
Parastās priedes populāciju ģeogrāfisko atšķirību fenotipiskās un ģenētiskās īpašības Latvijas teritorijā

U. Neimane^{1*}, I. Veinberga¹, D. Ruņģis¹

Neimane, U., Veinberga, I., Ruņģis, D. (2009). Phenotypic and genetic aspects of geographical differences in Scots pine populations of Latvia. *Mežzinātne / Forest Science* 20(53): 3-15.

Kopsavilkums: Pētījumā novērtēta ģeogrāfiski atšķirīgu Latvijas parastās priedes (*Pinus sylvestris* L.) populāciju produktivitāte un kvalitāte, kā arī šo populāciju ģenētiskās atšķirības. Proporcionāli priedes izplatībai ierīkots 21 parauglaukums (100 koki katrā) 85-95 gadus vecās tīraudzēs lāna augšanas apstākļu tipā. Populācijas, atkarībā no ģeogrāfiskā novietojuma, klasificētas pēc piederības Rietumu vai Austrumu reproduktīvā materiāla ieguves apgabalam. Noteikts koka augstums, stumbra caurmērs, bezzaru daļas garums, relatīvais zaru resnums, zaru leņķis, stumbra taisnums, koka bezzaru daļas kvalitāte. Ģenētiskā analīze veikta sešām populācijām, kas pārstāv Rietumu (Ventspils, Ugāle, Skrunda) un Austrumu (Ogre, Valka, Ropaži) apgabalu. Izmantoti pieci hloroplasta DNS mikrosatelītu marķieri.

Rietumu apgabala populāciju koku augstums (25,12 m) būtiski ($\alpha=0,001$) atpauk no Austrumu apgabala populāciju koku augstuma (26,82 m). Austrumu ieguves apgabalā koku kvalitāte (bezzaru daļas garums, zaru resnums, zaru leņķis, bezzaru daļas kvalitāte) ir būtiski labāka nekā Rietumu ieguves apgabalā ($\alpha=0,001$); stumbra taisnums abos reģionos būtiski neatšķiras.

Veicot AMOVA analīzi, iegūts ģenētiskās daudzveidības sadalījums populācijā, starp populācijām un starp apgabaliem. Konstatēts, ka starp populācijām ir 1% ($p = 0,029$) ģenētiskās daudzveidības atšķirību, 99% – populāciju iekšienē un 0% – starp apgabaliem. Ģenētiskais attālums starp Rietumu un Austrumu populācijām ir zems – 0,030 (Nei – ģenētiskā distance). Veicot haplotipu ģenētiskās distances analīzi, atrasta viena atšķirīga haplotipu grupa, kuras frekvence Rietumu apgabalā bija augstāka nekā Austrumu apgabalā (attiecīgi 0,123 un 0,035). Augstākās šīs haplotipu grupas frekvences konstatētas Ventspils un Ugāles populācijās, bet zemākā – Ropažu populācijā. Tātad Rietumu apgabala populācijās, salīdzinājumā ar Austrumu populācijām, indivīdu īpatsvars ar ģenētiski atšķirīgiem hloroplastu genoma haplotipiem ir lielāks.

Nozīmīgākie vārdi: parastā priede, produktivitāte, kvalitāte, ģenētiskās atšķirības.

•••

Neimane, U., Veinberga, I., Ruņģis, D., LSFRI „Silava”. **Phenotypic and genetic aspects of geographical differences in Scots pine populations of Latvia.**

Abstract: The productivity and quality of geographically distinct Latvian Scots pine (*P. sylvestris* L.) populations, including their genetic differentiation, are analysed.

¹ LVMI “Silava”, Rīgas iela 111, Salaspils, LV-2169, Latvija; *e-pasts: una.neimane@riga.lv

Proportional to the distribution of Scots pine in Latvia 21 sample plots, belonging to the Western and Eastern seed zone, of 85 to 95 year old pure pine stands of the *Myrtillosa* forest type were chosen in various regions of the country. In every sample plot 100 trees were phenotypically evaluated following the height, diameter at breast height, length and quality of the branch-free stem section, relative branch thickness, branch angle and stem straightness. Six populations were included in the genetic analysis – Ventspils, Ugāle, Skrunda (Western seed zone), and Ogre, Valka, Ropaži (Eastern seed zone). The populations were genotyped using five chloroplast SSR (simple sequence repeat) markers, and the individuals were grouped according to haplotype. The genetic distance (R_{st}) between haplotypes was used to construct a minimum spanning tree. For further analysis low frequency haplotypes (<0.015) were combined, and one group of genetically distinct haplotypes was identified.

Tree height for the Western seed zone populations (25.12 m) is significantly ($\alpha=0.001$) lower than that for the Eastern zone populations (26.82 m). In the Western seed zone the lowest tree height was found in the Nīca, Alsunga, Vandzene, Ventspils, and Tērande populations. The Skrunda and Renda populations were median high, while the trees of the Ugāle population were significantly higher out of all the Western populations analysed, and was ranked the 4th of all the populations studied. In the Eastern seed zone the lowest average tree height (25-26 m) was found for the Birzgale, Ogre, Līvāni, Lielupe and Jaunjelgava populations, while the highest trees (28-29 m) were recorded in the Valka, Ape and Smiltene populations.

The length of branch-free stem section correlates with tree height ($r^2=0.278$, $\alpha=0.01$); however the origin of populations is also significant. The Eastern populations have significantly longer branch-free stem section than the Western ones (6.57 m vs 5.14 m, $\alpha=0.001$). In the Western seed zone the smallest length of branch-free stem section was found in the Vandzene, Alsunga, Nīca and Ventspils populations, while the longest in the Ugāle and Skrunda populations. Out of all populations the longest branch-free stem section was found in Birzgale (8.74 m), which was statistically similar to that of Ugāle and Ape. The Ropaži, Valka and Ogre populations were ranked as median in the Eastern seed zone (6.1-6.8 m). The Eastern populations significantly surpass the Western populations in relative branch thickness, branch angle and the quality of the branch-free stem section ($\alpha=0.001$). Stem straightness was not significantly different between the seed zones ($p=0.662$).

