Genetic Parameters of Wood Density and Growth Traits in *Pinus sylvestris* L. *Silvae Genetica*, 47 (4), pp. 214-219.
- Harju, A., Muona, O.** (1989) Background Pollination in *Pinus sylvestris* Seed Orchards. *Scand. J. For. Res.*, 4, pp. 513-520.
- Harju, A.M., Nikkanen, T.** (1996) Reproductive success of seed orchard and nonorchard pollens during different stages of pollen shedding in a Scots pine seed orchard. *Can. J. For. Res.*, 26 (6), pp. 1096-1102.
- Hodge, G.R., White, T.L.** (1993) Advanced-generation wind-pollinated seed orchard design. *New Forests*, 7, pp. 213-236.
- Jonsson, A., Ekberg, I., Eriksson, G.** (1976) Flowering in seed orchards of *Pinus sylvestris* L. *Stud. For. Suec.*, 135, 38 p.
- Kang, K.S., Harju, A.M., Lindgren, D., Nikkanen, T., Almqvist, C., Suh, G.U.** (2001) Variation in effective number of clones in seed orchards. *New Forests*, 21, pp. 17-33.
- Kang, K.S., Lindgren, D.** (1998) Fertility Variation and its Effect on the Relatedness of Seeds in *Pinus densiflora*, *Pinus thumbergii* and *Pinus koraiensis* Clonal Seed Orchards. *Silvae Genetica*, 47 (4), pp. 196-201.
- Kang, K.-S., Bila, A.D., Harju, A.M., Lindgren, D.** (2003) Estimation on fertility variation in forest tree populations. *Forestry*, 76 (3), pp. 329-344.
- Kohlstock, N., Schneck, V.** (1994) IUFRO provenance trials of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) at Waldsiedersdorf 1982-1994. In: Scots pine breeding and genetics: proceeding of the IUFRO S.02.18 symposium, Kaunas, Lithuania, pp. 29-36.
- Koski, V.** (1971) Embryonic lethals of *Picea abies* and *Pinus sylvestris*. *Comm. Inst. For. Fen.*, 75 (3), 30 p.
- Koski, V.** (1973) On self-pollination, genetic load, and subsequent inbreeding in some conifers. *Comm. Inst. For. Fen.*, 78 (10), 42 p.
- Koski, V.** (1980) Summary: minimum requirements for seed orchards of Scots pine. *Silva Fennica*, 14 (2), pp. 148.
- Koski, V.** (1970) A study of pollen dispersal as a mechanism of gene flow in conifers. *Com. Inst. For. Fen.*, 70 (4), 78 p.
- Kowalczyk J.** (2005) Comparison of phenotypic and genetic selections in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) single tree plot half-sib progeny tests. *Dendrobiology*, 53, pp. 45-56.
- Libby, W.J., Bridgwater, F., Lantz, C., White, T.** (1997) Genetic diversity in commercial forest tree plantations: introductory comments to the 1994 SRIEG meeting papers. *Can. J. For. Res.*, 27, pp. 397-400.
- Lindgren, D.** (1975) The relationship between self-fertilization, empty seeds and seed originating from selfing as a consequence of polyembryony. *Stud. For. Suec.*, 126, 24 p.
- Lindgren, D., El-Kassaby, Y.A.** (1989) Genetic Consequences of Combining Selective Cone Harvesting and Genetic Thinning in Clonal Seed Orchards. *Silvae Genetica*, 38 (2), pp. 65-70.

- Lindgren, D., Matheson, A.C.** (1986) An Algorithm for Increasing the Genetic Quality of Seed from Seed Orchards by using Better Clones in Higher Proportions. *Silvae Genetica*, 35 (5-6), pp. 173-177.
- Lindgren, D., Mullin, T.J.** (1998) Relatedness and status number in seed orchard crops. *Can. J. For. Res.*, 28, pp. 276-283.
- Lindgren, D., Prescher, F.** (2005) Optimal Clone Number for Seed Orchards with Tested Clones. *Silvae Genetica*, 54 (2), pp. 80-92.
- McKend, S., Mullin, T., Byram, T., White, T.** (2003) Deployment of Genetically Improved Loblolly and Slash Pines in South. *Journal of Forestry*, April/May, pp. 32-37.
- Müller-Starck, G.** (1982) Sexually asymmetric fertility selection and partial self-fertilization: Clonal gametic contribution to the offspring of a Scots pine seed orchard. *Silva Fennica*, 16 (2), pp. 99-106.
- Muona, O., Harju, A.** (1989) Effective Population Sizes, Genetic Variability, and Mating Systems in Natural Stands and Seed Orchards of *Pinus sylvestris*. *Silvae Genetica*, 38 (5-6), pp. 221-228.
- Nilsson, J-E., Lindgren, D.** (2005) Using seed orchard seed with unknown fathers. In: Fedorkov, A. (ed.) Status, monitoring and targets for breeding programs: Proceedings of the Meeting of Nordic Tree Breeders and Forest Geneticists, Syktyvkar, Komi Republic, Russia, September 13-15, 2005, pp. 57-64
- Olsson, T., Ericsson, T.** (2002) Genetic Parameter Estimates of Growth and Survival of *Pinus sylvestris* with Mixed Model Multiple-trait Restricted Maximum Likelihood Analysis. *Scand. J. For. Res.*, 17, pp. 103-110.
- Pedersen, A.P.** (1994) Trends in Danish Scots pine provenance experiments. In: Scots pine breeding and genetics: Proceedings of IUFRO S.02.18. Symposium. Lithuanian Forest Research Institute, Kaunas, pp.37-45
- Persson, A.** (1994) How Genotype and Silviculture Interact in Forming Timber Properties. *Silva Fennica*, 28 (4), pp. 275-282.
- Persson, B., Persson, A., Ståhl, E.G., Karlsmats, U.** (1995) Wood quality of *Pinus sylvestris* progenies at various spacings. *Forest Ecology and Management*, 76, pp. 127-138.
- Pöykkö, T.** (1982) Genetic variation in quality characters of Scots pine: An evaluation by the means of heritability concept. *Silva Fennica*, 16 (2), pp. 135-140.
- Prescher, F., Lindgren, D., Wennstrom, U., Almqvist, C., Routsalainen, S., Kroon, J.** (2005) Seed production in Scots pine seed orchard. In: Fedorkov, A. (ed.) Status, monitoring and targets for breeding programs: Proceedings of the Meeting of Nordic Tree Breeders and Forest Geneticists, Syktyvkar, Komi Republic, Russia, September 13-15, 2005, pp. 65-71.
- Prescher, F., Lindgren, D., El-Kassaby, Y.A.** (2006) Is linear deployment of clones optimal under different clonal outcrossing contributions in seed orchard? *Tree Genetics & Genomes*, 2, pp. 25-29.
- Prescher, F., Lindgren, D., Varghese, M.** (2004) Genetic Thinning of Clonal Seed Orchards using Linear Deployment. In: B. Li, S. McKend (eds.) *Forest Genetics and Tree Breeding in the Age of Genomics - Progress and Future: proceeding of IUFRO Joint*

