

Latvijas Valsts mežzinātnes institūts „Silava”

MEŽA SELEKCIJA

izziņas materiāls

ĀRIS JANSONS

Salaspils 2012



EIROPAS SAVIENĪBA

IEGULDĪJUMS TAVĀ NĀKOTNĒ

Materiāla sagatavošana veikta ESF projekta „Ģenētisko faktoru nozīme adaptēties spējīgu un pēc koksnes īpašībām kvalitatīvu mežaudžu izveidē” (ESF 2009/0200/1DP/1.1.1.2.0/09/APIA/VIAA/146) ietvaros. Izmantoti šajā un citos ar meža selekciju un adaptāciju saistītos projektos iegūtie rezultāti: ar projektu sarakstu un pārskatu pilnu tekstu iespējams iepazīties LVMI Silava mājas lapā www.silava.lv. Autors pateicas par atbalstu pētījumam finansētājiem un ESF projekta kolektīvam.

Dr. Āris Jansons

aris.jansons@silava.lv

29109529

www.silava.lv

SATURS

IEVADS	4
PROVENIENČU ATLASE	5
PĒCNĀCĒJU PĀRBAUDES	7
SELEKCIJAS LOMA MEŽAUDŽU ADAPTĀCIJĀ KLIMATA IZMAIŅĀM	10
SELEKCIJAS IESPĒJAS KOKSNES ĪPAŠĪBU UZLABOŠANĀ	13
ĢENĒTISKĀS DAUDZVEIDĪBAS SAGLABĀŠANA SELEKCIJAS PROCESĀ	15
LITERATŪRA	18

Izziņas materiāla sagatavošanā izmantotās publikācijas *zinātniskās*

- Jansons, Ā. (2012) Tree breeding as a tool to minimize possible adverse effects of climate change on forest trees [Meža selekcijas iespējas klimata izmaiņu potenciālās negatīvās ietekmes uz mežaudzēm mazināšanā]. M. Klavins, A. Briede (eds.) Climate change in Latvia and adaptation to it. LU, Rīga.
- Jansons, Ā. (2008) Parastās priedes (*Pinus sylvestris* L.) selekcijas teorētiskie pamati un attīstības perspektīvas Latvijā. Jelgavas tipogrāfija, Jelgava.
- Jansons Ā., Baliuckas V. (2012) *Pinus sylvestris* populations and families resistance to *Heterobasidion annosum* and possibilities for breeding in Latvia [Parastās priedes populāciju un ģimeņu rezistence pret sakņu trupī un selekcijas iespējas Latvijā]. Mežzinātne.

- Jansons, Ā., Baumanis, I., Haapanen, M. (2008) Klonu atlase parastās priedes 2. kārtas plantācijai Kurzemes zonai un sagaidāmais ģenētiskais ieguvums. Mežzinātne.
- Jansons A., Jansons J., Baumanis I., Rieksts-Riekstins J. (2012) Assessment of Needle Cast Resistance in Young Scots Pine Plantations in Latvia [Skujbires rezistences novērtējums parastās priedes jaunaudzēs Latvijā]. In: proceedings of 8th WSEAS International Conference on Energy, Environment, Ecosystems and Sustainable Development.
- Jansons Ā., Krišāns O., Jansons J. (2011) Parastās priedes (*Pinus sylvestris* L.) augstuma pieauguma veidošanās sezonālā dinamika. Mežzinātne.
- Jansons, Ā., Neimane, U., Baumanis, I. (2008) Parastās priedes skujbires rezistence un tās paaugstināšanas iespējas. Mežzinātne.
- Jansons Ā., Voronova A., Ruņģis D., Kānberga-Siliņa K., Džeriņa B. (2012) Parastās egles (*Picea abies* (L.) Karst.) atjaunošana: sēkļu plantāciju pēcnācēju ģenētiskā daudzveidība. Mežzinātne.
- Irbe I., Jansons A., Grīnfelds U., Verovkins A. (2011) Natural durability of Norway spruce clones to degradation by brown rot fungus *Coniophora puteana* [Egles klonu koknes dabiskā noturība pre koksni noārdošo sēni *Coniophora puteana*]. In: S. Diamandis, E. Topalidou (eds.) Book of abstracts of XVI Congress of European Mycologists.
- Lībiete-Zālīte Z., Jansons Ā. (2011) Parastās priedes (*Pinus sylvestris* L.) sēkļu plantāciju un kontrolēto krustojumu pēcnācēju koksnes mitruma atšķirības. Mežzinātne.
- Smilga J., Zeps M., Voronova A., Džeriņa B., Jansons Ā. (2012) Kloni parastās apses (*Populus tremula* L.) jaunaudzēs. Mežzinātne.
- Zeps M., Šāble I., Grīnfelds U., Jansons Ā., Irbe I., Treimanis A. (2012) Apšu hibrīdu (*Populus tremuloides* Michx. X *Populus tremula* L.) un parastās apses (*Populus tremula* L.) koksnes un sulfātcelulozes šķiedru īpašības 20 gadu vecumā. Mežzinātne.
- Zeps M., Jansons A., Smilga J., Purina L. (2012) Growth Intensity and Height Increment in a Young Hybrid Aspen Stand in Latvia [Augšanas intensitāte un augstuma pieaugums jaunās apšu hibrīdu plantācijās Latvijā]. In: proceedings of 8th WSEAS International Conference on Energy, Environment, Ecosystems and Sustainable Development.

populārzinātniskās

- Jansons Ā. (2012) Mežaudzes strauji mainīgā klimatā. A. Jaunbelzere (red.) Meža gadagrāmata 2012.
- Jansons Ā. (2010) Meža apsaimniekošana klimata izmaiņu kontekstā. ZM & Silava, Rīga.
- Jansons Ā., Voronova A., Grīnfelds U., Šāble I. (2012) Saskatīt gēnus aiz kokiem. Baltijas koks.
- Zeps M., Jansons, Ā. (2012) Mērķtiecīga apšu hibrīdu plantāciju ierīkošana. Čiekurs.

IEVADS

Pieprasījumu pēc koksnes resursiem globālajā tirgū ietekmē cilvēku skaita palielināšanās un viena cilvēka patērētās koksnes apjoma pieaugums reizē ar dzīves līmeņa celšanos (Greaves et al., 2004; Kjær et al., 1998; Libby, 2006). Pretēji situācijai Latvijā, globāli ilgtermiņā notiek nepārtraukta meža platību samazināšanās. Tāpat vērojama koksnes ieguves būtiska samazināšana vai pārtraukšana aizvien lielākās mežu platībās, atvēlot tās citiem sabiedrībai nozīmīgiem mērķiem, galvenokārt dabas aizsardzībai. Kopumā tas liecina, ka no atlikušajām platībām jāiegūst aizvien vairāk koksnes.

Papildus un vērtīgāku (produktu ar augstāku pievienoto vērtību ražošanai piemērota) koksnes resursu ieguve iespējama, intensificējot meža apsaimniekošanu (Zālītis, Jansons, 2009), kā arī pilnīgāk izmantojot visus platībā pieejamos resursus (piemēram, nelielu dimensiju kokus no pirmajām kopšanas cirtēm un ciršanas atliekas – zarus un galotnes, kā arī celmus). Būtiska loma audžu produktivitātes un kvalitātes kāpināšanā, līdzīgi kā lauksaimniecībā, ir arī sēklu materiālam. Taču, atšķirībā no lauksaimniecības, mežam raksturīgs ilgs aprites cikls, tādēļ jāvērtē tajā veikto darbību ilgtermiņa ietekme. Piemēram, augsnes sagatavošana stādīšanas procesā veicina mineralizāciju un aktīvāku ogļskābās gāzes (CO₂) izdalīšanos. Atšķirībā no lauksaimniecības, augsne tiek sagatavota tikai vienu reizi 70-100 gados, tādēļ jāvērtē, vai šādā platībā ātrāk augošā mežaudze ar palielinātu nobiru un sīko sakņu apjomu rotācijas periodā kompensē vienu reizi notikušo papildus CO₂ izdalīšanos.

Koksne, atšķirībā no naftas produktiem, ir atjaunojams resurss ar relatīvi mazāku negatīvo ietekmi uz klimatu – emisijas rodas tikai tās ieguves un apstrādes procesā un tās ir ievērojami mazākas, nekā, piemēram, ceļot māju no cementa vai izgatavojot galdu no plastmasas.

Ogļskābās gāzes piesaiste augošos kokos vai no koksnes izgatavotos produktos ar ilgu dzīves ciklu, ko nodrošina ražīgas un kvalitatīvas mežaudzes, samazina siltumnīcas efektu, reizē ar to arī globālo klimata izmaiņu tempu. Pielāgojoties klimatiskajiem apstākļiem pēc pēdējā ledus laikmeta, dažādos Ziemeļeiropas reģionos izveidojušās populāciju grupas ar atšķirīgām īpašībām (Hurme, 2000; Oleksyn et al., 1992; Repo et al., 2000). Pētījumu rezultāti liecina, ka koku adaptācijai nepieciešams ilgstošs laika periods, tāpēc strauju klimatisko izmaiņu gadījumā var samazināties vietējo populāciju pēcnācēju saglabāšanās un produktivitātes rādītāji. Piemēram, teritorijās, kur parastās priedes atgriešanās pēc pēdējā ledāja izkušanas notikusi „nesen” (t.i., tikai pirms dažiem tūkstošiem gadu), kā Zviedrijas un Somijas ziemeļu daļā (>63°Z p.), joprojām vietējo populāciju augšanas (Luomajoki, 1993; Persson, Ståhl, 1990), ziedēšanas (Luomajoki, 1993) un sēklu nobriešanas (Sarvas, 1970) gaita nav sinhronizējusies ar ikgadējo klimata ciklu. Veicot aktīvu selekcijas darbu, iespējams atlasīt kokus ar: 1) augstāku noturību pret sagaidāmiem, produktivitāti nelabvēlīgi ietekmējošiem, klimatiskajiem faktoriem (piemēram, sausumu); 2) augstākām adaptācijas spējām dažādos (saskaņā ar klimata scenārijiem sagaidāmos) apstākļos. Tādējādi iespējams nodrošināt augstu stādīto mežaudžu produktivitāti arī nākotnē. Šī mērķa sasniegšanai nozīmīgi saglabāt pietiekami augstu selekcijas izejmateriāla ģenētiskās daudzveidības līmeni.