The genetic analysis of six populations revealed a total of 112 haplotypes, of which 44 were unique (found in one individual only), 52 had a frequency below 0.015, while 16 had a frequency above 0.015. After the construction of a minimum spanning tree, using the sum of squared distances (R_{st}), one group of genetically distinct haplotypes was identified. They all were unique or low frequency haplotypes, and were grouped together for further analysis ('hapB' group).

Analysis of the Molecular Variance (AMOVA) revealed a slight genetic differentiation between the populations (1%, $p=0.029$) and seed zones (0%). Nei's genetic distance between the seed zones was low (0.030). However, the analysis of haplotype frequencies revealed that

the frequency of the 'hapB' group in the Western populations was 0.123, while in the Eastern populations it was 0.035. Repeating the analysis without the 'hapB' group of individuals, the Nei's genetic distance was found to be 0.010, which indicates that this haplotype group has to a great extent determined the genetic distance between the Western and Eastern populations.

The frequency distributions of the 'hapB' group in individual populations could be divided into three groups. The highest frequencies were found for the Ugāle ($f=0.136$) and Ventspils ($f=0.147$) populations, and median - for Skrunnda ($f=0.086$), Ogre ($f=0.071$) and Valka ($f=0.094$), with the frequency for the Ropaži population low ($f=0.007$).

The results indicate that the Western populations, in particular Ugāle and Ventspils, comprise a higher proportion of individuals with genetically differentiated chloroplast haplotypes ('hapB' group). Further investigation of the populations from Latvia and neighbouring regions is needed to clarify the origin of these differing haplotypes, and to determine any correlation of the haplotypes with population productivity and quality.

Key words: Scots pine, productivity, quality, genetic differentiation.

•••

Неймане У., Вейнберга И., Рунгис Д., АГИАН «Силава». **Фенотипические и генетические аспекты географических различий между популяциями сосны обыкновенной в Латвии.**

Резюме: Проведен анализ продуктивности и качества географически различных популяций сосны обыкновенной (*P. sylvestris* L.) в Латвии, а также их генетических особенностей. Пропорционально распространению сосны, заложена 21 пробная площадь (100 деревьев в каждой) в 85-95 летних сосновых насаждениях, в лесорастительных условиях *Myrtillosa*. В зависимости от географического расположения, популяции классифицированы по принадлежности к западному или восточному семенным районам Латвии. Анализированы следующие признаки: высота дерева и диаметр ствола, длина бессучковой части ствола, толщина сучьев, угол между стволом и сучьями, прямизна ствола, качество бессучковой части ствола. Проведен генетический анализ шести популяций с западного (Ventspils, Ugāle, Skrunnda) и восточного (Ogre, Valka, Ropaži) семенных районов. Использовано пять маркеров ДНК хлоропластов.

Высота деревьев популяций западного семенного района (25,12 м) существенно ($\alpha = 0,001$) меньше чем высота деревьев популяций восточного района (26,82 м). Качество стволов восточных популяций (длина бессучковой части ствола, толщина сучьев, угол между стволом и сучьями, качество бессучковой части ствола) значительно ($\alpha = 0,001$) превышает качество стволов западных популяций; прямизна стволов в обеих районах существенно не отличается. Установлено, что 99% генетического разнообразия является внутри популяций, 1% – между популяциями, и 0% – между семенными районами. Генетическое расстояние между западными и восточными популяциями низкое – 0,030 (Nei -генетическое расстояние). Анализ генетических расстояний гаплогрупп выявил

отдельную группу гаплотипов, частота которой была выше в западном семенном районе (0,123) чем в восточном (0,035). Наивысшие частоты гаплотипов этой группы установлены в популяциях «Ventspils» и «Ugāle», а самая низкая – в популяции «Ropaži». Таким образом в популяциях западного семенного района больше индивидуумов с гаплотипами этой группы по сравнению с популяциями восточного семенного района.

Ключевые слова: сосна обыкновенная, продуктивность, качество ствола, генетическое разнообразие.

Ievads

Parastā priede (*Pinus sylvestris* L.) ir viena no visplašāk izplatītajām Eirāzijas skujkoku sugām. Provenienču izmēģinājumos noskaidrots, ka priedes ģeogrāfiskā izcelsme ietekmē pēcnācēju produktivitāti, saglabāšanos, noturību pret nelabvēlīgiem vides apstākļiem, stumbra un vainaga formu, atzarošanās gaitu, kā arī koksnes kvalitāti (Zobel, Tälbert, 1984; Andrzejewski et al., 1998; Kohlstock, Schneck, 1998; Liesebach, Stephan, 1998; Правдин, 1964). Polijā un Vācijā veiktie izmēģinājumi liecina, ka, atkarībā no izcelšanās vietas, virzienā no austrumiem uz rietumiem, kā arī no ziemeļiem uz dienvidiem, pieaug pēcnācēju produktivitātes pazīmju vērtības, bet samazinās stumbra kvalitāte un koku saglabāšanās (Andrzejewski et al., 1998; Kohlstock, Schneck, 1998; Liesebach, Stephan, 1998; Matras, 1998).