- Conference of Division 2, November 1-5, 2004, Charleston, South Carolina, USA, pp. 233-241.
- Robledo-Arnuncio, J.J., Alía, R., Gil, L.** (2004) Increased selfing and correlated paternity in a small population of a predominantly outcrossing conifer, *Pinus sylvestris*. *Molecular Ecology*, 13, pp. 2567-2577.
- Rosvall, O.** (2001) New seed orchards give high genetic gain. *SkogForsk Results*, 2, 4 p.
- Rudin, D., Ekberg, I.** (1982) Genetic structure of open-pollinated progenies from seed orchard of *Pinus sylvestris*. *Silva Fennica*, 16 (2), pp. 87-93.
- Ruotsalainen, S., Lindgren, D.** (1998) Predicting genetic gain of backward and forward selection in forest tree breeding. *Silvae Genetica*, 47, pp. 42-50.
- Samuel, S.** (2001) On the integration of improved material into forestry. In: M. Haapanen, J. Mikola (eds.) *Integrating Tree Breeding and Forestry: proceeding of the Nordic Group for Management of Genetic Resources of Trees*, meeting at Mekrijärvi, Finland, March 23-27, pp.44-47.
- Sarvas, R.** (1962) Investigation on the flowering and seed crop of *Pinus sylvestris*. *Com. Inst. For. Fen.*, 70 (4), 198 p.
- Schmidtling, R.C., Hipkins, V.** (1998) Genetic diversity in longleaf pine (*Pinus palustris*): influence of historical and prehistorical events. *Can. J. For. Res.*, 28, pp. 1135-1145.
- Stoehr, M.U., El-Kassaby, Y.A.** (1997) Levels of genetic diversity at different stages of the domestication cycle of interior spruce in British Columbia. *TAG*, 94 (1), pp. 83-90.
- Stoehr, M., Webber, J., Woods, J.** (2004) Protocol for rating seed orchard seedlots in British Columbia: quantifying genetic gain and diversity. *Forestry*, 77 (4), pp. 297-303.
- Tigerstedt, P.M.A., Rudin, D., Niemelä, T., Tammisola, J.** (1982) Competition and neighbouring effect in a naturally regenerating population of Scots pine. *Silva Fennica*, 16 (2), pp. 122-129.
- Varis, S., Pakkanen, A., Santanen, A., Häggvik, T., Pappinen, A., Pulkkinen, P.** (2004) Importance of Timing in Pollen Competition in Northern Scots 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. 151-153.
- Velling, P.** (1982) Genetic variation in quality characteristics of Scots pine. *Silva Fennica*, 16 (2), pp. 129-134.
- Wang, X-R., Lindgren, D., Szmidt, A.E., Yazdani, R.** (1991) Pollen Migration Into a Seed Orchard of *Pinus sylvestris* L. and the Methods of its Estimation using Allozyme Markers. *Scand. J. For. Res.*, 6, pp. 379-385.
- Westin, J.** (2005) Genetic Gain in Area-based Production in Norway Spruce. In: Fedorkov, A. (ed.) *Status, monitoring and targets for breeding programs: Proceedings of the Meeting of Nordic Tree Breeders and Forest Geneticists*, Syktyvkar, Komi Republic, Russia, September 13-15, 2005, pp.112.
- Xie, C.Y., Woods, J., Stoehr, M.** (1994) Effect of Seed Orchard Inputs on Estimating Effective Population Size of Seedlot – A Computer Simulation. *Silvae Genetica*, 43 (2-3), pp. 145-154.

- Yazdini, R., Lindgren, D** (1991) Variation of Pollen Contamination in a Scots Pine Seed Orchard. *Silvae Genetica*, 40 (5/6), pp. 243-246.
- Yrjänä, L., Haapanen, M.** (2001) Realized genetic gain from the selection of first-generation Scots pine plus trees in southern Finland. In: M. Haapanen, J. Mikola (eds.) *Integrating Tree Breeding and Forestry: proceeding of the Nordic Group for Management of Genetic Resources of Trees*, meeting at Mekrijärvi, Finland, March 23-27, pp.110.
- Правдин, А.Ф.** (1964) *Сосна обыкновенная*. Наука, Москва, 191 с.