Izziņas materiāla mērķis: vienkāršoti raksturot meža selekcijas procesu, sasniegtos rezultātus, nākotnes mērķus un izaicinājumus.

PROVENIENČU ATLASE

Meža selekcijas darbs Latvijā aizsākās jau 1957. gadā, kad tika veikta kvalitatīvu un produktīvu audžu atlase (Gailis u.c., 1973) ar mērķi izslēgt no aprites nekvalitatīvu (piemēram, no līkiem, zarainiem kokiem ievāktu) sēklu materiālu. Katrā reģionā tika atlasītas piemērotākās audzes – ar lielu krāju (stumburu tilpumu summu uz hektāra) un pieaugumu, slaidiem stumbriem, labu dabisko atzarošanos, relatīvi tieviem zariem un šauru vainagu (Gailis u.c., 1971). Lai paaugstinātu no šīm audzēm iegūstamo sēklu ģenētisko vērtību, atsevišķos gadījumos tajās veiktas kvalitātes cirtes, izvēcot augšanā atpalikušos un zarainos kokus un tādējādi nodrošinot, ka savstarpēji apputeksnējas tikai augstvērtīgākie koki.

Audzēs ievāktu sēklu materiālu parasti izmantoja relatīvi neliela reģiona (tā laika rajona vai Mežrūpniecības saimniecības) ietvaros vai nu sējot, vai audzējot stādus parasti nelielas platības, lokālā kokaudzētavā. Lai izprastu likumsakarības, cik plašā reģionā var izmantot kādā audzē ievāktu materiālu – tātad centralizēt un padarīt efektīvāku sēklu ievākšanu un stādu audzēšanu – tika ierīkoti provenienču stādījumi. Jēdziens „provenience” apzīmē sēklu materiāla ievākšanas vietu (mežaudzi) un parasti tajā ietvertas sēklas no vismaz 25 kokiem. Provenienču salīdzināšana eksperimentālajos stādījumos veikta ne tikai Latvijas ietvaros, bet arī plašākā ģeogrāfiskā mērogā. Šādos eksperimentos gūtās zināšanas, kas raksturo provenienču reakciju uz pārvietošanu (augšanu citādos vides apstākļos), izmantojamas pamatojot rekomendācijas vai aizliegumus lietot meža atjaunošanā noteikta ģeogrāfiskā apgabala koku sēklas.

Piemēram, parastajai priedei ir ļoti plašs izplatības areāls – tas aizņem teritoriju starp 37° un 70°Z p. paralēlēm (2700 km) un starp 8°R g. un 141°A g. meridiāniem (14000 km) un Kaukāza kalnos līdz pat 2700 m augstumam v.j.l. (Boratynski, 1991). Evolūcijas gaitā šī koku suga ir piemērojusies augšanai ārkārtīgi atšķirīgos ekoloģiskajos apstākļos, izveidojot ievērojamu skaitu varietāšu (pasugu), klimatisko un edafisko ekotipu, kuri atšķiras pēc morfoloģiskajām un fizioloģiskajām pazīmēm, kā arī stumbra kvalitātes, produktivitātes u.c. parametriem (Giertych, 1991; Правдин, 1964). Apkopojot rezultātus no parastās priedes provenienču stādījumiem, kas ietverti 37 autoru publikācijās, secināts, ka:

- 1) proveniences no ģeogrāfiski un/vai klimatiski attāliem apgabaliem būtiski atšķiras pēc visām analizētajām pazīmēm;
- 2) saglabāšanās (izdzīvojušo koku īpatsvars no iestādītājiem) ir būtiskākais krāju nosakošais rādītājs bargos klimatiskajos apstākļos ($\geq 60^\circ\text{Z}$ p.), citviet (arī Latvijā) nozīmīgākais ir augšanas ātrums. Jāņem vērā, ka saglabāšanās ir nozīmīga arī kvalitātes nodrošināšanai – starp nebojāto koku daudzumu un saglabāšanos konkrētai proveniencē noteiktā eksperimenta vietā pastāv būtiska korelācija (saikne).
- 3) ātraudzīgākās (produktīvākās) un adaptētās spējīgākās proveniences ir no Centrāleiropas zemienes – ZR Polijas un Baltijas valstīm (īpaši Latvijas un Lietuvas) – pētnieki šo reģionu raksturo kā parastās priedes augšanas optimuma zonas. Pie ražīgākajām vēl pieskaitāmas daļa Vācijas un viena Ungārijas provenience. Šīs proveniences uzrādījušas lielākus augstumus gandrīz visās eksperimenta vietās, sākot no Skandināvijas (līdz 60°Z p.) līdz Turcijai un no Austrumeiropas līdz Mičiganai. Vācijas un Ungārijas priedes biežāk ir ar līkiem stumbriem kā Polijas. Taisnākie stumbri ir Baltijas valstu (īpaši Latvijas) priedēm. Zari absolūtos skaitļos Vācijas, Polijas, Ungārijas proveniencēm ir resnāki, taču relatīvais zara diametrs (zara diametra

attiecība pret stumbra diametru) mazāks kā citu izcelsmju priedēm. Latvijas priedēm ir samērā tievi zari, pēc šī rādītāja tās ir vienā grupā ar Skandināvijas proveniencēm. Augstāko saglabāšanos, stādītas citās eksperimentu vietās, uzrāda Baltijas un Z Polijas priedes, zemāku – Ungārijas un Vācijas, kuras lielāku krāju sasniedz ar paātrinātu radiālo augšanu.

- 4) Adaptēties spējīgas ir arī proveniences ap Maskavu, kuras uzrāda vidēju ātraudzību, saglabāšanos un stumbra kvalitāti visās eksperimenta stādīšanas vietās starp 52° un 60°Z p., arī pārvietotas tālu uz austrumiem (līdz pat 97°A g.).
- 5) Citas proveniences galvenokārt izmantojamas attiecīgā reģiona ietvaros: a) izplatības areāla ziemeļu daļā – no Zviedrijas, Somijas, ģeogrāfiskais platumus $\geq 60^{\circ}$ Z p., un Krievijas ziemeļdaļas taigas zonas, ģeogrāfiskais platumus $\geq 58^{\circ}$ - 62°Z p. (raksturīga laba kvalitāte – tievi zari, taisns stumbrs, blīva koksne – bet relatīvi lēna augšana); b) Atlantijas okeāna piekrastē (Skotija, Norvēģija) – piemērotas tikai okeāniska tipa klimatam; c) izplatības areāla dienvidu daļā – no Bulgārijas, Itālijas, Čehijas, Slovākijas, Francijas, Turcijas, Spānijas, Balkānu valstīm, Krievijas dienvidu daļas ($\leq 50^{\circ}$ Z p. un $\geq 32^{\circ}$ A g.), kas ārpus šī reģiona uzrāda ļoti zemu saglabāšanos, zemu zaru un stumbra kvalitāti; d) Eirāzijas centrālās daļas (uz austrumiem no Urālu kalniem un uz dienvidiem no taigas), tāpat kā Austrumsibīrijas proveniences nav piemērotas izmantošanai ārpus attiecīgā reģiona;
- 6) Kopumā konstatēts, ka pielāgoties spējīgākās un ātrāk augošās proveniences sastopamas mistroto mežu zonā. Tas, iespējams, ir saistīts ar pielāgošanos konkurencei par eksistences telpu ar lapu kokiem, kā arī nepieciešamību adaptēties daudzveidīgiem (nepastāvīgiem) klimatiskajiem apstākļiem pēc ledus laikmeta un mūsdienās.

Ģeogrāfiskas likumsakarības atklātas arī, analizējot provenienču stādījumus Latvijas teritorijā. Piemēram, konstatēts, ka priedes sēklas no Latvijas rietumu daļas nav rekomendējams izmantot meža atjaunošanai Latvijas austrumu daļā. Ņemot vērā iegūtos rezultātus, izdalīti un normatīvajos dokumentos noteikti meža reproduktīvā materiāla ieguves apgabali (proveniencu reģioni) visām plašāk pārstāvētajām koku sugām, tādējādi nodrošinot piemērota sēklu materiāla izmantošanu.

Augstvērtīgu audžu (proveniencu) atlase ir meža selekcijas sākums. Tālāka saimnieciski nozīmīgo koka pazīmju vērtību uzlabošana (selekcijas efekta ieguve) iespējama, šajās audzēs pēc fenotipiskām (ārējām) pazīmēm izvēloties pluskokus. J. Gailis (1964) pluskokus definē kā “attiecīgās sugas koku ideāls” no mežsaimnieciskā viedokļa. Tie izceļas starp pārējiem viena vecuma un vienādos apstākļos blakus augošiem attiecīgās sugas kokiem. Primārā pluskoka atlases pazīme ir augstums, tiek ņemta vērā arī zarojuma kvalitāte (zaru resnums, leņķis attiecībā pret stumbru, garums, dabiski atzarojušās stumbra daļas garums) un stumbra kvalitāte (taisnums). Neizvēlas koku ar stumbra defektiem, slimību pazīmēm.