Nozīmīgākie priežu provenienču izmēģinājumi Latvijā ierīkoti 1975. gadā trijos ģeogrāfiski attālos reģionos ar atšķirīgiem klimata apstākļiem: austrumdaļā (Kalsnava), centrālajā daļā (Zvirgzde) un rietumdaļā (Bārta). Nosakot ģeogrāfiskās izcelsmes ietekmi uz vietējās priedes pēcnācēju augšanu 5, 10, 15 un 28 gadu vecumā, konstatēts, ka mazākās koku augstuma vērtības ir Latvijas rietumu reģiona provenienču un sēklu plantāciju pēcnācējiem, kuriem biežāk

sastopami arī liki stumbri un resni zari. Centrālā reģiona proveniencēs augstas pielāgošanās spējas un vidējas augstuma vērtības uzrādījušas visos izmēģinājuma objektos, izņemot provenienci Misa-2, kas nemainīgi saglabājusi augstuma pārākumu visos objektos. Ziemeļaustrumu provenienču pēcnācējiem raksturīgi vidēji augšanas rādītāji, toties tie izceļas ar taisnākiem stumbriem un tievākiem zariem. Dienvidaustrumu provenienču pēcnācēji uzrādījuši samērā lielas koku augstuma vērtības, tomēr bijuši jutīgāki pret skujbires infekciju (Baumanis u.c., 1986; Baumanis et al., 1998; Baumanis u.c., 2001; Бауманис и др., 1982; Бауманис и др., 1990).

Izvērtējot izcelsmes ietekmi uz pēcnācēju augšanu divos pētījumu objektos Kalsnavā, kur aug dažādu Latvijas reģionu izcilo koku pēcnācēji, konstatēts, ka 16-17 gadu vecumā augšanā pārāki ir austrumu izcelsmes priežu pēcnācēji (Dreimanis, 1993).

Dažādu Latvijas reģionu priedes populāciju produktivitātes un stumbra kvalitātes atšķirības ņemtas vērā, nosakot reproduktīvā materiāla pielietošanas iespējas Latvijā. Rietumu ieguves apgabala materiāls izmantojams tikai šajā reģionā, bet Austrumu apgabala materiāls ir piemērots meža atjaunošanai un ieaudzēšanai kā Austrumu, tā arī Rietumu ieguves apgabalā.

Novērtējot dažādu Latvijas reģionu priedes populāciju ģeogrāfiskās atšķirības,

svarīgi noskaidrot nevien šo populāciju fenotipiskās, bet arī ģenētiskās īpašības. Latvijā, tāpat kā citur pasaulē, nozīmīga ir priedes ģenētisko resursu apzināšana un ģenētiskās daudzveidības saglabāšana. Šobrīd Eiropā izstrādātie parastās priedes ģenētisko resursu pārvietošanas noteikumi pamatojas galvenokārt uz provenienču izmēģinājumu rezultātiem, kā arī līdzīgiem klimata apstākļiem. Meža koku ģenētisko resursu aizsardzībā un reprodūktīvā materiāla pārvietošanas iespēju noteikšanā nozīmīgi ir ģenētiskie pētījumi ar DNS molekulārajiem marķieriem (Prus-Glowacki, 1998; Bucci, Vendramin, 2000; Nowakowska, 2005). Pētot populāciju ģenētisko struktūru un diferenciaciju, sekmīgi izmantojami hloroplastu DNS marķieri (Ribeiro et al., 2002; Nowakowska, 2005). Skujkoku hloroplastiem ir haploīds genoms ar viena vecākkoka (tēva) iedzimtību (Mogensen, 1996), tādēļ hloroplastu genoms nav pakļauts genomiskās rekombinācijas procesiem, un hloroplastu ģenētiskā daudzveidība veidojas tikai mutācijas gaitā. Hloroplastu DNS marķieri ir „neitrāli”, jo uzrāda DNS fragmentus, kas neietekmē auga fenotipu. Pielietojot šos marķierus, iespējams noteikt indivīda haplotipu – ar marķieriem atrasto alēļu kombināciju. Hloroplastu DNS marķieri, salīdzinājumā ar kodola DNS marķieriem, vājāk uzrāda atšķirības starp indivīdiem, toties labāk – atšķirīgu izcelsmi. Tādēļ arī DNS marķierus plaši pielieto populāciju diferenciacijas izpētē (Bruford, Wayne, 1993; Scotti et al., 2006).

Skujkokiem raksturīga zemāka ģenētiskā diferenciacija starp populācijām nekā vairumam citu augu. To sekmē areāla nepārtrauktība, brīva krustošana,

putekšņu un sēklu izplatīšanās lielā attālumā (Gullberg et al., 1985; Garcia-Gil et al., 2003).

Polijā veiktajos priedes ģenētiskās daudzveidības pētījumos 80 Eiropas populāciju starpā iekļauta arī priede no Latvijas (Vecmoku, Silenes un Rucavas populācijas). Konstatēts, ka populācijām no Eiropas ziemeļiem un ziemeļaustrumiem, tai skaitā no Latvijas, raksturīgs augsts ģenētiskās daudzveidības līmenis. Ģenētiski līdzīgu grupu veido Somijas, Baltijas valstu un Polijas ziemeļaustrumdaļas priežu populācijas (Prus-Glowacki, 1998).

Analizējot 3 priežu populācijas no Latvijas Austrumu reģiona, 3 no Rietumu reģiona, 2 no Lietuvas, 2 no Polijas un 1 no Somijas ar hloroplastu SSR marķieriem, konstatēta augstāka ģenētiskā diferenciacija nekā ar kodola marķieriem: 89% ģenētiskās daudzveidības ir populācijas robežās, 5% – starp populācijām un 6% – starp reģioniem. Analīzei izmantojot hloroplastu DNS marķierus, Latvijas priežu populācijas iespējams atšķirt no Lietuvas un Polijas populācijām (Veinberga, 2007).

