

ČETRI MEŽZINĀTŅU MOTĪVI

LATVIJAS VALSTS
MEŽZINĀTNES INSTITŪTS
“SILAVA”

2014

DAUGAVPILS UNIVERSITĀTES
AKADĒMISKAIS APGĀDS “SAULE”

UDK 630(474.3)

Če 920



© Latvijas Valsts mežzinātnes institūts "Silava", Salaspils, 2014

Grāmatā izmantotie materiāli ievākti Valsts pētījumu programmas Nr. 2010.10–4/VPP–5 "Vietējo resursu (zemes dziļu, meža, pārtikas un transporta) ilgtspējīga izmantošana – jauni produkti un tehnoloģijas" (NatRes) projekta "Inovativu meža audzēšanas tehnoloģiju izstrāde mežsaimnieciskās ražošanas produktivitātes un mežsaimniecības konkurētspējas palielināšanai" ietvaros.

Zinātniskais redaktors:

Dr. silv. Jūrgis Jansons, Latvijas Valsts mežzinātnes institūts "Silava"

Tehniskais redaktors:

Ilva Konstantinova, Latvijas Valsts mežzinātnes institūts "Silava"

Recenzenti:

Dr. chem. Bruno Andersons, LV Koksnes ķīmijas institūta vadošais pētnieks

Dr. silv. Andrejs Dreimanis, Latvijas Lauksaimniecības universitātes Meža fakultātes profesors (Emeritus)

Dr. biol. Līvija Vulfa, Latvijas Universitātes Bioloģijas fakultātes docente

ISBN 978-9984-14-679-9

DAUGAVPILS UNIVERSITĀTES
AKADĒMISKAIS APGĀDS "SAULE"

Izdēvējdarbības reģistr. apliecinība Nr. 2-0197.
Saules iela 1/3, Daugavpils, LV-5401, Latvija

SATURS

Ievads. Mežzinātne un zināšanas Latvijas mežsaimniecībai	5
<i>Jānis Donis</i> Latvijas mežsaimnieciski nozīmīgāko koku sugu pilnveidotās bonitāšu skalas	13
<i>Pēteris Zālītis, Jurgis Jansons</i> Salikto bērza audžu ražība un to apsaimniekošanas režīms	37
<i>Dainis Ruņģis</i> Molekulāro marķieru izmantošana meža koku selekcijā	79
<i>Tālis Gaitnieks</i> <i>Phlebiopsis gigantea</i> (Fr.) Jül. nozīme <i>Heterobasidion</i> <i>annosum</i> s.l. izraisītās sakņu trapes izplatības ierobežošanā	107
Forest science as a source of new knowledge for the Latvian forestry (English summary)	165

IEVADS

MEŽZINĀTNE UN ZINĀŠANAS LATVIJAS MEŽSAIMNIECĪBAI

Mežzinātnes attīstība pēdējā gadu desmitā nav iedomājama bez saistības ar meža nozari – Latvijas meža ekosistēmas apsaimniekotāju un daudzveidīgo servisu izmantotāju. Klasiskās mežsaimniecības speciālistu īpatsvars mežzinātnieku vidū samazinās – tiem pievienojas citu zinību speciālisti. Mūslaikos mežzinātne nav iedomājama bez molekulāro biologu, mikrobiologu, ģeogrāfu, botāniķu, zoologu, vides speciālistu, matemātiķu, ķīmiķu, inženierzinātņu speciālistu līdzdalības integrētos, starpdisciplināros pētījumos. Mežzinātne vieno šīs citkārt tik atšķirīgās zinātnes kopīgā mērķī – radīt un attīstīt nacionālajai meža nozarei tik vajadzīgās un pieprasītās zināšanas.

Valsts pētījumu programmu attīstība Latvijā 2006. gadā sākās ar meža zinātnieku vienošanos rūpīgi izpētīt vienu no 6 saimnieciski nozīmīgajām koku sugām – baltalksni. Četrus gadus Latvijas Valsts mežzinātnes institūta “Silava”, Latvijas Valsts koksnes ķīmijas institūta un Latvijas Lauksaimniecības universitātes zinātnieku kolektīvi strādāja tematiski vienotu darbu ar mērķi izpētīt tieši šo koku sugu no tās audzēšanas perspektīvām līdz koksnes izmantošanai koksnes apstrādes un pārstādes rūpniecībā. 2010. gadā, cenšoties formulēt uzdevumu jaunajai 4 gadu pētījumu programmai “Vietējo resursu (zemes dziļu, meža, pārtikas un transporta) ilgtspējīga izmantošana – jauni produkti un tehnoloģijas” (NATRES), meža nozares pieprasījumu klāsts bija tik plašs un daudzpusīgs, ka vienojošu elementu jeb t.s. atslēgas

vārdu atrast bija tikpat kā neiespējami. Šī iemesla dēļ Latvijas Valsts mežzinātnes institūta “Silava” līdzdalība programmā tika veidota kā atsevišķu ilgāka termiņa – 4 gadu – pētījumu konsorcijs, kuru vienoja vispārīgs mērķis – radīt un piedāvāt meža nozarei jaunas mežsaimniecības tehnoloģijas un zināšanas. Ierobežota finansējuma dēļ projektā netika iekļauti ne tikai visi institūta pētījumu virzieni, bet arī ne visi meža nozares tolaik ieteiktie temati.