Meža selekcijas procesa ietvaros audžu inventarizācija un pluskoku atlase nozīmīgā apjomā veikta priedei, eglei un bērzam (vairāk nekā 1000 koki katrai sugai); pluskoki atlasīti arī melnalksnim, ozolam, apsei. Sēklu ieguves iespējas no šiem kokiem tiek nodrošinātas, tos „kopējot” – pavairojot veģetatīvi – un ierīkojot pirmās kārtas sēklu plantācijas. Tādējādi no katra pluskoka var iegūt ievērojami vairāk sēklu (jo to pārstāv liels skaits „kopiņu” – rametu) un sēklu ieguve plantācijā ir nesalīdzināmi vienkāršāka, nekā kāpjot pēc tām pieaugušā kokā. Tāpat stādu ražošanā ir būtiski, ka arī sēklu fizioloģiskā kvalitāte sēklu plantācijās ir labāka nekā mežaudzēs: sēklu masa ir vidēji par 50 % (maksimāli 90 %) lielāka (Baumanis u.c.,

2012; Prescher et al., 2005), tāpat raksturīga augstāka un vienmērīgāka sēklu dīdžība. Sēklu plantācijas šobrīd nodrošina visu stādu ražošanai nepieciešamo priedes un bērza, un vairāk nekā pusi egles sēklu materiāla.

PĒCNĀCĒJU PĀRBAUDES

Pluskoku atlase tiek veikta pēc to ārējām pazīmēm: koka fenotipa, ko nosaka genotipa (individam raksturīga noteiktā mijiedarbībā saistītu gēnu sistēma, no kuras atkarīga tā pazīmju un īpašību veidošanās) un vides (klimats, augsne u.tml.) mijiedarbība. Ģenētisko (pārmantojamo) ietekmi iespējams raksturot, ierīkojot pēcnācēju pārbaudu stādījumus. Šādos eksperimentos līdzīgos vides apstākļos vienuviet augs dažādu pluskoku pēcnācēji un tos iespējams savstarpēji objektīvi salīdzināt. Ņemot vērā eksperimentālajos stādījumos iegūtos datus, turpmākai sēklu ražošanai var rekomendēt tikai tos pluskokus, kuriem ir vislabākie pēcnācēji. Tāpat no šiem stādījumiem iespējams iegūt informāciju par selekcijas darba rezultātu – pluskoku pēcnācēju pārākumu pār mežaudžu pēcnācējiem.

Pēcnācēju pārbaudu stādījumos konstatētās sakarības iespējams raksturot ar piemēriem par 3 koku sugām: parasto priedi, kārpaino (āra) bērzu un apšu hibrīdiem (krustojumu starp Amerikas un parasto apsi).

Parastajai priedei plašākā pēcnācēju pārbaudu stādījumu ierīkošana veikta pagājušā gadsimta septiņdesmitajos un astoņdesmitajos gados, tātad vecākie stādījumi šobrīd jau sasnieguši aptuveni 1/3 no saimnieciskās rotācijas cikla, un pēc to rezultātiem jau var izdarīt samērā drošus secinājumus. Selekcijas darba rezultātu novērtēšanai analizēti dati no 10 parastās priedes stādījumiem, kas ierīkoti laika posmā no 1972. līdz 1986. gadam, kopumā ietverot 363 ģimenes (ar jēdzienu „ģimene” apzīmē visus kāda konkrēta pluskoka pēcnācējus). Stādījumos vidēji 32 gadu vecumā (mediāna) uzņēmēti katrā dzīvā koka augstums (m), caurmērs (cm), resnākā zara diametrs (mm) līdz 2 m augstumam. Vizuāli (3-5 ballu skalā) novērtēts stumbra taisnums un zarojums salīdzinājumā ar citiem līdzīgu dimensiju kokiem tā paša eksperimenta ietvaros.

Būtiski izvēlēties tādas atlases pazīmes, kurām ir augsts iedzimstamības koeficients. Iedzimstamības koeficients raksturo aditīvās ģenētiskās dispersijas daļu kopējā pazīmes fenotipiskajā dispersijā, citiem vārdiem – norāda, cik liela daļa no novērotajām pazīmes vērtību atšķirībām ir iedzimstoša. Konstatēts, ka augstākās iedzimstamības koeficienta vērtības ir koku augstumam, zemākas – stumbra tilpumam, caurmēram. Augstas iedzimstamības koeficienta vērtības ir arī zarojuma kvalitāti raksturojošām pazīmēm. Tādēļ kā galvenais atlases kritērijs augstvērtīgāko ģimeņu izvēlē izmantots valdaudzes (nenomāktu koku) augstums, un izslēgtas tās ģimenes, kuru zaru vai stumbra kvalitātes novērtējums ir zemāks nekā eksperimentā vidēji. Izvēlēto 50 ģimeņu vērtības salīdzinātas ar dažādu mežaudžu pēcnācēju vidējām vērtībām tajos pašos stādījumos.

Konstatēts, ka atlasīto priedes pluskoku brīvapputes pēcnācēju pārākums pār mežaudžu pēcnācējiem ir:

- 1) valdaudzes koku krājam +27 %;
- 2) relatīvajam zara diametram (zara diametra/stumbra caurmēra attiecībai) -6 %;
- 3) resnākā zara stumbra lejas daļā diametram -3 %;
- 4) zaru resnumam (ballēs, vidējās vērtības) -5 %;
- 5) stumbra taisnumam (ballēs, vidējās vērtības) -2 %.

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

Tātad kopumā var secināt, ka selekcijas darba rezultātā nozīmīgi uzlabojas gan audžu ātraudzība (krāja), gan koku kvalitāte. Diemžēl selekcijas darba efekts meža kokiem ar garu selekcijas ciklu (laiku no pluskoku atlasē līdz pēcnācēju pārbaužu stādījumu novērtēšanai) un ilgu rotācijas periodu izpaužas pakāpeniski un nav tik viegli uztverams, kā, piemēram, jaunas kviešu vai dāliju šķirnes radīšana.

Tomēr efekts ir, un par to liecina ne tikai pēcnācēju pārbaužu stādījumi, bet arī neatkarīgi plašāki, praktiski eksperimenti. Piemēram, salīdzinot dažādus priedes audžu atjaunošanas veidus eksperimentu sērijā uz nabadzīgām minerālaugsnēm (mētrājs, lāns) konstatēts, ka 14 gadu vecumā lielākais augstums ir platībās, kur stādīti selekcionēti (sēklas no pirmās kārtas sēklu plantācijas) koki; no tā vidēji par 26 % atpaliek koki dabiskajā atjaunošanā sagatavotā augsnē. Līdzīgas starpības konstatētas arī, analizējot koku caurmēru. Turklāt konstatēts, ka lielākā daļa (ap 70 %) piesaistītā oglekļa šajā jaunaudzē atrodas augsnē, un tās organiskajos savienojumos ieslēgtā oglekļa apjomā nav statistiski būtisku atšķirību starp dažādiem meža atjaunošanas veidiem. Tātad ogleklis, kas varētu būt straujāk izdalījies pēc augsnes sagatavošanas stādījuma ierīkošanai, 14 gados ar koku un pārējās veģetācijas nobirām atgriezts augsnē. Selekcionēta materiāla stādījumā vēl nesadalījušās nobirās piesaistīts pat virs 2 reizēm vairāk oglekļa nekā dabiskajā atjaunošanā (attiecīgi 2,2 un 0,9 t ha⁻¹), un kopējā koku biomasā (veicot aprēķinus pēc paraugkoku datiem) – par trešdaļu vairāk oglekļa (attiecīgi 15,6 un vidēji 10,4 t ha⁻¹).

Izmantojot vairāk nekā 90 paraugkoku datus, izstrādāti vienādojumi virszemes biomasas apjoma un sadalījuma komponentēs (stumbrs, sausie un zaļie zari, skujas) noteikšanai parastajai priedei jaunaudzēs vecumā (līdz 40 gadiem), kas Latvijas apstākļos ir ievērojami precīzāki, nekā citu valstu pētījumos atrodami. Izmantojot šos vienādojumus pēcnācēju pārbaužu stādījumu analizē konstatēts, ka gan stādījuma vietai (augsnē auglībai), gan koku ģenētikai (ģimenei) ir būtiska ietekme uz kopējo virszemes biomasas apjomu platībā. Rezultāti liecina, ka selekcijas procesā atlasot ātraudzīgākās ģimenes ar labu saglabāšanos, iespējams būtiski ietekmē no platības iegūstamo biomasas apjomu. Biomasas apjoms un sadalījums cieši saistīts ar kopējo kokos uzkrātā oglekļa masu. Tātad ātraudzīgu koku stādīšana sekmē oglekļa piesaisti.