Vairāki autori akcentē pazīmju kompleksa (piemēram, morfoloģiskās, bioķīmiskās, ģenētiskās) pielietojšanas nepieciešamību populāciju diferencēšanā, kā arī sugas ģenētisko resursu saglabāšanas programmu izstrādāšanā (González-Martínez et al., 2002; Чернышов, 1996).

Mūsu pētījuma mērķis ir novērtēt ģeogrāfiski atšķirīgu Latvijas priežu populāciju produktivitāti un kvalitāti, kā arī noskaidrot šo populāciju ģenētiskās atšķirības.

Materiāls un metodes

Priedes ģeogrāfisko atšķirību skaidrošanai Latvijas teritorijā, proporcionāli

priedes izplatībai, ierīkots 21 parauglaukums 85-95 gadus vecās tīraudzēs lāna augšanas apstākļu tipā, parauglaukumā iekļaujot aptuveni 100 numurētus kokus. Populācijas, saistībā ar ģeogrāfisko izvietojumu, klasificētas pēc piederības Rietumu vai Austrumu reproduktīvā materiāla ieguves apgabalam (atbilstoši Latvijas Republikas Ministru kabineta 19.11.2003. noteikumiem Nr. 648 "Noteikumi par meža reproduktīvo materiālu").

Noteiktas šādas pazīmes:

- koka augstums;
- stumbra caurmērs 1,3 m augstumā no sakņu kakla;
- stumbra tilpums (Liepa, 1996);
- stumbra bezzaru daļas garums;
- relatīvais zaru resnums – zaru diametrs attiecībā pret stumbra caurmēru salīdzinājumā ar citu tāda paša caurmēra koku zaru resnumu, noteikts pēc 3 ballu skalas, piešķirot vienu balli kokiem ar relatīvi tieviem zariem, divas balles – ar vidējiem zariem, un trīs balles – ar relatīvi resniem zariem;
- zaru leņķis – stumbra un zaru veidotais leņķis, noteikts pēc 3 ballu skalas, piešķirot vienu balli kokiem, kam zari ar stumbru veido taisnu leņķi (aptuveni 90°), divas balles – aptuveni 80°-60° leņķi un trīs balles – ja leņķis šaurāks par 60°;
- stumbra taisnums, noteikts pēc 3 ballu skalas, piešķirot vienu balli taisniem kokiem, divas balles – nedaudz līkumainiem, un trīs balles – izteikti līkiem kokiem;
- stumbra bezzaru daļas kvalitāte, noteikta pēc 3 ballu skalas, piešķirot vienu balli kokiem ar pilnīgi gludu bezzaraino daļu un neizteiktām mieturu vietām, divas balles –

kokiem ar vidēji izteiktām mieturu vietām un trīs balles – kokiem ar sevišķi izteiktām mieturu vietām („punainiem” kokiem).

Datu apstrāde veikta ar standarta statistiskajām metodēm SPSS programmā.

Populāciju ģeogrāfisko atšķirību ģenētiskajai analīzei izmantotas sešas mežaudzes, kas pārstāv Rietumu (Ventspils, Ugāle, Skrunda) un Austrumu (Ogre, Valka, Ropaži) priedes reproduktīvā materiāla ieguves apgabalu.

Materiāls DNS izdalīšanai (koksnes skaidas) ievākts apmēram 2-5 cm dziļumā zem koka kambija slāņa. DNS izdalīšana veikta pēc iepriekš aprakstītā protokola (Ruņģis et al., 2009). Paraugu ģenotipēšanai izmantoti pieci hloroplasta DNS mikrosatelītu marķieri (Neimane et al., 2009).

Izmantojot Arlequin 3.1 programmu (Excoffier et al, 2005), noteikti ģenētiskie attālumi (Rst) starp haplotipiem. Ģenētiskās distances dendrogramma izveidota ar DARwin programmu (Perrier, Jacquemoud-Collet, 2006). Tālākai analīzei haplotipi sagrupēti pēc to frekvencēm, kā arī ģenētiskajiem attālumiem un analizēti ar GenALEX v6.1 programmu (Peakall, Smouse, 2006).

Rezultāti un diskusija

Dažādu populāciju koku vidējā augstuma, stumbra caurmēra un bezzaru daļas garuma vērtības parādītas 1. tabulā.

Populāciju produktivitātes atšķirības raksturotas pēc koku augstuma. Ar t-testa palīdzību, salīdzinot koku augstumu Rietumu un Austrumu ieguves apgabalā, konstatēts, ka Rietumu populācijām koku augstums (25,12 m) ir būtiski ($\alpha = 0,001$) mazāks nekā Austrumu populācijām (26,82 m).

1. tabula, Table 1

Dažādu populāciju produktivitātes rādītāju un stumbra bezzaru daļas garuma vidējās vērtības
Average data of productivity traits and branch-free tree length for different populations