Monogrāfijas nosaukums “Četri mežzinātņu motīvi” izriet no iepriekš minētajiem apsvērumiem. Tie ir četru mežzinātnes tēmu risinājumi, kuri paviršam vērotājam var šķist savstarpēji nesaistīti. Tomēr ikviens temats organiski iekļaujas darbā, ko mēs ikdienā apzīmējam kā nenoplicinošu un ilglaicīgu meža resursu apsaimniekošanu. Latvijas meža koku koksnes resursi globālā mērogā nav lieli – tikai 647 miljoni m³, tomēr nacionālajā valstī tiem ir milzīga nozīme. Ar kokiem un krūmiem apaugušas zemes – meži, purvi, krūmāji, lauksaimniecībā izmantotas un neizmantotas zemes – kā arī meža infrastruktūras objekti, saskaņā ar Latvijas nacionālā meža monitoringa datiem, aizņem 57 % no Latvijas sauszemes teritorijas. Četri mežzinātņu motīvi gan runā par precīzākām metodēm meža koksnes resursu novērtēšanai un to attīstības prognozēšanai, gan piedāvā jaunu, netradicionālu bērza kokaudžu apsaimniekošanas paņēmieni saistībā ar dabisko koku sugu sukcesiju procesu un egļu mežu veidošanos hemiboreālo mežu zonā. Meža ģenētikas pētījumi devuši jaunas zināšanas un pieredzi meža selekcijas darbam, veidojot arvien vērtīgākus mežus nākošajos meža audzēšanas aprites periodos. Meža fitopatoloģijas pētījumi papildina esošo zināšanu klāstu par sakņu trapes radīto zaudējumu samazināšanas iespējām cilvēku apsaimniekotās meža ekosistēmās.

Viens no galvenajiem rādītājiem kokaudžu potenciālas ražības raksturošanai ir bonitāte (lat. *bonitas* – labums, vērtība). Vēsturiski par mežaudžu bonitātes rādītājiem ir izmantoti gan kokaudžu krāja, gan vidējais pieaugums, kā arī parametri, taču pašreiz lielākajā daļā valstu, kurās mežsaimniecība ir nozīmīga tautsaimniecības nozare, ražību nosaka pēc kokaudzes augstuma un vecuma. Latvijas mežsaimniecībā pašreiz vēl joprojām tiek izmantotas profesora M. Orlova 1931. gadā izveidotās bonitāšu skalas dižmežam un atvasājiem. Pēc šīs skalas

audzes tiek iedalītas 7 klasēs (5 pamatklasēs), kā arī izveidotas papildus klases: īpaši produktīvu audžu raksturošanai – I^a, bet mazražīgu audžu raksturošanai – V^a bonitāte. Šīs skalas ir veidotas pēc audžu vidējā augstuma. Tomēr jau samērā drīz pēc šādu bonitāšu sistēmas izveides tika konstatēts, ka tās neatspoguļo audžu augšanas gaitu. Vidējo koku augstumu ietekmē saimnieciskā darbība (piemēram, kopšanas circes), bez tam dažādos reģionos konstatētas atšķirīgas augšanas gaitas. Latvijā normālu audžu augšanas gaitas tabulas izstrādātas 1924. gadā un pēc tam papildinātas. Vēlāk Latvijā izveidotas bonitāšu skalas pēc virs-augstuma noteiktā bāzes vecumā, kas ir mazāk jutīgs pret saimnieciskās darbības ietekmi, priedei, eglei, bērzam, apsei un baltalksnim, balstot tās uz Latvijā iegūtiem koku mērījumu datiem. Tomēr, izvērtējot metodiskos principus, pēc kura veidotas pašreizējās virs-augstuma bonitāšu skalas, konstatēts, ka tās veidotas kā anamorfiskas – visos vecumos proporcionālas, lai arī jau to izveidošanas laikā bija zināms, ka augšanas gaita ir polimorfiska – ražīgākām (augstākas bonitātes) audzēm augstuma pieaugumi kulminē agrāk nekā mazāk ražīgām (zemākas bonitātes) audzēm. Tas varētu radīt neprecizitātes ilgtermiņa prognozēs, tādēļ Valsts pētījumu programmas NATRES ietvaros tika izvirzīts uzdevums izstrādāt jaunas priedes, egles, bērzu un apses bonitāšu skalas, kuras pēc iespējas novērstu augstāk minētās neprecizitātes. Projekta ietvaros dažādos Meža pētīšanas stacijas novados tika izvēlētas 35 katras pētāmās sugas (priede, egle, bērzs, apse) audzes, no kurām ikvienā ierīkoti 2 vismaz 500 m² lieli apļveida parauglaukumi. Kopā ierīkoti 280 parauglaukumi, tajos nozāģējot paraugkokus stumbra analīzes veikšanai.

Meža izcirtumi, kā arī lauksaimniecībā neapstrādātās platības parasti apmežojas ar mistraudzēm. Saglabājot jaunaudžu mistraudzes, bieži izveidojas bērzu audzes ar egles otro stāvu, kurā egļu krājas pieaugums ir niecīgs – ap 2 m³ha⁻¹ gadā. Šādas kokaudzes vērtējamas gan kā meža pašsaglabāšanās izpausme, gan kā mežkopju zaudējums savulaik neizdarīto kopšanas ciršu dēļ.

Saliktās bērzu audzēs ar egles otro stāvu kokaudzes kopkrāja parasti ir lielāka nekā bērzu tīraudzēs bez egles otrā stāva. Tomēr sugu konkurence var izraisīt bērza ražības samazināšanos par 15–25 %. Konkurences ietekme iespējama arī pretēja – bērza krāja un bērzu koksnes krājas

tekošais pieaugums var samazināt egles krājas tekošo pieaugumu. Eksperimentālos parauglaukumos novērtēta šo sugu konkurences mijiedarbība.

Bērzu tīraudzes ar egles otro stāvu ikvienā no astoņām akciju sabiedrības “Latvijas valsts meži” mežsaimniecībām aug ap 1000 nogabalos. Ko varam tajās labu izdarīt? Iepriekš pieredzi šādās audzēs aprakstījis Arvīds Zviedris monogrāfijās “Egle un egļu meži Latvijas PSR” (1960) un “Kopšanas cirtes Latvijas PSR mežos” (1961). Abās grāmatās autors pievērsis uzmanību tam, ka bērzu audzes ar egles otro stāvu nav iespējams pārveidot par egļu tīraudzēm, bērzu audzi izretinot kopšanas cirtēs. Augstražīgu egļu tīraudzi iespējams izveidot, tikai nocērtot visus bērzus. Secinājumi apvieno zinātnieku novērojumus, taču iepriekšējos gadu desmitos pētījumi šinī aspektā nav veikti.