Piemēram, izmantojot no paraugkoku datiem izstrādātus modeļus, konstatēts, ka 34 gadu vecumā stādījumā relatīvi auglīgā augsnē (damaksnī) virszemes biomasā piesaistītais ogleklis ir vidēji 132 t ha⁻¹ (atsevišķām ģimenēm no 43 t ha⁻¹ līdz 235 t ha⁻¹), nabadzīgā augsnē (silā), eksperimentā ar tādu pat ģimeņu sastāvu, mazāk: 108 t ha⁻¹ (atsevišķām ģimenēm no 37 t ha⁻¹ līdz 184 t ha⁻¹). Stādījumos pārstāvēto mežaudžu pēcnācēju virszemes biomasā, līdz ar to arī piesaistītais oglekļa apjoms, ievērojami (vidēji par 27 %) zemāks nekā kā pluskoku pēcnācējiem. Daļa no virszemes biomasā piesaistītā oglekļa (vidēji 4 %, t.i., 4,4-5,3 t ha⁻¹) ir skujās. Skuju dzīves ilgums ir tikai 3-5 gadi, pēc tam tās nokrīt, veidojot nobiru slāni, kas, likumsakarīgi, būs biežāks platībās ar ražīgāku mežaudzi. Nobirām sadaloties, daļa no uzkrātā

oglekļa pārvēršas CO₂, taču daļa uzkrājas augsnē. Tas izskaidro jau iepriekš aprakstīto sakarību – augsnes sagatavošanas rezultātā zaudēto (CO₂ pārvērsto) oglekļa apjomu ilgtermiņā ar uzviju kompensē oglekļa piesaiste platībā iestādītajā produktīvajā mežaudzē un, caur nobirām – arī meža augsnē.

Selekcijas darba rezultāti praksē uzskatāmāk redzami un īsākā periodā realizējas ātraudzīgiem lapu kokiem ar relatīvi īsāku rotācijas periodu, piemēram, apšu hibrīdiem. Amerikas un parastās apses krustošana notiek ar mērķi iegūt hibrīdus, kas ir ātraudzīgāki par katru no vecāku sugām. Tā īslaicīgi veikta pagājušā gadsimta sešdesmitajos gados, taču nozīmīgākās eksperimentu platības ierīkotas šajā gadsimtā, paplašinoties lauksaimniecības zemju apmežošanai (pieprasījumam) un attīstoties stādu ražošanas tehnoloģijām (stādu piedāvājumam).

Apšu hibrīdi aug ievērojami ātrāk par parasto apsi. Piemēram, salīdzinot datus no apšu hibrīdu stādījuma uz bijušās lauksaimniecības zemes ar tāda pat vecuma parastās apses audžu datiem no meža tipiēm ar auglīgu augsni (damaksnis, vēris, šaurlapju un platlapju ārenis), kopumā 31 audze (Meža statistiskās inventarizācijas dati), konstatētas būtiskas koku vidējā caurmēra, augstuma un krājas ($330 \pm 29 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ apšu hibrīdiem un $137 \pm 29 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ parastajai apsei) atšķirības. Apšu hibrīdu klonu krājas pieaugums ir divas līdz trīs reizes lielāks nekā parastajai apsei. Latvijā apšu hibrīdu eksperimentos konstatēts, ka vidējais pieaugums 12 gadu vecumā audzēs ar biežumu 2500 koku uz hektāru ir $15 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ gadā, bet ar biežumu 1100 koku uz hektāru - ap $10 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ gadā. Produktīvākajiem kloniem, kuri tiks rekomendēti plantāciju ierīkošanai praksē, vidējais pieaugums ir ievērojami augstāks - attiecīgi $19 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ gadā un $14 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ gadā. Prognozes liecina, ka, stādījumiem sasniedzot plānoto ciršanas vecumu (20 gadi), to vidējais pieaugums varētu būt līdzīgs kā Somijā un Zviedrijā veiktos pētījumos konstatētais: 20 līdz $25 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ gadā.

Stādījumos ar zemu sākotnējo biežumu uz bijušajām lauksaimniecības zemēm augstvērtīgus rezultātus uzrāda arī kārpainā bērza pluskoku pēcnācēji: koku vidējais caurmērs 40 gadu vecumā sasniedz $27,4 \pm 0,47 \text{ cm}$, kas tikai nedaudz atpaliek no likumdošanā noteiktā mērķa caurmēra I bonitātes audzēs (28 cm). Gan caurmērs, gan augstums, tāpat kā krāja pluskoku pēcnācējiem statistiski būtiski pārsniedz vidējos mežaudžu rādītājus: stādījumā krāja $275 \pm 9,9 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$, mežaudzēs meža tipos ar auglīgu augsni $228 \pm 14,9 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ (Meža statistiskās inventarizācijas dati: 258 audzes, damaksnis, vēris, šaurlapju un platlapju ārenis). Abos aprakstītajos eksperimentos gan bērza, gan apšu hibrīdu ātraudzīgāko klonu (10 % no kopējā skaita) vidējais viena koka stumbra tilpums nedaudz pārsniedz 1 m^3 . Konstatēts, ka, izmantojot selekcionētu stādmateriālu, iespējams produktivitāti palielināt vidēji vēl par 30 %.

Tāpat iegūtie rezultāti liecina par ievērojamu potenciālu selekcijas procesā uzlabot bērza audžu kvalitāti: gan zaru leņķi vainaga vidus daļā (vidēji stādījumā 43° , bet atsevišķiem kloniem robežās no 37° līdz 62°), gan koku ar taisniem stumbriem un smalkiem zariem īpatsvaru (vidēji stādījumā 24 %, bet atsevišķiem kloniem no 0 % līdz 56 %).

Rezumējot: eksperimentālie rezultāti liecina, ka līdzšinējā selekcijas procesā sasniegts ievērojams produktivitāti un kvalitāti raksturojošo pazīmju vērtību uzlabojums gan koku sugām ar īsu, gan garu rotācijas periodu. Iegūstot materiālu stādu audzēšanai no labākajiem kokiem, kas atlasīti saskaņā ar pēcnācēju pārbaužu stādījumu rezultātiem, iespējams šo ieguvumu kāpināt.

SELEKCIJAS LOMA MEŽAUDŽU ADAPTĀCIJĀ KLIMATA IZMAIŅĀM

Koki ilgstošā dabiskās selekcijas procesā pielāgojas to augšanas vietas (lokāliem) klimatiskajiem apstākļiem. Dabiskajā izplatības areālā novērojamās atšķirības lielā mērā ir ģenētiski noteiktas. Par to liecina jau iepriekšējā nodaļā aprakstīto provenienču eksperimentu rezultāti.

Klimata un koku mijiedarbība ir dinamiska un nepārtraukta. Pēdējos gados LVMI „Silava” un sadarbības partneru realizēto projektu ietvaros Latvijas apstākļiem kalibrēto reģionālo klimata izmaiņu modeļu dati liecina par sagaidāmu ievērojamu temperatūru pieaugumu (par 2,5-4,3°C) jau līdz gadsimta beigām, galvenokārt ziemas un pavasara periodā. Līdz ar to veģetācijas periods, kad vidējā diennakts temperatūra pārsniedz +5°C, sāksies vidēji par 15-30 dienām agrāk un tā garums palielināsies par 35-60 dienām. Likumsakarīgi paredzams, ka samazināsies dienu ar zemu un ļoti zemu (<-20°C) temperatūru skaits un pieaugs tādu dienu skaits, kad temperatūra pārsniedz +20°C. Vidējais nokrišņu apjoms saglabāsies vai nedaudz pieaugs (izteiktāk – ziemas periodā), tomēr koku augšanas laikā palielināsies relatīvi garu (5-7 diennaktis un vairāk) periodu bez nokrišņiem īpatsvars.

Meža ekosistēma tagadējā Latvijas teritorijā pielāgojusies līdzīga apjoma izmaiņām jau iepriekš – periodos ar dažādu klimatu pēc pēdējā ledāja atkāpšanās. Tomēr šajā gadsimtā prognozētās izmaiņas ir ļoti straujas – notiek periodā, kas vienāds vai īsāks par koka dzīves ciklu. Tik straujas izmaiņas noved pie augstas dabiskās selekcijas intensitātes – t.i., liela skaita nepiemērotu koku bojāejas. Taču cilvēka interesēs ir saglabāt veselīgas, ražīgas mežaudzes, neatkarīgi no tā, vai galvenais mērķis ir rekreācija, oglekļa piesaiste, koksnes ieguve vai cits.

Pētījumu rezultāti liecina, ka prognozētajām mitruma sadalījuma izmaiņām var nebūt tiešas ietekmes uz koku saglabāšanos stādījumos, apdraudētāka ir dabiskā atjaunošanās, kur dīgstu sakņu sistēma ir niecīga un tiem nav lielas barības vielu rezerves. Papildus jāņem vērā paaugstinātās temperatūras ietekme, kuras dēļ jaunajiem kociņiem būs nepieciešams vairāk ūdens dzīvības funkciju nodrošināšanai. Tātad kopumā varētu pieaugt apstādīto platību īpatsvars, un meža selekcijas rezultāti – no sēklu plantācijās iegūtām sēklām izaudzēti stādi – tiks aizvien plašāk izmantoti praksē. Tādēļ meža selekcijas procesā tiek pētītas un ņemtas vērā ne tikai koku produktivitāti un kvalitāti, bet arī adaptācijas potenciālu raksturojošās pazīmes.

Konkrētai vietai piemērotākajiem kokiem (genotipiem) raksturīga spēja optimāli izmantot visus pieejamos augšanas resursus, tai skaitā veģetācijas perioda garumu, nodrošinot gan ātraudzību, gan augstu pretošanās spēju kaitēkļu un slimību ietekmei. Veicot mērījumus parastās priedes un apšu hibrīdu stādījumos ar līdzīgu koku augstumu nav konstatētas būtiskas atšķirības augšanas intensitātē: priedei tā ir vidēji 10,1 mm diennaktī, apšu hibrīdiem vidēji 8,6-11,7 mm diennaktī. Līdzīgi nav konstatētas atšķirības maksimālajā augšanas intensitātē, kas ir attiecīgi 19 mm diennaktī un 16-21 mm diennaktī.