Populācija Population	Ieguves apgabals Seed zone	Koka augstums, m Height, m		Stumbra caurmērs, cm Diameter, cm		Stumbra bezzaru daļas garums, m Branch-free tree length, m	
		vidējais mean	standart- klūda standard error	vidējais mean	standart- klūda standard error	vidējais mean	standart- klūda standard error
Nica	R*	23,14	0,21	30,32	0,56	4,09	0,24
Alsunga	R	23,76	0,16	29,51	0,50	3,73	0,21
Renda	R	26,65	0,22	30,00	0,57	5,43	0,23
Skrunda	R	26,39	0,16	29,77	0,42	7,38	0,23
Tērande	R	24,67	0,19	30,36	0,55	5,00	0,21
Ugāle	R	27,66	0,21	31,99	0,56	7,62	0,23
Ventspils	R	24,50	0,20	30,48	0,55	4,74	0,22
Vandzene	R	24,24	0,14	29,01	0,46	3,26	0,20
Lielupe	A**	25,87	0,17	28,20	0,47	5,96	0,24
Birzgale	A	25,36	0,14	27,45	0,39	8,74	0,20
Ogre	A	25,44	0,17	28,19	0,38	6,83	0,22
Ropāži	A	26,90	0,18	31,61	0,46	6,08	0,30
Jaunjelgava	A	25,90	0,21	29,34	0,42	6,45	0,26
Pļaviņas	A	27,11	0,16	28,63	0,49	6,33	0,17
Livāni	A	25,76	0,16	28,74	0,50	4,70	0,20
Daugavpils	A	27,51	0,18	29,28	0,49	6,70	0,22
Salacgrīva	A	26,58	0,22	29,91	0,59	5,66	0,24
Valka	A	28,77	0,18	28,48	0,46	6,60	0,22
Smiltene	A	28,05	0,21	30,77	0,52	6,61	0,27
Ape	A	28,41	0,20	30,70	0,59	7,49	0,41
Gulbene	A	27,27	0,21	30,44	0,53	7,18	0,25

Ieguves apgabals / Seed zone: R* – Rietumu / Western, A** – Austrumu / Eastern.

Veicot vienfaktora dispersijas analīzi katra apgabala populācijām atsevišķi, noskaidrots, ka Rietumu reģiona Nicas, Alsungas, Vandzenes, Ventspils un Tērandes populāciju koku vidējo augstumu vērtības ir salīdzinoši zemas. Šajā populāciju grupā paraugi ģenētiskajai izpētei ievākti no Ventspils populācijas kokiem. Skrundas un Rendas

populāciju augstumu vērtības ir lielākas un statistiski savstarpēji līdzvērtīgas, kā arī būtiski atšķirīgas ($\alpha = 0,001$) no visu pārējo Rietumu populāciju augstumu vērtībām. Skrundas populācijā ievākti arī paraugi ģenētiskajai izpētei. Ugāles populācijas koku vidējā augstuma vērtība būtiski pārsniedz visu pārējo Rietumu populāciju vidējo augstumu

vērtības, kā arī ir ceturta lielākā, izvērtējot visu populāciju augstumus kopumā. Arī Ugāles populācijā ievākti paraugi ģenētiskajai izpētei. Austrumu apgabalā zemākās vidējā augstuma vērtības (no 25 līdz 26 m) uzrādīja Birzgales, Ogres, Līvānu, Lielupes un Jaunjelgavas populācijas, bet augstākās – Valkas, Apes un Smiltenes populācijas (no 28 līdz 29 m). Austrumu apgabalā paraugi ģenētiskajai izpētei ievākti no Ogres, Valkas un Ropažu populācijas kokiem.

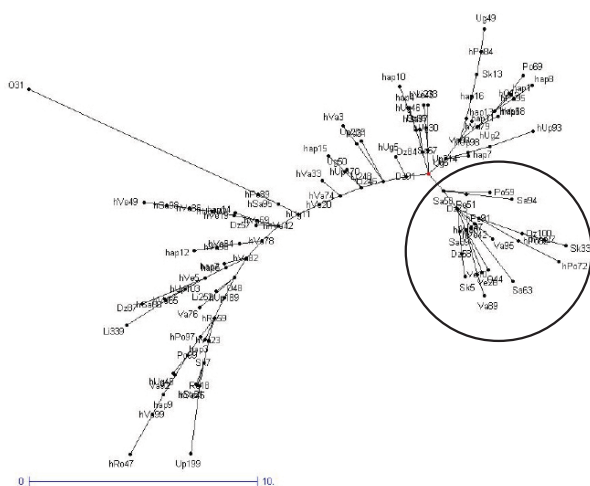
Viena no nozīmīgākajām stumbra kvalitātes pazīmēm ir bezzaru daļas garums, kura atšķirības saistītas ar koku augstuma atšķirībām ($r^2 = 0,278$; $\alpha = 0,01$), tomēr šajā ziņā nozīmīga ir izcelsmes faktora ietekme. Ar *t*-testa palīdzību konstatētas būtiskas ($\alpha = 0,001$) stumbra bezzaru daļas garuma atšķirības Rietumu (5,14 m) un Austrumu (6,57 m) ieguves apgabalu populācijām. Rietumu apgabalā zemākās stumbra bezzaru daļas garuma vērtības uzrādīja Vandzenes, Alsungas, Nīcas un Ventspils populācijas, bet augstākās – Ugāles un Skrundas populācijas, kurām vidējais stumbra bezzaru daļas garums atšķiras nenozīmīgi, bet ir būtiski lielāks nekā pārējām Rietumu apgabala populācijām ($\alpha = 0,001$). Kopumā lielākais vidējais bezzaru daļas garums konstatēts Birzgales populācijai (8,74 m), un tā vērtībai statistiski līdzvērtīgas ir tikai Ugāles un Apes populāciju vērtības. No Austrumu apgabala populācijām zemākā vidējā bezzaru daļas garuma vērtība noteikta Līvānu un Salacgrīvas populācijām. Ropažu, Valkas un Ogres populāciju bezzaru daļas garums Austrumu apgabala populāciju grupā vērtējams kā vidējs (no 6,1 līdz 6,8 m).