Aktivizējot ūdens plūsmu pārmitros nemeliorētos mežos, bērzs strauji ieviešas kokaudzes sastāvā. Bērza kā izcila ūdens transpirētāja klātbūtne skuju koku audzēs ir meža izdzīvošanas priekšnoteikums. Tāpēc bērzu izciršana kopšanas cirtēs nemeliorētajos pārmitros mežos, veidojot skuju koku tīraudzes, nav lietderīga. Līdz ar meliorācijas grāvju izrakšanu un ūdens plūsmas aktivizēšanu radikāli uzlabojas arī augsnes aerācija, un sākas krass skuju koku augšanas gaitas kāpinājums. Optimizējoties augsnes aerācijai, mainās arī kokaudzes struktūra. Visbiežāk tas izpaužas kā egles agresīva ieviešanās kokaudzes sastāvā. Bērza piemistrojums tagad ir kļuvis par traucēkli skuju koku ražīgai augšanai.

Bērza tīraudzes ar egles otro stāvu nereti tiek novērtētas kā kokaudžu konflikta situācija, kas ar krājas kopšanas cirtēm nav risināma. Mežkopim tomēr saglabājas iespēja kokaudzi rekonstruēt, izcērtot bērzus un izveidojot augstvērtīgu egļu tīraudzi. Savdabīgā un mazizzinātā auglīgo mežu mežaudzes tipa – bērzu audze ar egles otro stāvu – papildus izpēti rosināja Latvijas finiera ražotāju bažas par izejmateriālu trūkumu tuvākajā nākotnē. Par piemērotu izejmateriālu finiera rūpniecībā tiek uzskatīti bērza stumbri ar caurmēru, kas lielāks par 16 cm.

Pētījuma mērķis ir izzināt dabas likumsakarības, lai tās izmantotu, izveidojot teorētisko pamatu mežkopības metodei, saliktajās bērzu audzēs ar egles II stāvu iegūstot bērza sortimentus un izveidojot ražīgas egļu tīraudzes. Darba uzdevums paredzēja izstrādāt matemātisko modeli, lai varētu prognozēt egles tīraudzes krāju pēc divdesmit gadiem.

Kokaudzes parametru savstarpējo attiecību analizē izmantoti Meža valsts reģistrā iekļauto nogabalu aprakstu dati par saliktajām bērzu kokaudzēm, kuru vidējais krūšaugstuma caurmērs ir lielāks par 16 cm. Informācija apkopota par četriem Latvijas reģioniem, kuri teritoriāli atbilst akciju sabiedrības “Latvijas valsts meži” Ziemeļlatgales, Dienvidkurzemes, Rietumvidzemes un Vidusdaugavas mežsaimniecībām, kā arī valsts zinātniskās izpētes mežu novadiem. Prognozes izstrādāšanai izmantoti kokaudzes parametri, kuri ievākti programmas ietvaros ierīkotajos 60 pastāvīgajos parauglaukumos.

Meža koku selekcija un fenotipiskā izvērtēšana ir ļoti laikietilpīgi procesi. Izmantojot DNS marķierus, šo darbu var paātrināt un precizēt. Sēkļu plantāciju genotipēšana ir nepieciešama, lai noskaidrotu un apstiprinātu plantācijas shēmas, sertificētu sēkļu plantācijas, kā arī nodrošinātu, ka ģenētiskā daudzveidība selekcijas programmu ietvaros atjaunotās mežaudzēs ir līdzīga dabiski (koku pašsējas rezultātā) atjaunotu mežaudžu daudzveidībai. Plantāciju klonu identificēšana un rametu identitātes noskaidrošana ir būtiska krustošanas darbu plānošanai.

Ģenētisko resursu izpētē DNS marķierus var izmantot, lai noskaidrotu dabiskās audzes izcelsmi un ģenētisko struktūru, kā arī, lai identificētu starpsugu hibrīdus. Ar DNS marķieru palīdzību var pārbaudīt, vai ģenētiskā daudzveidība kokos un mežaudzē, kuri ir atzīti kā ģenētiskie resursi, ir līdzīga tai, kas atrodama citās Latvijas mežaudzēs.

Pētījuma mērķis ir aprakstīt un izpētīt Latvijas meža ģenētiskos resursus, tai skaitā, meža selekcijas programmas materiālus, izmantojot DNS marķierus. Tas nodrošinās esošo plantāciju plānu apstiprināšanu, kā arī ģenētiskos resursos iekļautā materiāla atbilstību kopējai Latvijas mežaudžu ģenētiskai daudzveidībai. Iegūtā informācija tiks ievietota vienotā datu bāzē, lai nodrošinātu informācijas pieejamību arī nākotnē. Šī iemesla dēļ mūsu darbā tika plānots aprakstīt sēkļu plantāciju klonus un citus meža ģenētiskos resursus ar DNS marķieriem, nodrošinot nepieciešamo informāciju augstvērtīgu ģenētisko etalonu izdalīšanai. Tika plānota pluskoku pēcnācēju ģimenes struktūras noteikšana ar DNS marķieriem, noskaidrojot ģimenes selekcijas vērtību, kā arī vienotas Latvijas meža koku ģenētiskās datubāzes izveide, apkopojot iegūto informāciju.