Priedei augšanas intensitāte sasniedz kulmināciju maija beigās-jūnija sākumā, apšu hibrīdiem raksturīga augsta augšanas intensitāte maija beigās un jūlija vidū-augusta beigās.

Kopējo augstuma pieaugumu kā priedei, tā apsei galvenokārt nosaka augšanas intensitāte tās maksimumā un augšanas perioda beigu daļā, lai gan šajā aspektā vērojamas atšķirības starp kloniem. Augšanas intensitātei veģetācijas perioda sākumā, kad to potenciāli vismazāk varētu ietekmēt meteoroloģisko apstākļu svārstības (piemēram, sausums) ir vāja saikne ar

kopējo augstuma pieauguma garumu. Augstuma pieauguma veidošanās intensitāti, īpaši perioda sākuma un beigu daļā, būtiski ietekmē koku ģenētika (raksturīgas augstas iedzīstamības koeficienta vērtības). Šajos periodos vērojamas nozīmīgas atšķirības starp kloniem, turpretī augstuma pieauguma veidošanās posma vidus daļā kloni aug relatīvi līdzīgi.

Vidējais augstuma pieaugums priedes kloniem sasniedz 70 cm, apšu hibrīdiem vienā uzmērīšanas gadā 108 cm, otrā – 165 cm. Atšķirības starp apšu un priežu klonu augstuma pieauguma garumu galvenokārt nosaka dienu skaits ar intensīvu augšanu (>10 mm diennaktī), kas priedei ir 40 dienas un apsei attiecīgi 62 un 77 dienas; kā arī kopējais augšanas perioda garums: priedei vidēji 68 dienas un apšu hibrīdiem 185 dienas.

Konstatēts, ka apšu hibrīdu augšanas intensitāte un perioda garums cieši saistīti (korelācija $r=0,87$) ar diennakts vidējo temperatūru, tātad klimata pārmaiņu ietekmē, palielinoties veģetācijas perioda garumam, apšu hibrīdu plantāciju produktivitāte varētu pieaugt. Turpretī priedei (līdzīgi kā eglei) augstuma pieauguma veidošanās perioda beigās nosaka reakcija uz noteiktu dienas un nakts garuma attiecību (fotoperiodu), tādēļ genotipi, kas pielāgojušies noteiktiem vides apstākļiem, nespēs efektīvi izmantot papildus augšanai piemēroto periodu. Adaptācijas veicināšanai selekcijas procesā jākombinē divas pieejas:

- a) tādu genotipu atlase, kas uzsāk augšanu iespējami agrāk pavasarī, un šajā periodā veido iespējami lielu daļu pieauguma (tādējādi samazinot vēlāk vasarā sagaidāmo pastiprināto negatīvo karstuma un sausuma ietekmi);
- b) krustojumu veidošana ar kokiem no teritorijām ar garāku veģetācijas periodu, tādējādi palielinot pēcnācēju augšanas laiku.

Tomēr aktuālāka par pozitīvās klimata izmaiņu ietekmes izmantošanu ir to negatīvās ietekmes mazināšana. Negatīvā ietekme šajā gadījumā saistīta ar t.s. „augusta dzinumu” – atkārtota augstuma pieauguma veģetācijas perioda otrajā pusē – veidošanos. Vairāku gadu mērījumi pēcnācēju pārbaužu stādījumos liecina, ka:

- a) augusta dzinumi gan priedei, gan eglei biežāk veidojas gados ar izteikti siltu vasaras otro pusi (augustu) – tātad apstākļos, kādi prognozēti klimata izmaiņu ietekmē;
- b) augusta dzinumi biežāk veidojas kokiem auglīgā augsnē – labos augšanas apstākļos;
- c) augusta dzinumi samērā daudzos gadījumos izraisa vairāku galotņu formēšanos, kas samazina noturību un stumbra kvalitāti, līdz ar to – koka nākotnes vērtību;
- d) ģenētikas ietekme uz augusta dzinumu veidošanos ir nozīmīga: gan priedei, gan eglei vienā un tajā pašā eksperimentā (augsnēs un mikroklimatiskajos apstākļos) koku ar augusta dzinumiem īpatsvars ģimenē ir robežās no 0 % līdz >40 %, turklāt gadu no gada vairāk ietekmētas ir vienas un tās pašas ģimenes. Tas liecina, ka veicot selekciju, iespējams nozīmīgi mazināt koku ar augusta dzinumiem īpatsvaru jaunaudzēs nākotnē.

Veģetācijas periodam kļūstot garākam, veidosies arī relatīvi labvēlīgāka vide koku slimību attīstībai un izplatībai. Piemēram, analizēta priežu brūnās skujbires (slimība, kas izraisa inficēto skuju bojāeju, izraisītājs – sēne *Lophodermium sediciosum*) izplatība un ietekmes pakāpe trijos eksperimentālajos stādījumos ar vienu un to pašu provenienču sastāvu. Konstatēts, ka platībās ar siltāko klimatu rudenī (temperatūra no augusta līdz oktobrim vidēji par 2,2°C augstāka) skujbires ietekmēto koku skaits un infekcijas pakāpe ir būtiski augstāki. Stādījumu analīze liecina, ka skujbires infekcija būtiski ietekmē 1-4 gadus vecu priežu augstuma pieaugumu un saglabāšanos. Novērojamas nozīmīgas atšķirības infekcijas pakāpē un ietekmēto koku īpatsvarā starp ģimenēm, turklāt vairāk ietekmētās ģimenes ir vienas un tās

pašas gadu no gada. Jaunajiem kokiem, kuru vitalitāte jau samazināta vienā gadā, atkārtota infekcija nākamajā gadā ievērojami biežāk izraisa nokalšanu. Selekcijas procesā iespējams atlasīt tādus kokus, kuru pēcnācēji ir noturīgāki pret šo slimību. Rezistences atšķirības konstatētas arī starp proveniencēm, turklāt slimības ietekme uz noturīgāko proveniencu koku augstuma pieaugumu un saglabāšanos ir neizteikta un statistiski nebūtiska. Tas liecina, ka pastāv reālas proveniencu atšķirības rezistencē pret skujbiri, kas saistītas ne tikai ar slimības uzņēmību, bet arī ar atveseļošanos pēc skujbires radītajiem bojājumiem. Jāpiezīmē, ka vienas un tās pašas proveniencas (piemēram, Smiltene) izrādījušās noturīgākas stādījumos, kas izvietoti dažādās ģeogrāfiskās vietās un ierīkoti atšķirīgā laikā (stādīšanas laiks atšķiras par vairāk nekā desmitgadi).

Līdzīgas atšķirības konstatētas arī noturībā pret citām slimībām. Piemēram, analizēts parastās priedes pēcnācēju pārbaužu stādījums, kurā ietvertas 156 ģimenes no 13 proveniencēm un konstatēta sakņu trapes infekcija, kuras rezultātā visvairāk ietekmētie koki nokalst. Ievācot un analizējot paraugus, eksperimentā identificēti 39 sakņu trupi izraisošās sēnes (*Heterobasidion annosum*) genotipi (Gaitnieks u.c., pers. kom.), no tiem 12 plašāk izplatīti. Veicot telpisko analīzi, konstatēts, ka sēne var efektīvi izplatīties relatīvi lielā platībā: viena tās genotipa aizņemtā laukuma rādiuss svārstās no 2 līdz 74 metriem. Analīzes liecina, ka iedzimstamības koeficienta vērtība koku rezistencei pret sakņu trupi ir augsta un tādā pat līmenī, kā, piemēram, koku augstumam – tas liecina, ka ievērojamu daļu no rezistences atšķirībām nosaka koku ģenētika. Tātad iespējams atlasīt tādus mātes kokus, kuru pēcnācēji būs noturīgāki pret šo slimību, nodrošinot jaunajās audzēs augstāku vitalitāti.

Vērtējot citu koku sugu noturību pret to nozīmīgākajām slimībām, iegūti līdzīgi rezultāti. Piemēram, konstatētas apšu hibrīdu genotipu atšķirības noturībā pret jaunos dzinumus un lapas ietekmējošu slimību, kas nozīmīga kokiem pirmajos to augšanas gados – apšu kraupi (izraisītājs – sēne *Venturia tremulae*).

Selekcijas procesā nav iespējams novērtēt koku noturību pret visām slimībām, tādēļ nepieciešams identificēt potenciāli nozīmīgākās. Rezistenci pret kādu slimību reti kad iespējams novērtēt netieši (piemēram, analizējot koku augstumu vai citu pazīmi) – parasti nepieciešams mērķtiecīgi ierīkot stādījumus un/vai veikt pārbaudes, kas var būt visai ilgstošs un darbietilpīgs process. Piemēram, pētot lapu koku vēža (*Hypoxyylon mammatum*) izplatību, secināts, ka tas ir visai reti sastopams un nozīmīgi ietekmē tikai atsevišķus apšu hibrīdu klonus. Ņemot vērā slimības zemo izplatību, klonu rezistences noteikšana ir komplicēta. Bez tam, tā ir arī laikietilpīga, jo noturību var sākt novērtēt tikai ap 15 gadus vecos stādījumos (Stener, pers. kom.). Taču, ja īscirtmeta stādījuma (plantācijas) ierīkošanai būs izvēlēts pret slimību nerezistents klons, stādījums var tikt pilnībā nopostīts.