Lai noskaidrotu populāciju kvalitatīvās atšķirības, ko nosaka zaru resnums, zaru leņķis, stumbra taisnums un stumbra bezzaru

daļas kvalitāte, veikti neparametriskie testi. Ar Kruskal-Wallis *H*-testa palīdzību noskaidrots, ka koku kvalitāte pēc šīm pazīmēm Austrumu ieguves apgabalā ir būtiski labāka nekā Rietumu apgabalā ($\alpha = 0,001$), izņemot stumbra taisnumu, kas abos ieguves reģionos būtiski neatšķiras ($p = 0,662$). Dažādu populāciju stumbra kvalitātes atšķirības raksturo arī to koku īpatsvars, kuri novērtēti kā vislabākie (1 balle). Zaru relatīvā resnuma ziņā labākās populācijas ir Valka (95%), Ogre (91%), Ape (88%), bet sliktākās – Tērande (14%), Vandzene (16%), Ventspils (34%). Zaru leņķa ziņā labākās populācijas ir Valka (99%), Ogre (98%), Birzgale (93%), bet sliktākās – Vandzene (17%), Alsunga (21%), Nīca (22%). Bezzaru daļas kvalitātes ziņā labākās populācijas ir Birzgale (90%), Gulbene (87%), Pļaviņas (85%), bet sliktākās – Lielupe (28%), Salacgrīva (31%), Nīca (32%).

Iegūtie fenotipisko novērojumu rezultāti visumā sakrīt ar provenienču izmēģinājumu rezultātiem (Baumanis u.c., 1986; Baumanis et al., 1998; Baumanis u.c., 2001; Бауманис и др., 1982; Бауманис и др., 1990), kas rāda, ka Rietumu reģiona provenienču pēcnācējiem, salīdzinājumā ar Austrumu reģiona pēcnācējiem, raksturīga zemāka produktivitāte un stumbra kvalitāte.

Veicot populāciju ģenētisko analīzi, visās sešās populācijās kopumā atrasti 112 haplotipi, no kuriem 44 ir unikāli (atrasti tikai vienam indivīdam), 52 – ar frekvenci zem 0,015 un 16 haplotipi – ar frekvenci virs 0,015. Izmantojot ģenētiskos attālumus starp šiem 112 haplotipiem, izveidota dendrogramma, kas attēlo minimālos attālumus starp atsevišķiem haplotipiem (1. attēls). Ņemot vērā visus savienojumus starp haplotipiem, identificēta viena haplotipu grupa, kas ģenētiski



1. attēls. Atrato haplotipu minimālās ģenētiskās distancēs (R_{st}) dendrogramma.
Figure 1. Minimum spanning tree of haplotypes (calculated with R_{st} genetic distances).

atšķiras no pārējiem haplotipiem (1. attēls; aplī).

Turpmākai analīzei izmantoti 16 haplotipi ar frekvenci virs 0,015 un divas haplotipu grupas: unikālie haplotipi un haplotipi ar frekvenci zem 0,015 ('hapA'), un haplotipi, kas veido atsevišķu grupu ('hapB') (1. attēls).

Veicot AMOVA analīzi, iegūts ģenētiskās daudzveidības sadalījums populācijā, starp populācijām un starp apgabaliem. Konstatēts, ka starp populācijām ir 1% ($p = 0,029$) ģenētiskās daudzveidības atšķirību, 99% – populāciju iekšienē, un 0% – starp apgabaliem. Ģenētiskais attālums starp Rietumu un Austrumu populācijām ir zems – 0,030 (Nei ģenētiskā distance), tomēr alēļu frekvenču analīze uzrādīja, ka Rietumu un Austrumu populācijas ir atšķirīgas 'hapB' grupas ietvaros – $f = 0,123$ Rietumu un $f = 0,035$ Austrumu populācijās (2. tabula). Atkārtoti analizējot ģenētisko attālumu starp Rietumu un Austrumu apgabaliem bez 'hapB' grupas indivīdiem, Nei ģenētiskā distance bija 0,010, kas liecina, ka tieši šī haplotipu grupa ievērojami iespaido ģenētisko distanci starp

apgabaliem.

Populācijas pēc atšķirīgo haplotipu grupas 'hapB' frekvences var iedalīt trīs grupās (3. tabula). Augstākās frekvences atrastas Ugālē ($f = 0,136$) un Ventspilī ($f = 0,147$), vidējās frekvences – Skrundā ($f = 0,086$), Ogrē ($f = 0,071$) un Valkā ($f = 0,094$), bet zema frekvence – Ropažos ($f = 0,007$).

Iegūtie rezultāti rāda, ka Rietumu apgabala populācijās ir lielāks tādu indivīdu īpatsvars, kuriem ir atšķirīgas grupas ('hap B') haplotipi, kas liecina par iespējamām Rietumu un Austrumu apgabalu populāciju izcelsmes atšķirībām. Lai to apstiprinātu, atšķirīgās haplotipu grupas frekvence jāizpēta papildus vairākām Latvijas un arī ārvalstu populācijām.

Ģenētiskajai analīzei izvēlētās populācijas pēc kvalitātes rādītājiem (zaru resnuma, zaru leņķa un bezzaru daļas kvalitātes) tikai daļēji atbilda labāko vai sliktāko populāciju parametriem. Analizējot papildus populācijas, būs iespējams pārbaudīt, vai šī atšķirīgo haplotipu grupas frekvence ir augstāka pilnīgi visām Rietumu populācijām un vai tā ir saistīta ar kvalitātes un produktivitātes rādītājiem.