Latvijā egļu audzēs vidēji 23 % koku ir trupējuši un trupi pamatā izraisa sakņu piepe *Heterobasidion annosum* s.l. Sēnes micēlijs egles stumbrā izplatās līdz pat 10 metru augstumam, kādēļ sakņu trupe rada ievērojamus ekonomiskos zaudējumus, kas Latvijā sastāda 800–4790 eiro ha⁻¹. Sakņu piepe izplatās ar sporām, mežizstrādes laikā inficējot svaigus celmus, un ar micēliju, sakņu kontaktu vietās saskaroties veselo un ar sakņu piepi inficēto koku saknēm. Lai ierobežotu sakņu piepes izplatību stipri inficētās platībās, skuju koku vietā ieteicams stādīt lapu kokus (Latvijā līdz šim *H. annosum* nav atrasts analizētajos baltalkšņu un melnalkšņu koksnes paraugos) vai arī veikt šādu platību atcelmošanu. Izstrādājot skujkoku celmus, ne tikai tiek samazināts inficēto sakņu daudzums augsnē, bet arī iegūta papildus koksne bioenerģijai.

Viens no efektīvākajiem paņēmieniem sakņu piepes izplatības ierobežošanā infekcijas neskartās audzēs ir svaigu celmu apstrāde ar bioloģiskajiem preparātiem, kas satur lielās pergamentsēnes *Phlebiopsis gigantea* (Fr.) Jül. sporas. Ja *P. gigantea* sporas pirmās nonāk uz celma, tad tiek samazināta *H. annosum* sporu infekcija, jo gan sakņu piepe, gan lielā pergamentsēne primāri kolonizē svaigu koksni un savā starpā “cīnās” par substrātu. Latvijā kopš 2008. gada starpcirtēs tiek lietots Somijā ražotais bioloģiskais preparāts „Rotstop”. Preparāta sastāvā ir no viena *P. gigantea* izolāta (ģenētiski atšķirīga lielās pergamentsēnes micēlija kultūra) iegūtas sporas. Ilgtermiņā preparāta „Rotstop”, respektīvi, viena sēnes izolāta izmantošana, var ietekmēt *P. gigantea* vietējās populācijas, kā arī citu sēņu bioloģisko daudzveidību.

Latvijas Valsts mežzinātnes institūts “Silava” kopš 2005. gada veic pētījumus, lai izdalītu ar *H. annosum* konkurētspējīgus *P. gigantea* Latvijas izolātus, kurus perspektīvā varētu izmantot celmu apstrādei skujkoku audzēs. Šī darba ietvaros bija plānots ievākt *P. gigantea* izolātus no egles un priedes koksnes, laboratorijas apstākļos novērtēt *P. gigantea* izolātu sporu produkciju, analizēt ievākto izolātu augšanas ātrumu egles koksne, salīdzinājumā ar preparāta „Rotstop” sastāvā esošo izolātu, pārbaudīt izolātu efektivitāti lauka eksperimentā pret *H. annosum* bazīdijsporu infekciju, novērtēt izolātu maisījuma (suspensijas, kas sastāv no dažādiem *P. gigantea* izolātiem) efektivitāti pret *H. annosum* infekciju, salīdzinājumā ar atsevišķu izolātu efektivitāti.

Monogrāfijā apkopoti četrus Valsts pētījumu programmas NATRES tēmu vadītāju oriģinālraksti par četrus gadu pētījumu rezultātiem. Mēs ceram, ka tie noderēs ikvienam mežsaimniecības speciālistam savu zināšanu papildināšanai un profesionālās pārliecības nostiprināšanai. Autoru kolektīvs ir pateicīgs Izglītības un Zinātnes ministrijai un Zemkopības ministrijai par iespēju veikt šos ilgtermiņa pētījumus. Īpašs paldies Meža pētīšanas stacijas un akciju sabiedrības “Latvijas valsts meži” vadībai par vispārējo atbalstu, kā arī ikvienam to darbiniekam, kurš personīgi palīdzēja un piedalījās pētījumu objektu izvēlē un izveidē.

*Jurģis Jansons,
mežzinātņu doktors,
valsts pētījumu programmas “NATRES” projekta
“Inovatīvu meža audzēšanas tehnoloģiju izstrāde mežsaimnieciskās
ražošanas produktivitātes un mežsaimniecības
konkurētspējas palielināšanai” koordinators.*

LATVIJAS MEŽSAIMNIECISKI NOZĪMĪGĀKO KOKU SUGU PILNVEIDOTĀS BONITĀŠU SKALAS

JĀNIS DONIS

Latvijas Valsts mežzinātnes institūts „Silava”

IEVADS

VISPĀRĒJĀS PROBLĒMAS PAMATNOSTĀDNES

Adekvātas augšanas gaitas prognozes ir būtiskas mežsaimniecības seku prognozēšanai un lēmumu pieņemšanai. Apsaimniekojot mežu, nereti ir nepieciešams prognozēt, kāda ir sagaidāmā jeb potenciāli iespējamā mežaudzes ražība. Augšanas gaitas modelēšanā tiek pieņemts, ka atbilstošās koku sugas augšanu nosaka koku vecums (vai vecuma sadalījums dažādvecuma audzēs), vietas dabiskā auglība, pakāpe, kādā koki šo dabisko auglību ir pagātnē izmantojuši vai spēj izmantot tagad, kā arī mežsaimniecisko pasākumu (kopšanas cirtes, mēslošana, veģetācijas kontrole u.c.) ietekme (Clutter *et al.*, 1983). Vieta mežsaimniecības pētījumu izpratnē tiek izmantota duālā nozīmē: 1) ar ģeogrāfiska novietojuma jēgu; 2) ar vides apstākļu (klimatisko, edafisko (augšnes) un biotisko) kopumu, kas eksistē attiecīgajā teritorijā, jēgu.