Kopumā var secināt, ka rezistentāko genotipu atlase var nozīmīgi samazināt kopējo bojājumu apjomu jaunaudzēs.

Mainoties klimatam, selekcijas darba loma audžu noturības un vitalitātes nodrošināšanā pieaug.

SELEKCIJAS IESPĒJAS KOKSNES ĪPAŠĪBU UZLABOŠANĀ

Meža apsaimniekošanas procesā iegūtā produkta – koksnes – vērtību nosaka ne tikai apjoms, bet arī kvalitāte. Kvalitāti iespējams raksturot ar kokam ārēji nosakāmām pazīmēm (stumbra taisnums, zaru resnums, daudzums, veids, leņķis) un koksnes īpašībām, kas jāvērtē kontekstā ar paredzamo koksnes izmantošanas mērķi (gala produktu). Latvijā, līdzīgi kā citās valstīs, veiktu pētījumu rezultāti liecina, ka ģenētikai ir nozīmīga loma koksnes īpašības noteikšanā: gan parastās priedes, gan kārpainā bērza pēcnācēju pārbaužu stādījumos (kopumā ietverot vairāk nekā 300 ģimenes) konstatētas būtiskas koksnes blīvuma atšķirības starp atsevišķu pluskoku pēcnācējiem (ģimenēm), kas nav saistītas ar to caurmēra atšķirībām. Tāpat būtiskas koksnes blīvuma atšķirības konstatētas arī starp egļu (no 361 līdz 443 kg m⁻³) un apšu hibrīdu kloniem (no 417 līdz 517 kg m⁻³). Turklāt klona krāja nav saistīta (nekorelē) ar tā vidējo koksnes blīvumu. Koksnes blīvums, savukārt, ir cieši saistīts (korelē) ar tās izturību dažādās slodzēs (piemēram, spiedē, liecē). Rezultāti liecina, ka selekcijas procesā ir iespējams kāpināt koku ātraudzību, vienlaikus kāpinot (vai nesamazinot) koksnes blīvumu. Šādu rezultātu skuju kokiem nav iespējams sasniegt ar mežkopības metodēm – veicot intensīvu kopšanu un veicinot koku augšanu, tiek iegūta koksne ar zemāku blīvumu. Tādēļ maksimālā rezultāta sasniegšanai meža apsaimniekošanā būtiski kombinēt mežkopības un meža selekcijas pasākumus.

Koksnes mitrums ietekmē enerģijas patēriņu tās transportā un zāģmateriālu žāvēšanā, kā arī koksnī sadedzinot iegūstamo siltumu, līdz ar to arī ekonomiskos rādītājus. Analizējot ziemas miera periodā ievāktus paraugus no parastās priedes eksperimentālajiem stādījumiem (kopumā vairāk nekā 180 koki), konstatēta ievērojama koksnes relatīvā mitruma amplitūda (stumbra koksnei no 47 % līdz 69 %, zaru koksnei no 37 % līdz 64 %). Koka dimensiju (caurmēra un augstuma) ietekme uz stumbra apakšējās daļas mitrumu ir neliela, taču statistiski būtiska. Analizējot vienādu dimensiju kokus, nav atrastas koksnes mitruma atšķirības starp sēkļu plantāciju un mežaudzes pēcnācējiem. Kopumā var secināt, ka ģenētikas ietekme uz šo koksnes īpašību nav izteikta un nav sagaidāms, ka selekcionēta materiāla izmantošana varētu nozīmīgi negatīvi ietekmēt tās vērtību.

Vērtējot koksnī kā izejvielu koksnes šķiedru, kokskaidu plātņu ražošanai un arī papīrrūpniecībai, svarīgi tās rādītāji ir koksnes ķīmiskais saturs, šķiedru dimensijas (garums, platums un šķiedru sienīņu biezums). Celulozes jeb papīrmasas ražošana pēc savas būtības ir koksnes delignifikācija, kuras procesā tiek izšķīdināta viena no koksnes matricas ķīmiskajām komponentēm – lignīns, kas kalpo kā koksnes šķiedru „saistviela”. Tādēļ lignīna un celulozes saturs ļauj prognozēt kokšķiedru plātņu un celulozes kvalitāti no produktu stiprības un tehnoloģiskā procesa parametru viedokļa. Pētījumos konstatētas nelielas, bet praktiski būtiskas lignīna satura atšķirības starp kloniem gan eglei (no 27,0 līdz 28,5 %), gan apšu hibrīdiem (vidēji 19 %). Salīdzinot sugas, redzams, ka atšķirības ir ievērojami lielākas, nekā starp genotipiem to ietvaros. Atšķirībā no citām koku sugām, apšu hibrīdu koksnī ar ievērojami zemāko lignīna saturu iespējams pārstrādāt koksnes šķiedru materiālos bez intensīvas delignifikācijas un balināšanas, tādēļ ražošanas process ir videi draudzīgāks. Līdzīgi vienkāršāka ir to egļu klonu koksnes pārstrāde, kuri satur būtiski mazāk ekstraktvielu (īpatsvars ir robežas no 0,9 līdz 1,7 %).

Delignificētās koksnes šķiedru ģeometriskie parametri (garums, platums, forma) tieši ietekmē no tām ražoto produktu, piemēram, kokšķiedru vai kokskaidu plātņu, kvalitāti un

produkta tipa ražošanu. Produkta ražošanā izmantojot garākas un šaurākas šķiedras (noteiktu to formu), iespējams iegūt labākas mehāniskās īpašības, jo veidojas stiprākas starpšķiedru saites. Kvalitatīva papīra iegūšanai svarīgs ir gan koksnes šķiedru garums (nodrošina stiprību), gan platums un sieniņu biezums (ietekmē papīra virsmu, tātad apdruckas kvalitāti). Līdzīgi kā koksnes ķīmiskās īpašības, arī to šķiedru parametri būtiski atšķiras gan starp sugām, gan starp genotipiem sugas ietvaros. Egles klonu vidējais šķiedru garums ir robežās no 2,2 līdz 2,6 mm, platums no 26,6 līdz 29,1 μm , apses kloniem šie rādītāji ir attiecīgi no 0,67 līdz 0,93 mm un no 20,3 līdz 22,6 μm .

Vēlamās šķiedru produkta īpašības iespējams panākt, arī veidojot to no vairākiem atšķirīgiem slāņiem. Piemēram, gofrētā kartona ražošanai tā iekšējos (flutingam jeb „vīlnītim”) un ārējos (testlainers) slāņos nepieciešamas dažādas papīra šķirnes, kas nodrošina vajadzīgās īpašības katram slānim (piemēram, caurspiešanas indekss, kas starp dažādiem egles kloniem atšķiras vairāk nekā divas reizes: ir no 1,2 līdz 2,8 $\text{kPa m}^2 \text{g}^{-1}$). Līdzīgi ir arī vairāku slāņu papīra ražošanā, kur atsevišķie tā slāņi nodrošina kādas specifiskas īpašības – iekšējie – mehāniskās īpašības un apjomu, bet ārējie – virsmas un apdruckājamības īpašības.

Papīra izejvielas – celulozes – ieguves procesā viens no svarīgākajiem rādītājiem ir sulfātcelulozes iznākums (no koksnes vienības), kas atsevišķiem kloniem ir robežās no 44,7 līdz 53,4 %. Egles kloniem celulozes saturs koksnē svārstās no 50,3 – 51,0 %. Līdzīgi kā ar koksnes blīvumu, arī šajā gadījumā nav konstatēts, ka ātraudzīgiem kloniem koksnē būtu izteikti augstāks vai zemāks sulfātcelulozes iznākums, t.i., pazīmes nav saistītas (nekorelē).

Kopumā rezultāti liecina, ka ģenētikai ir nozīmīga loma koksnes ķīmiskā sastāva un šķiedru īpašību noteikšanā. Iespējams atlasīt ātraudzīgus genotipus (klonus), kas vienlaikus nodrošina arī augstāku koksnes pārstrādes gala produkta iznākumu, mazāku enerģijas un ķīmikāliju patēriņu tā izgatavošanas procesā un atbilstošu kvalitāti noteikta produkta ražošanai.

Koksnes ar augstāku dabisko izturību pret noārdošajām sēnēm (piemēram, *Coniophora puteana*, *Postia placenta*, *Gloeophyllum trabeum*) pielietošana konstrukcijās nodrošina mazāku nepieciešamību pēc ķīmikāliju izmantošanas (impregnēšanas), veicot tās aizsardzību pret šo sēņu iedarbību. Analizējot egles paraugkokus no 31 gadu veca pēcnācēju pārbaužu stādījuma, netika konstatētas ar klonu sastāvu (ģenētiku), koku dimensijām, blīvumu, lignīna vai ekstraktvielu saturu saistītas atšķirības koksnes noturībā pret to noārdošajām sēnēm. Jāņem vērā, ka pārbaudītās egles bija juvenīlā vecumā, tātad saturēja vairāk aplievas koksnes ar zemāku blīvumu un ekstraktvielu saturu. Pētījumos Somijā (Harju et al., 2012), analizējot nedaudz vecākas priedes un izmantojot tikai koksnes paraugus no kodola daļas, konstatētas būtiskas atšķirības starp ģimenēm koksnes dabiskajā izturībā pret noārdošo sēņu iedarbību. Iedzīmstamības koeficients šai pazīmei, kā arī ķīmisko komponentu, kas tieši nodrošina izturību pret sēņu iedarbību, saturam ir līdzīgs kā koku augstumam, kas liecina par iespējām sasniegt labus rezultātus selekcijas procesā.