2. tabula, Table 2

Haplotipu un haplotipu grupu frekvences Rietumu un Austrumu
priedes reproductīvā materiāla ieguves apgabalā
Haplotype and haplotype group frequencies in Western and Eastern pine seed zones

Nosaukums <i>Name</i>	Haplotips* / <i>Haplotype*</i>					Individu skaits <i>No. of individuals</i>	Frekvence <i>Frequency</i>	
	A	B	C	D	E		Rietumi <i>Western</i>	Austrumi <i>Eastern</i>
hap1	148	109	91	137	111	31	0,076	0,066
hap2	148	109	91	138	111	29	0,066	0,066
hap3	148	109	91	139	111	20	0,033	0,057
hap4	148	109	92	138	111	20	0,043	0,048
hap5	149	109	91	138	112	17	0,028	0,048
hap6	148	108	91	137	111	14	0,019	0,044
hap7	147	109	91	138	110	14	0,019	0,044
hap8	148	109	92	137	111	12	0,024	0,031
hap9	149	109	92	139	112	12	0,033	0,022
hap10	148	109	92	139	111	10	0,019	0,026
hap11	148	108	91	138	111	11	0,019	0,031
hap12	149	109	92	138	112	9	0,033	0,009
hap13	147	109	91	138	111	8	0,019	0,018
hap14	149	109	91	137	112	7	0,024	0,009
hap15	148	108	92	137	111	8	0,014	0,022
hap16	148	108	91	139	111	6	0,009	0,018
'hapA'	Unikālie un retie ($f < 0,015$) haplotipi <i>Unique and low frequency ($f < 0.015$) haplotypes</i>					176	0,398	0,405
'hapB'	Ģenētiski atšķirīgie haplotipi <i>Genetically differentiated haplotypes</i>					34	0,123	0,035

* Iegūto fragmentu garumi (bāzu pāros) ar marķieriem / *Amplified fragment lengths (base pairs) with markers: Pt71936 (A), Pt26081 (B), Pt63718 (C), PCP30277 (D), PCP71987 (E).*

Secinājumi

1. Austrumu ieguves apgabala populācijas būtiski pārspēj Rietumu apgabala populācijas gan produktivitātes, gan stumbra kvalitātes ziņā.
2. Rietumu populāciju vidējais augstums (25,12 m) būtiski ($\alpha = 0,001$) atpaliek no Austrumu populāciju vidējā augstuma (26,82 m). Koku vidējais augstums atsevišķām populācijām variē no 23,14 m (Nīca) līdz 28,77 m (Valka).
3. Austrumu ieguves apgabalā koku kvalitāte (stumbra bezzaru daļas garums, zaru resnums, zaru leņķis, bezzaru daļas kvalitāte) ir būtiski labāka nekā Rietumu ieguves apgabalā ($\alpha = 0,001$); stumbra taisnums abos ieguves apgabalos būtiski neatšķiras. Konstatētas būtiskas

3. tabula, Table 3

Haplotipa grupas 'hapB' frekvences populācijās un apgabalos
Frequency of haplotype group 'hapB' in populations and seed zones

Populācija <i>Population</i>	'hapB' frekvence <i>'hapB' frequency</i>
Ugāle	0,136
Ventspils	0,147
Skrunda	0,086
Rietumu apgabals / <i>Western zone</i>	0,123
Ropaži	0,007
Ogre	0,071
Valka	0,094
Austrumu apgabals / <i>Eastern zone</i>	0,035

($\alpha = 0,001$) stumbra bezzaru daļas garuma atšķirības starp Rietumu (5,14 m) un Austrumu (6,57 m) ieguves apgabalu populācijām. Zemākās stumbra bezzaru daļas garuma vērtības uzrādījušas Vandzenes, Alsungas, Nicas un Ventspils populācijas, bet augstākās – Ugāles un, it īpaši, Birzgales populācija (8,74 m).

4. Veikta sešu priežu populāciju (trīs no Rietumu un trīs no Austrumu ieguves apgabala) ģenētiskā analīze ar hloroplastu marķieriem. Analizējot haplotipu ģenētisko distanci, atrasta viena atšķirīgu haplotipu grupa, kuras frekvence Rietumu apgabala populācijās ir augstāka nekā Austrumu apgabala populācijās. Augstākās šīs grupas frekvences konstatētas Ventspils un Ugāles populācijās, bet zemākā – Ropažu populācijā. Pētot papildus Latvijas un ārzemju populācijas, būs iespējams pārbaudīt, vai šī atšķirīgo haplotipu frekvence augstāka saglabājas Rietumu populācijām un vai tā saistīta ar populācijas kvalitāti un produktivitāti raksturojošām pazīmēm.

Literatūra

- Andrzejewski, K., Kowalkowski, W., Rzeznik, Z. (1998). Variability of growth and qualitative features of 10-year old Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) of 20 European provenances. In: Scots pine breeding and genetics. Proceedings of the IUFRO S.02.18 Symposium, Lithuania, Kaunas, 1994, p. 24-28.
- Baumanis, I., Birģelis, J., Gailis, A. (1998). Tree breeding of Scots pine in Latvia. In: Scots pine breeding and genetics. Proceedings of the IUFRO S.02.18 Symposium, Lithuania, Kaunas, 1994, p.169-172.
- Baumanis, I., Birģelis, J., Lazdiņa, D., Paegle, M. (1986). Priežu provenienču analīze ģeogrāfiskajās kultūrās. Jaunākais Mežsaimniecībā, 28, p. 37-48.
- Baumanis, I., Gailis, A., Liepiņš, K. (2001). Latvijas priežu provenienču salīdzinājums.