No mežsaimniecības kā tautsaimniecības nozares viedokļa vietas kvalitāti var izteikt kā atbilstošās koku sugas koksnes ražošanas potenciālu konkrētajā vietā. Lai arī vieta ir relatīvi konstatā, tomēr tās kvalitātei ir jēgpilns novērtējums, tikai ņemot vērā koku sugu. Piemēram, vieta var būt izcili auglīga eglei, taču tajā pašā laikā ne visai piemērota priedes audzēšanai. Vietas kvalitātes novērtējums no mežsaimnieciskā viedokļa ir svarīgs, jo gan produktu apjoms, gan arī vērtība dažādos vecumos lielā mērā ir atkarīgi no vietas kvalitātes un audzes biežības. Investīcijas, kas ekonomiski ir pamatotas labos augšanas apstākļos, var būt nepamatotas sliktos augšanas apstākļos.

Vietas kvalitātes novērtējumam tiek izmantotas virkne dažādu metožu

(Clutter *et al.*, 1983):

Tiešās metodes:

Novērtējums no vēsturiskiem ražas datiem.

Novērtējums, balstot uz audzes krājas datiem.

Novērtējums, balstot uz audzes augstuma datiem.

Netiešās metodes:

Balstot uz audzes I (augstākā) stāva starpsugu attiecībām.

Balstot uz zemāko stāvu veģetācijas raksturu.

Balstot uz topogrāfiskajiem, klimatiskajiem un edafiskajiem (augšnes) faktoriem.

Tiešās novērtēšanas metodes tiek balstītas uz tagad vai pagātnē augušu atbilstošās koku sugas koku datiem, savukārt, ja tādu nav, tad izmantojamas netiešās metodes (Clutter *et al.*, 1983). Izmantojot vēsturiskos ražības vai krājas datus vietas kvalitātes novērtējumā, jāņem vērā, ka iepriekšējās audzes, pat ja to veido tā pati koku suga, augšanas gaita var atšķirties, gan tādēļ, ka tai ir bijusi, piemēram, atšķirīga apsaimniekošana – sākotnējais biežums, kopšanas režīms utt., gan atšķirīga izcelsme. Izmantojot koku augstumu kā vietas kvalitātes rādītāju, tas tiek balstīts uz konstatēto pozitīvo korelāciju starp mežaudzes krājas ražošanas potenciālu un augšanu augstumā.

Vācu mežkopības skola kā vienu no galvenajiem rādītājiem kokaudžu potenciālas ražības raksturošanai lieto bonitāti (lat. *bonitas* – labums, vērtība). Vēsturiski par mežaudžu bonitātes rādītājiem ir izmantota gan kokaudžu krāja, gan vidējais pieaugums u.c. parametri (Sarma, 1948; Clutter *et al.*, 1983), taču pašreiz lielākajā daļā valstu, kurās mežsaimniecība ir nozīmīga tautsaimniecības nozare, ražību nosaka pēc kokaudzes augstuma un vecuma (Skudra, 1990), attiecīgi to dēvējot par vietas indeksu (*site index*) angļiski runājošās valstīs vai bonitāti – zemēs, kur mežsaimniecība balstīta uz vācu mežkopības skolu.

Atgriežoties pie vietas jēdziena, jānorāda, ka Latvijā tradicionāli mežsaimniecības pamatvienība ir mežaudze (vai no normatīvā viedokļa – nogabals). Jau kopš 20.gs. sākuma mežzinātnieku vidū ir bijuši atšķirīgi viedokļi, kas ir svarīgāks rādītājs meža apsaimniekošanas plānošanai – meža tips vai bonitāte. Lai arī mežzinātnes autoritāšu vidū (Bušs, 1978; Zālītis, 2006) viennozīmīgi pausts atbalsts meža tipa izmantošanai saimnieciskās darbības seku prognozēšanai, tomēr mūsu pētījumi norāda, ka pat relatīvas stabilizācijas stadijā (pieaugušas audzes –

priedei vecums 101< gadu, eglei 81<, bērzam 71<, apsei 41<), viena meža tipa ietvaros iespējama pat 2 un vairāk bonitāšu atšķirība (1. tabula). Viena standartnovirze nozīmē 68,3 % rezultātu (standartizētā normālsadalījumā) izkliedi, kas centrēti ap vidējo vērtību. Piemēram, damaksnī pieaugušu priežu audžu vidējā bonitāte ir 1,44, bet 95 % varbūtību to vērtība var būt starp 2,9 un 0,1.

Pašreizējās pieejas gadījumā, kad mežsaimniecisko darbu plānošana, piemēram, sugu izvēle meža atjaunošanā vai saglabājamo sugu izvēli kopšanas cirtēs, nosaka atbilstoši meža tipam, šādas bonitāšu skalu neatbilstības nav tik svarīgas, lai arī bonitāte ir rādītājs, kas reglamentē galvenās cirtes vecumu un caurmēru. Tomēr, modelējot audžu attīstību ilgtermiņā un izmantojot neatbilstošas bonitāšu skalas var rasties ievērojamas sistemātiskas kļūdas. B. Zeide (Zeide, 1978) gan norādījis, ka nav iespējams prognozēt meža elementa augšanu augstumā, zinot tā augstumu tikai vienā vecumā. Lai prognozētu augstuma pieaugumu, nepieciešams zināt augstumus vismaz divos vecumos, kas atšķirīgi no 0, un ne vairāk kā divos. Taču nav paskaidrots, kādos vecumos šie augstumi būtu mērāmi. Savukārt Zagrejevs (Zagrejev, 1978) uzskata, ka audzes augšanu par prognozēt, zinot augstumu 3 bāzes vecumos: skujkokiem un cietajiem lapu kokiem – 50, 100 un 150 gados, mīkstajiem lapu kokiem – 20, 50 un 80 gados.

Meža tipoloģijas jautājumi jau apskatīti virknē publikāciju (Bušs, 1981; Zālītis, Jansons, 2013) tādēļ tie šajā rakstā netiek analizēti. Tā kā šī raksta autors uzskata, ka saimniecisko lēmumu pieņemšanā jāņem vērā gan meža tips, gan bonitāte, turpmāk aprakstīti aspekti, kas saistīti ar bonitātes noteikšanu.