Kopumā pētījumu rezultāti apliecina iespējas meža selekcijas procesā nozīmīgi ietekmēt arī koksnes īpašības.

ĢENĒTISKĀS DAUDZVEIDĪBAS SAGLABĀŠANA SELEKCIJAS PROCESĀ

Veicot darbu ar koku sugām, kurām ir raksturīgs garš rotācijas periods, selekcijas procesā ir būtiski saglabāt pietiekami augstu ģenētiskās daudzveidības līmeni, jo tas ir priekšnoteikums populācijas adaptācijas spējai ārējo faktoru izmaiņām. Viens no veidiem, kā novērtēt, vai tas tiek īstenots, ir salīdzināt ģenētiskās daudzveidības rādītājus selekcijas darba rezultātam – sēkļu plantāciju pēcnācējiem – ar dabiskās mežaudzēs konstatētajiem. Iegūtos rezultātus iespējams raksturot ar piemēru par parasto egli, kas ir plaši izplatīta koku suga ar ievērojamu putekšņu apjomu.

Salīdzinājuma veikšanai materiāls tika ievākts divos eksperimentālos stādījumos, kur pārstāvēti divu egles sēkļu plantāciju: Remtes (Kurzemes dienvidu daļa) un Katvaru (Vidzemes rietumu daļa) pēcnācēji, pēc nejaušības principa izvēloties attiecīgi 217 un 274 kokus. Savukārt mežaudzes reprezentē nejauši izvēlēti paraugkoki no rietumu (3 audzes, kopā 139 koki), centrālā (3 audzes, 144 koki) un austrumu (2 audzes, 96 koki) provenienču reģiona. Analīze veikta, izmantojot 6 molekulāros (mikrosatelītu) marķieru datus.

Augsta ģenētiskās daudzveidības pakāpe tika atrasta visās pētījumā iekļautajās grupās: gan sēkļu plantāciju, gan mežaudžu pēcnācējiem. Molekulārās variācijas analīze visos gadījumos uzrādīja lielāku variāciju starp indivīdiem katrā grupā (mežaudžu no noteikta reģiona vai sēkļu plantācijas pēcnācēju) nekā starp grupām. Tāpat analīzes (HWE testa) rezultāti liecina, ka, atlasot egles sēkļu plantāciju izveidošanai, nav būtiski izmainīts ģenētiskās daudzveidības sadalījums, salīdzinot ar mežaudzēm. Līdzīgi arī citi ģenētisko daudzveidību raksturojošie rādītāji liecina, ka sēkļu plantāciju pēcnācēju izmantošana meža atjaunošanā nesamazina jauno audžu ģenētisko daudzveidību. Piemēram, nozīmīgāko no tiem: novērotās heterozigositātes (H_o), daudzveidības indeksa (D_I), Šanona daudzveidības indeksa (I) vērtības egļu sēkļu plantāciju pēcnācējiem un mežaudzēm būtiski neatšķiras (attiecīgi plantāciju pēcnācējiem $H_o=0,61$, $D_I=0,92$ un $I=2,0$, mežaudzēm $H_o=0,59$, $D_I=0,91$, $I=1,9$). Pētījuma rezultāti Latvijā saskan ar secinājumiem no citviet veiktām skuju koku daudzveidības molekulārām analīzēm (Chaisurisri, El-Kassaby, 1994; Godt et al., 2001; Schmidting, Hipkins, 1998).

Iegūtie secinājumi nav pārsteidzoši, ņemot vērā, ka:

- 1) meža koku selekcija atrodas sākotnējā stadijā – faktiski veikts tikai viens selekcijas cikls – salīdzinājumā ar, piemēram, lauksaimniecības kultūru selekciju, kur veikti simtiem selekcijas ciklu un šķirnes ievērojami atšķiras no to savvaļas radniekiem;
- 2) meža koku atlase tiek veikta pēc kvantitatīvām pazīmēm – vienkāršoti raksturojot – tādām pazīmēm, kuras ietekmē ļoti liels gēnu skaits un katra atsevišķa gēna ietekme ir relatīvi neliela (kā piemēram, koku augstums, zaru resnums, koksnes blīvums). Katrs gēns konkrētajā genotipā (kokā) ir pārstāvēts ar vienu vai divām no daudzām populācijas (sugas) ietvaros sastopamām tā alternatīvām formām – alēlēm. Kāda no šī gēna alēlēm pazīmi ietekmē „pozitīvi” (piemēram, iesaistīta procesos, kas vecina augstāka koksnes blīvuma, t.i., biežāku šūnapvalku, veidošanos), šī paša gēna citas alēles ietekme var būt neitrāla vai „negatīva”. Selekcijas procesā tiek atlasīti koki, kuriem ir augstāks alēļu ar „pozitīvu” ietekmi īpatsvars (piemēram, 51 %). Tas nozīmē, ka 2 kokiem ar līdzīgiem augstvērtīgiem rādītājiem („pozitīvi” ietekmējošo

alēļu īpatsvaru) alēļu sastāvs var būt atšķirīgs, nebūt ne visas alēles ir vienādas. Reizē ar to selekcionētu koku grupā tiek saglabāta augsta ģenētiskā daudzveidība.

Dažādas alēles (gēna alternatīvās formas) sugas un populācijas (mežaudzes) ietvaros nav sastopamas vienādi bieži. Latvijas egļu ģenētiskā materiāla analīze liecina, ka sēkļu plantāciju pēcnācējiem, salīdzinājumā ar mežaudzēm, ir nedaudz paaugstināts alēļu skaits ar frekvenci virs 5%. Dati liecina, ka visbiežāk dažas no retajām mežaudžu alēlēm ir ar augstāku sastopamību sēkļu plantācijās. Iespējams arī, ka plantāciju pēcnācēju grupā varētu nebūt pārstāvēta kāda retāk sastopama alēle. Citu valstu pētījumos, salīdzinot skuju koku sēkļu plantāciju un mežaudžu pēcnācējus, konstatēts, ka atsevišķas reti pārstāvētas alēles atrastas tikai mežaudžu paraugos, citas – tikai plantāciju paraugos (Chaisurisri, El-Kassaby, 1994; Godt et al., 2001; Schmidting, Hipkins, 1998; Stoehr, El-Kassaby, 1997). Iespējas konstatēt reti (1-5 % gadījumu) sastopamās alēles, kas var būt arī jaunas mutācijas (spontānas izmaiņas ģenētiskajā materiālā), ir tieši atkarīgas no ievāktu paraugu skaita (Godt et al., 2001; Muona, Harju, 1989). Jāņem vērā, ka reti pārstāvētajām alēlēm nav nozīmes mežaudzes ģenētiskās stabilitātes nodrošināšanā (Libby et al., 1997), bet gan sugas izdzīvošanas stratēģijā. Piemēram: vienkāršoti pieņemot, ka vienam no 1000 kokiem ir noteikta alēle, kas izrādās kritiski svarīga rezistences pret kādu jaunu slimību nodrošināšanā: slimības gadījumā 999 koki aiziet bojā – tā tad mežaudzes faktiski vairs nav, neatkarīgi no tā, ka 1 koks spēj izdzīvot. Konceptu var ilustrēt ar notikumiem Eiropā pēdējos 30 gados: gobas ļoti lielā to izplatības areāla daļā ietekmēja t.s. „Holandes gobu slimība” (izraisītājs – *Ceratocystis ulmi* (Buisman) C.Moreau), kuras rezultātā koki nokalst. Konstatēti atsevišķi genotipi, kas izrādījās noturīgi pret šo slimību un izdzīvoja, nodrošinot sugas saglabāšanos, taču katra konkrētā gobu mežaudze zaudēja jebkādu vērtību (neatkarīgi no plānotā izmantošanas mērķa), jo absolūtais vairākums koku nokalsta.

Reti pārstāvētās alēles saglabā ģenētisko resursu mežaudzēs, uztur selekcijas populācijā (kur genotipu skaits ir ievērojami lielāks, nekā sēkļu plantācijās) un klonu arhīvos (Yanchuk, 2001). Šo alēļu saglabāšanos (un rašanos – jaunu spontāni notiekošu mutāciju rezultātā) nodrošina arī dabiskā atjaunošanās kā dabas aizsardzībai atvēlētājās teritorijās, tā saimnieciskajos mežos.

Ģenētikas teorija liecina, ka gēnu dreifa (nejauši notiekošs alēļu zudums, kura rezultātā strauji – vairāku paaudžu laikā – noplicinās ģenētiskā daudzveidība) ietekme ir nozīmīga tikai grupās ar mazāk nekā 25 indivīdiem (Wang et al., 1991). Šīs efekta dēļ, piemēram, ir ļoti sarežģīti ilgstoši paglābt no izmiršanas retas dzīvnieku sugas, kurām dzīvi palikuši tikai daži indivīdi. Meža kokiem, pat ierīkojot plantāciju, piemēram, ar tikai 20 kloniem, gēnu dreifa ietekmi izslēdz divi faktori:

- 1) klonu sastāvu atšķirība starp plantācijām un to nomaīņa katrā selekcijas ciklā;
- 2) kaut neliela fona (mežaudžu) putekšņu piedalīšanās plantācijas apputeksnēšanā, kas eglei un priedei konstatēta gan Latvijā, gan citviet (Almqvist, Pulkkinen, 2005; Nilsson, Lindgren, 2005).