- Mežzinātne, 11(44), p. 52-66.
- Bruford, M.W., Wayne, R.K.** (1993). Microsatellites and their application to population genetic studies. *Curr. Opin. Genet. Dev.* 3, p. 939-943.
- Bucci, G., Vendramin, G.** (2000). Delineation of genetic zones in the European Norway spruce natural range: preliminary evidence. *Molecular Ecology*, 9, p. 923-934.
- Dreimanis, A.** (1993). Priedes pēcnācēju augšana iedzimtības pārbaudēs. Latvijas Lauksaimniecības Universitātes Raksti, 277, p. 23-26.
- Excoffier, L., Laval, G., Schneider, S.** (2005). Arlequin ver. 3.0: An integrated software package for population genetics data analysis. *Evolutionary Bioinformatics Online* 1, p. 47-50.
- Garcia-Gil, M.R., Mikkonen, M., Savolainen, O.** (2003). Nucleotide diversity at two phytochrome loci along a latitudinal cline in *Pinus sylvestris*. *Molecular Ecology* 12, p. 1195-1206.
- González-Martínez, S.C., Alía, R., Gil, L.** (2002), Population genetic structure in a Mediterranean pine (*Pinus pinaster* Ait.): a comparison of allozyme markers and quantitative traits. *Heredity*, 89, p. 199-206.
- Gullberg, U., Yazdani, R., Rudin, D., Ryman, N.** (1985). Allozyme variation in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in Sweden. *Silvae Genetica*, 34, 6, p. 193-201.
- Kohlstock, N., Schneck, V.** (1998). IUFRO provenance trial of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) at Waldsieversdorf 1982-1994. In: Scots pine breeding and genetics. Proceedings of the IUFRO S.02.18 Symposium, Lithuania, Kaunas, 1994, p. 29-36.
- Latvijas Republikas Ministru kabineta 2003. gada 11. novembra noteikumi Nr. 648 "Noteikumi par meža reproduktīvo materiālu", Rīga, 2003.
- Liesebach, M., Stephan, B.R.** (1998). Genetic variation in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) results of the IUFRO 1982 provenance experiment in southwestern Germany. In: Scots pine breeding and genetics. Proceedings of the IUFRO S.02.18 Symposium, Lithuania, Kaunas, 1994, p. 37-45.
- Matras, J.** (1998). Clinal differences in growth and qualitative features of Scots pine's (*Pinus sylvestris* L.) European populations. In: Scots pine breeding and genetics. Proceedings of the IUFRO S.02.18 Symposium, Lithuania, Kaunas, 1994, p. 46-53.
- Mogensen, H.L.** (1996). The hows and whys of cytoplasmic inheritance in seed plants. *American Journal of Botany* 83(3), p. 383-404.
- Neimane, U., Baumanis, I., Veinberga, I., Šķipars, V., Ruņģis, D.** (2009). Parastās priedes populāciju fenoloģisko atšķirību ģenētiskie aspekti. *Mežzinātne*, 19 (52), 49.-63. lpp.
- Nowakowska, J.** (2005). Microsatellite sequences in Scots pine as a new tool in forest tree genetics. In: Nowakowska J. (ed.) Analysis of microsatellite sequences in Scots pine. Proceedings of Workshop WP5.4 Forest Tree Genetics, Sekocin, Poland, 24-27 August 2004, Forest Research Institute, Warsaw, p. 9-24.
- Peakall, R., Smouse, P. E.** (2006). GENALEX 6: genetic analysis in Excel. Population

- genetic soft ware for teaching and research. *Molecular Ecology Notes*, 6, p. 288-295.
- Perrier, X., Jacquemoud-Collet, J.P.** (2006). DARwin software <http://darwin.cirad.fr/darwin>.
- Prus-Glowacki, W.** (1998). Genetic differentiation of *Pinus sylvestris* L. in Europe. In: Scots pine breeding and genetics. Proceedings of the IUFRO S.02.18 Symposium, Lithuania, Kaunas, 1994, p. 63-70.
- Ribeiro, M.M., Mariette, S., Vendramin, G., Szmidt, E., Plomion, C., Kremer, A.** (2002b). Comparison of genetic diversity estimates within and among populations of maritime pine using chloroplast simple-sequence repeat and amplified fragment length polymorphism data. *Molecular Ecology*, 11, p. 869-877.
- Ruņģis, D., Veinberga, I., Zālītis, P.** (2009). Intensīvi izretināto jaunaudzū ģenētiskās savdabības briestaudžu vecumā. *Mežzinātne*, 19 (52), 64-81. lpp.
- Scotti, I., Paglia, G., Magni, F., Morgante, M.** (2006). Population genetics of Norway spruce (*Picea abies* Karst.) at regional scale: sensitivity of different microsatellite motif classes in detecting differentiation. *Annals of Forest Science*, 63, p. 485-491.
- Veinberga, I.** (2007). Latvijas galveno meža koku sugu mežaudžu (populāciju), sēklu ieguves plantāciju un reprodiktīvā materiāla ģenētiskās daudzveidības, izcelsmes un saimnieciski nozīmīgu īpašību pētījumi ar molekulāro marķieru palīdzību (rekomendācijas meža atjaunošanai un selekcijai): Meža attīstības fonda finansēts pētījums, atskaite, Salaspils, 33 lpp.
- Zobel, B., Talbert, J.** (1984). Applied forest tree improvement. John Wiley & Sons, NewYork etc., 505 p.
- Бауманис, И., Биргелис, Я., Зундане, А.** (1990). Сосна обыкновенная в международных опытах в Латвии. Роль селекции в улучшении латвийских лесов, Рига, Зинатне, с. 44-64.
- Бауманис, И., Роне, В., Биргелис, Я., Паэгле, М.** (1982). Влияние географических эффектов на ювенильный рост потомства сосны обыкновенной в Латвийской ССР. Географические опыты в лесной селекции Прибалтики, Рига, Зинатне, с. 17-41.
- Правдин, Л.** (1964). Сосна обыкновенная. Наука, Москва, 191 с.
- Чернодубов, А.** (1996). Внутривидовая изменчивость и популяционная структура *Pinus sylvestris* L. в островных борах Восточно-Европейской равнины: Автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора сельскохозяйственных наук. Санкт-Петербург, 46 с.