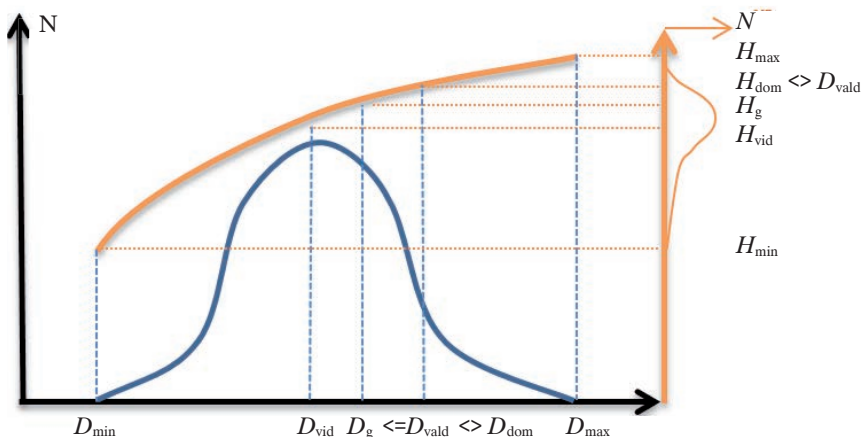
BONITĒŠANĀ IZMANTOJAMIE AUDŽU PARAMETRI

Mežsaimniecībā tiek lietoti termini, kuru viennozīmīga interpretācija ir būtiska, lai diskusijās nerastos lieki pārpratumi. Tādēļ zemāk dots šajā rakstā lietotās terminoloģijas izklāsts (N.B! Tie var atšķirties no normatīvajos aktos noteiktajiem terminiem).

1. attēlā atspoguļotas sakarības starp koku caurmēra un augstumu sadalījumu meža elementa ietvaros, jo bonitāšu modelēšanā tiek izmantoti dažādi augstumi – vidējais, virsaugstums, kā arī atšķirīgi vecumi – bioloģiskais vecums vai krūšaugstuma vecums.

1. tabula. MSI dati –valdošā suga, nozīmīgākie meža tipi, bonitāte, vecumklases

Suga	Audzes vecums	Rādītājs	MT											Kopā	
			Sl	Mr	Ln	Dm	Vr	Mrs	Dms	Vrs	Pv	Nd	Db		
Priede	21-40	Aritm. vid.	2,18	1,85	1,11	0,12		2,37			4,12			2,17	
		Standartnovirze	0,63	1,14	0,76	0,79		0,80			1,12			1,69	
	41-60	Aritm. vid.	3,33	1,51	0,48	0,12		2,10	0,98		4,70	2,75		1,68	
		Standartnovirze	1,17	0,88	0,72	0,84		1,12	0,79		1,09	0,75		1,85	
	61-80	Aritm. vid.	3,13	2,14	1,13	0,54		2,16	1,22		4,96	3,47		2,04	
		Standartnovirze	0,89	0,89	0,79	0,64		0,73	0,71		1,04	1,05		1,75	
	81-100	Aritm. vid.	3,54	2,31	1,68	1,00		2,98	2,18		5,50	4,13		2,35	
		Standartnovirze	0,69	0,61	0,55	0,70		0,54	1,05		0,93	0,97		1,70	
	101-120	Aritm. vid.	4,08	2,54	2,19	1,44		3,36	2,62		6,07	3,40		2,65	
		Standartnovirze	0,63	0,65	0,70	0,76		1,03	0,67		0,85	0,71		1,61	
121-200	Aritm. vid.		3,17	2,25	1,48		3,86	2,78		6,09	4,83		3,06		
	Standartnovirze		0,76	0,83	0,67		0,76	1,05		1,06	1,29		1,70		
Egle	21-40	Aritm. vid.				0,75	0,27		1,74	0,25				0,64	
		Standartnovirze				1,14	1,67		1,63	2,15				1,63	
	41-60	Aritm. vid.				0,60	0,55		1,77	0,55				0,84	
		Standartnovirze				1,18	1,27		1,26	1,28				1,37	
	61-80	Aritm. vid.				0,72	0,96		1,67	1,75				1,04	
		Standartnovirze				1,18	0,91		0,57	0,80				1,00	
	81-100	Aritm. vid.				1,58	0,61							1,46	
		Standartnovirze				0,94	0,81							1,23	
	101-180	Aritm. vid.				1,59	1,47							1,97	
		Standartnovirze				0,76	1,11							1,10	
Bērzs	21-40	Aritm. vid.				0,41	-0,65		0,38	0,12		2,75	1,46	0,52	
		Standartnovirze				1,55	1,47		1,54	1,25		1,35	1,56	1,80	
	41-60	Aritm. vid.				-0,08	-0,27		1,27	1,09		2,50	1,88	0,51	
		Standartnovirze				1,40	1,16		1,48	1,07		0,82	1,05	1,56	
	61-80	Aritm. vid.				0,10	0,13		0,94	1,69		2,87	2,30	0,60	
		Standartnovirze				1,02	0,90		1,07	0,69		0,94	1,13	1,24	
	81-120	Aritm. vid.				0,86	0,26						2,42	1,06	
		Standartnovirze				0,67	0,39						0,58	1,23	
	Apse	21-40	Aritm. vid.					-2,10							-1,82
			Standartnovirze					1,29							1,38
41-60		Aritm. vid.				-1,15	-1,16							-1,08	
		Standartnovirze				1,21	1,15							1,11	
61-120		Aritm. vid.				-0,13	-0,82							-0,53	
		Standartnovirze				0,73	0,74							0,90	



1. attēls. Vienkāršots meža elementa dažādu caurmēru un augstumu attiecību atspoguļojums.