Ģenētiskās daudzveidības līmenis dabiskajās audzēs atsevišķām koku sugām var būt nozīmīgi atšķirīgs. Piemēram, parastā apse sēklas ražo ļoti bagātīgi, tās spēj pārvarēt lielus attālumus, taču tās ir sīkas un ļoti strauji (2-3 diennaktīs) zaudē dīgļspēju. Izdzīvojušo sējeņu īpatsvars ir ļoti zems, tādēļ ar sēklām apse spēj aizņemt jaunas teritorijas tikai ļoti labvēlīgos apstākļos (piemēram, pēc meža ugunsgrēka). Sugas saglabāšanos un izplatīšanos nelielos

attālumos (audzes ietvaros) nodrošina atjaunošanās ar sakņu atvasēm. Plānojot ģenētiskās daudzveidības aizsardzības pasākumus, kā arī izstrādājot rekomendācijas apšu hibrīdu īscirtmeta stādījumu ierīkošanai, būtiski ņemt vērā informāciju par klonu skaitu apšu audzēs. Tādēļ veikta klonu izvietojuma telpiskās struktūras vērtēšana 16 jaunaudzēs 6 Latvijas reģionos, kuros ir augsts parastās apsēs audžu īpatsvars. Kopumā 16 audzēs uz auglīgām augsnēm (vēris, gārša, platlapju kūdrenis), kuru vecums ir 5 līdz 10 gadi, sistemātiskā tīklā ievākti koksnes paraugi no pavisam 505 kokiem DNS izdalīšanai un analīzēm. Pavasara un rudens periodā veikts arī koku fenotipisko pazīmju raksturojums. Konstatēts, ka klonu identifikācija pēc to fenotipiskajām pazīmēm nav precīza – salīdzinot ar identifikāciju, izmantojot 6 molekulāros (mikrosatelītu) marķierus, šādi iespējams izdalīti (atpazīti) tikai 44 ± 8 % klonu. Visās audzēs kopā pēc fenotipa atpazīti 208 kloni, izmantojot ģenētisko marķieru datus – 385 kloni. Vērojamas nozīmīgas atšķirības starp audzēm genotipu identificēšanas pēc fenotipiskajām pazīmēm precizitātē – identificēti no 11 % līdz 75 % no klonu skaita. Vidēji uz ha ir $9,4 \pm 2,65$ kloni, taču atsevišķās audzēs to skaits ir robežās no $5,3 \text{ ha}^{-1}$ līdz 22 ha^{-1} . Lielākā daļa no visiem identificētajiem kloniem (79 %, t.i., 385 kloni) pārstāvēti ar 1 koku (rametu). Šajā aspektā vērojamas nozīmīgas atšķirības starp audzēm: klonu īpatsvars ar vienu rametu ir robežās no 54 % līdz 96 %. Viena klona aizņemto platību ietekmē ne tikai izplatīšanās (koka sakņu sistēmas īpatnības), bet arī audzes vēsture (cik paaudzes apse aug konkrētajā vietā), konkurence ar citām koku sugām (piemēram, egli) un dabiskie traucējumi un/vai apsaimniekošanas režīms, kas var ierobežot jaunu klonu ieviešanās iespējas. Tādēļ konstatētais augstais klonu ar vienu rametu īpatsvars netieši liecina, ka analizētajās apšu audzēs neviens no kloniem nav guvis būtisku pārsvaru un, iespējams, šajās platībās apsēs audzes bijušas tikai iepriekšējā (vienā) paaudzē. Vērtējot klonus ar vairākiem rametiem, konstatēts, ka vidējais attālums starp tiem ir $48 \pm 9,54$ m, maksimālais konstatētais 169,4 m. Tas apliecina apšu spējas ar sakņu atvasēm izplatīties relatīvi lielā attālumā un veidot arī dažu klonu audzes vairāku hektāru platībā.

Kopumā var secināt, ka meža selekcijas process Latvijā neapdraud koku ģenētisko daudzveidību un nesamazina to adaptācijas spējas.

LITERATŪRA

1. 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.
2. Baumanis, I., Veinberga, I., Ļubinskis, L., Ruņģis, D., Jansons, Ā. (2012) Parastās priedes (*Pinus sylvestris* L.) plantāciju sēkļu kvalitāte un ģenētiskā daudzveidība mainīgos vides apstākļos. Mežzinātne (akceptēts publicēšanai).
3. Boratynski, A. (1991) Range of natural distribution. In: M. Giertych (ed.) Genetics of Scots Pine. ELSEVER, Oxford, pp. 19-31.
4. 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.
5. Gailis, J. (1971) Meža selekcija. M. Bušs, I. Mangalis (red.) Meža kultūras. Zvaigzne, Rīga, 49.-94. lpp.
6. Gailis, J. (1964) Meža koku selekcija un sēkļu plantācijas. Latvijas Valsts izdevniecība, Rīga, Latvija, 194. lpp.
7. Gailis, J., Ronis, E., Smilga, J., Rone, V. (1973) Latvijas PSR meža koku sēkļu plantācijas. LRZTIPI, Rīga, Latvija, 69 lpp.
8. Giertych, M. (1991) Provenance variation in growth and phenology. In: M. Giertych (ed.) Genetics of Scots Pine. ELSEVER, Oxford, pp. 87-101.
9. Godt, M.J.W., Hamrick, J.L., Edwards-Burke, M.A., Williams, J.H. (2001) Comparison of genetic diversity in white spruce (*Picea glauca*) and jack pine (*Pinus banksiana*) seed orchards with natural populations. Canadian Journal of Forest Research, 31, pp. 943-949.
10. Greaves, B., Hamilton, M., Pilbeam, D., Dutkowski, G. (2004) Genetic variation in commercial properties of six- and 15- year old eucalyptus globulus. In: N. Borralho et. al. (eds.) Eucalyptus in a Changing World: Proceeding of IUFRO Conference, 11-15 of October, Aveiro, Portugal, p. 6.
11. Harju, A., Venäläinen, M., Haapanen, M. (2012) Associations between growth and resistance related heartwood traits in Scots pine. Mežzinātne, 25(58), 172. lpp.
12. Hurme, P. (2000) Genetic Basis of Adaptation: Bud Set Date and Frost Hardiness Variation in Scots Pine: doctoral thesis. Department of Biology, OULU, Finland, 33 p.
13. Kjær, E. D., Graudal, L., Pilegaard Hansen, C. (1998) Conservation of forest genetic resources for improved tree plantings in the tropics. Danida Forest Seed Centre, Denmark, 5 p.
14. Libby, W. (2006) The Next 30 Years: Keynote Speech at the IUFRO, Division 2 Joint Conference: Low input breeding and genetic conservation of forest tree species, 9 - 13 of October, Anatalya, Turkey, p. 9.
15. Libby, W.J., Bridgwater, F., Lantz, C., White, T. (1997) Genetic diversity in commercial forest tree plantations: introductory comments to the 1994 SRIEG meeting papers. Canadian Journal of Forest Research, 27, pp. 397-400.
16. Luomajoki, A. (1993) Climatic adaptation of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in Finland based on male flowering phenology. Acta Forestalia Fennica, 237, 27 p.
17. 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, pp. 221-228.

18. Nilsson, J-E., Lindgren, D. (2005) Using seed orchard seed with unknown fathers. In: A. Fedorkov (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.
19. Oleksyn, J., Tjoelker, M.G., Reich, P.B. (1992) Growth and biomass partitioning of populations of European *Pinus sylvestris* L under simulated 50° and 60° N daylengths: evidence for photoperiodic ecotypes. *New Phytologist*, 120, pp. 561-574.
20. Persson, B., Ståhl, E.G. (1990) Survival and yield of *Pinus sylvestris* L. as related to provenance transfer and spacing at high altitudes in Northern Sweden. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 5, pp. 381-395.
21. Prescher, F., Lindgren, D., Wennström, U., Almqvist, C., Routsalainen, S., Kroon, J. (2005) Seed production in Scots pine seed orchards. In: A. Fedorkov (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. 65-72.
22. Repo, T., Zhang, G., Ryypö, A., Rikala, R., Vuorinen, M. (2000) The relation between growth cessation and frost hardening in Scots pine of different origins. *Trees*, 14, pp. 456-464.
23. Sarvas, R. (1970) Establishment and registration of seed orchards. *Folia Forestalia*, 89, 24 p.
24. Schmidting, R.C., Hipkins, V. (1998) Genetic diversity in longleaf pine (*Pinus palustris*): influence of historical and prehistorical events. *Canadian Journal of Forest Research*, 28, pp. 1135-1145.
25. Stoehr, M.U., El-Kassaby, Y.A. (1997) Levels of genetic diversity at different stages of the domestication cycle of interior spruce in British Columbia. *Theoretical and Applied Genetics*, 94, pp. 83-90.
26. Wang, X-R., Lindgren, D., Szmidt, A.E., Yazdani, R. (1991) Pollen Migration Into a Seed Orchard of *Pinus sylvestris* L. and the Methods of its Estimation using Allozyme Markers. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 6, pp. 379-385.
27. Yanchuk, A.D. (2001) A quantitative framework for breeding and conservation of forest tree genetic resources in British Columbia. *Canadian Journal of Forest Research*, 31, pp. 566-576.
28. Zālītis P., Jansons, J. (2009) Mērķtiecīgi izveidoto kokaudžu struktūra. *Silava, Salaspils*, 81 lpp.
29. Правдин, Л.Ф. (1964) Сосна обыкновенная. Наука, Москва, 191 с.