Apzīmējumi: D_{vid} – vidējais aritmētiskais caurmērs; D_g – vidējais kvadrātiskais caurmērs, D_{vald} – valdaudzes koku vidējais kvadrātiskais caurmērs, D_{dom} – dominējošo koku (100 resnāko koku) vidējais caurmērs, H_{vid} , H_g , H_{vald} , H_{dom} – atbilstošo koku augstumi pēc augstumlīknes.

Vispārējie termini un definīcijas

Koks – daudzgadīgs augs, kas parasti veido vienu pārkoksnējušos stumbru un skaidri noteiktu vainagu. Koks sastāv no virszemes daļas un pazemes daļas.

Koka virszemes un pazemes daļa tiek dalīta pēc augsnes/grunts virskārtas līnijas. Koka virszemes daļu veido stumbrs, laterālā daļa (zari) un lapotne. Koka pazemes daļu veido celma pazemes daļa, saknes un sīksaknes.

Stumbrs (angļu val. *stem*) – koka galvenā dzinuma virszemes daļa ar apikālo dominanci. Stumbrs tiek iedalīts: celma daļa (*stump*), stumbra vidusdaļa (*bole*), galotnes daļa (*stem top*).

Miza – koka stumbra un laterālās daļas, kā arī pazemes daļas audi, kas atrodas starp ksilēmu (koksni) un fellēmas (korķa kārtā) epidermu.

Kokaudze (audze) ir mežaudzes koku kopa.

Kokaudzes veids – vienkārša vai salikta:

>> vienkārša audze – audze, kuras koki izvietoti vienā stāvā (augstuma atšķirība no vidējā nepārsniedz 20 %);

>> salikta audze – audze, kuras koki izvietoti divos vai vairāk stāvos.

Valdošā koku suga – koku suga, kurai mežaudzes I stāvā ir vislielākā koksnes krāja.

Valdaudze – mežaudzes koki ar lielāko koksnes krāju, kuru augstums neatšķiras vairāk par 10 procentiem no to vidējā augstuma.

Mežaudze – mežs ar viendabīgiem meža augšanas apstākļiem, līdzīgu koku sugu sastāvu un vecumu struktūru, kas atšķiras no blakus esoša meža platībām.

Meža elements – vienādos augšanas apstākļos augšanā un attīstībā savstarpēji mijiedarbojušos vienas sugas, vienas paaudzes, vienādas izcelsmes un vienlīdz attīstītu koku kopums. Pie vienas paaudzes pieskaita kokus, kuru vecums atšķiras ne vairāk kā par 2 vecumklasēm.

Kokaudzes biežība – faktiskā koku skaita attiecība pret normālo koku skaitu vai faktiskā šķērslaukuma attiecība pret normālo šķērslaukumu.

Kokaudzes biežums – koku skaits uz ha.

Normālas biežības audze – tāda audze, kuras šķērslaukums ir vienāds ar normālo šķērslaukumu.

Šķērslaukums – viena hektāra platībā augošo koku stumbru šķērslaukumu summa (kvadrātmetros) 1,3 m augstumā no sakņu kakla.

Bonitāte – iedalījuma vienība mežaudzes ražīguma raksturošanai, ko nosaka pēc koku augstuma noteiktā vecumā.

Virsaugstuma bonitāte – iedalījuma vienība mežaudzes ražīguma raksturošanai, ko nosaka pēc I stāva valdošās koku sugas virsaugstuma noteiktā vecumā.

Mežaudzes stāvs – koku kopa, kuras augstumu atšķirības no koku vidējā augstuma nepārsniedz 20 %. Meža nogabalu inventarizācijā otro stāvu izdala, ja tā koku vidējais augstums ir vismaz par 21 % mazāks nekā pirmā stāva koku vidējais augstums, bet nav mazāks par sešiem metriem.

Koku klasifikācija **Krafta klasēs** (Kraft, 1884 citēts pēc Skudra, Dreimanis, 1993):

I klase – virsvaldkoki – audzes garākie un resnākie koki, kam ir labi attīstīts vainags un kuru galotnes paceļas virs kopējā vainagu klāja;

II klase – valdkoki – veido galveno audzes vainaga klāju, to stumbriem ir nedaudz mazākas dimensijas nekā I klases kokiem;

III klase – līdzvaldkoki – koku vainagi relatīvi vājāk attīstīti, šaurāki, iespiesti starp I un II klases koku vainagiem un atrodas kopējā vainagu klāja apakšējā daļā;

IV klase – nomāktie koki – vainagi ir īsāki un šaurāki nekā III klases kokiem. Ar galotnēm tie iesniedzas galvenā vainagu klāja apakšējā daļā. Koki pēc izmēriem ievērojami atpaliek no I–III klases kokiem. Kokus iedala 2 apakšklasēs: IVa apakšklase – koki ar šauriem, bet vienmērīgi veidotiem vainagiem un brīvu logu audzes vainaga klājā; IVb apakšklase – koki, kam vienpusīgs vainags vai kas atrodas zem audzes vainagu klāja un kuriem vainaga apakšējā daļa ir stipri noēnota vai atmirusi;

V klase – stipri nomāktie koki – atrodas zem valdošā audzes vainagu klāja. Va klasē ieskaita kokus ar nelielu atmirstošu vainagu, bet Vb klasē – īpatņus, kam vainagi atmiruši.

Audzes (meža elementa) krūšaugstuma caurmēra definīcijas

d – atsevišķa koka caurmērs 1,3 virs sakņu kakla (bāzes punkta).

D_g – vidējais kvadrātiskais caurmērs (vidējam šķērslaukumam atbilstoša koka caurmērs), kur vidējais šķērslaukums

$$\overline{(g)} = \frac{\sum g}{n} = \frac{G}{N}.$$

D_{vald} – valdaudzes koku vidējais kvadrātiskais caurmērs.

D_{dom} – kokaudzes I stāva valdošās koku sugas 100 resnāko koku uz ha koku vidējais kvadrātiskais caurmērs.

Audzes (meža elementa) vai to daļu augstuma definīcijas

H_g – I stāva valdošās koku sugas vidējā kvadrātiskā caurmēra kokam atbilstošs augstums.

H_{vald} – valdaudzes vidējā kvadrātiskā caurmēra kokam atbilstošs augstums.

H_{dom} – virsaugstums, kas aprēķināts kā 100 resnāko koku ha^{-1} vidējā kvadrātiskā caurmēra kokam atbilstošs augstums.

Audzes (meža elementa) vecuma definīcijas

A – **bioloģiskais jeb hronoloģiskais vecums** – laiks no sēklas dīgšanas vai atvašu pumpura saplaukšanas.

$A_{1,3}$ – **krūšaugstuma vecums** – laiks no brīža, kad tika sasniegts augstums 1,3 m virs sakņu kakla vai augsnes virsmas.

LATVIJAS MEŽSAIMNIECĪBĀ IZMANTOTĀS BONITĀŠU SKALAS

Pirmās bonitāšu skalas (augšanas gaitas tabulas), kas izmantotas Latvijā, veidotas jau deviņpadsmitā gadsimta vidū (Vargas de Bedemar, 1850). Latvijas mežsaimniecībā pašreiz vēl joprojām tiek izmantotas profesora M. Orlova 1911. gadā izveidotās un 1931. gadā precizētās bonitāšu skalas dižmežam un atvasājiem (Sarma, 1948; Матузанис, 1988). Pēc šīs skalas audzes tiek iedalītas 7 klasēs – 5 pamatklasēs un īpaši produktīvu audžu raksturošanai izveidotas papildus klases – I^a, bet mazražīgu audžu raksturošanai – V^a bonitāte. Šīs skalas ir veidotas pēc audžu vidējā augstuma konkrētajā vecumā. Tomēr jau samērā drīz pēc šīs bonitāšu sistēmas izveides tika konstatēts, ka tās neatspoguļo audžu augšanas gaitu. Tjurins konstatējis, ka dižmeža audzēm vispārējā bonitēšanas skala ir mazāk piemērota nekā atbilstošā tabula atvasājiem, jo eglei jaunībā ir lēnāka augstuma attīstība nekā saulmiļu sugām (Sarma, 1948). Uz Orlova bonitāšu neatbilstību augšanas gaitai norāda arī citi autori (Zeide, 1978; Matuzānis, 1983; Bisenieks, 2002). Bez tam vidējo koku augstumu ietekmē saimnieciskā darbība (piem., kopšanas cirtes), kā arī dažādos reģionos konstatētas atšķirīgas augšanas gaitas (Антанайтис, Зарпеев, 1981). Latvijā normālu audžu augšanas gaitas tabulas izstrādātas 1924. gadā, pārstrādājot Prūsijas un Krievijas ražas tabulas (Ozols, 1926) un pēc tam 1947. gadā papildinājuši P. Sarma un R. Princis (Sacenieks, Matuzānis, 1964). Orlova un 1924. g. tabulas ir apmēģinājis (izveidojis vienādojumus, kas apraksta tabulās dotās sakarības) J. Bisenieks (Матузанис, 1988). Tomēr arī A. Zviedris jau pagājušā gadsimta 30 gados norāda uz „vietējo” bonitāšu klašu neatbilstību koku augšanas gaitai egļu audzēs (Zviedris, 1934). Līdzīga neatbilstība, aprēķinot bonitāti meža tipa ietvaros vienai sugai, redzama arī citām sugām 1. tabulā. Piem., damaksnī priede pēc vidējā augstuma atbilst I^a bonitātei, bet pieaugušas audzes I,5 bonitātei. Virknē publikāciju norādīts, ka augstuma gaitas modelēšanai piemērotāki ir vienādojumi, kas balstīti uz virsaugstumu (Matuzānis, 1983; von Gadow, Hui, 1999; Skovsgaard, Vanclay, 2008). Arī Latvijā izveidotas bonitāšu skalas pēc virsaugstuma noteiktā bāzes vecumā, kas ir mazāk jutīgs pret saimnieciskās darbības ietekmi (Матузанис, 1988), priedei (Matuzānis, Tauriņš, 1973; Ģērķis, 1976), eglei (Matuzānis, Tauriņš, 1970,

Bisenieks, 1974), bērzam (Tauriņš, 1968), apsei T. Rubenis (Rubenis, 1979) un baltalksnim (Bisenieks, 2009). Visas šīs skalas (tabulas, vienādojumi) balstīti uz Latvijā iegūtiem koku mērījumu datiem. Tomēr, izvērtējot metodiskos principus, pēc kura veidotas pašreizējās virsaugstuma bonitāšu skalas, konstatēts, ka tās veidotas kā anamorfiskas, proti, visos vecumos proporcionālas, lai arī jau to izveidošanas laikā bija zināms, ka augšanas gaita ir polimorfiska – ražīgākām (augstākas bonitātes) audzēm augstuma pieaugumi kulminē agrāk nekā mazāk ražīgām (zemākas bonitātes) audzēm. Šāds pieņēmums (anamorfisms) varētu radīt neprecizitātes ilgtermiņa prognozēs.

Latvijas mežus veido tikai nedaudzas koku sugas – priede, egle, bērzs, apse, melnalksnis un baltalksnis, retāk sastopami cietie lapu koki – ozoli, oši, kļavas, gobas vīksnas, kā arī citas mīksto lapu koku sugas – liepa, skābardis. Par saimnieciski nozīmīgākajām Latvijas koku sugām uzskata priedi, egli, bērzu un apsi, tādēļ Valsts pētījumu programmas NATRES ietvaros tika izvirzīts uzdevums izstrādāt jaunas šo sugu bonitāšu skalas, kuras novērstu augstāk minētās neprecizitātes. Proti, izstrādājamajam virsaugstuma augšanas gaitas modelim jāatbilst sekojošām prasībām:

- vienādojums ir polimorfisks (augstuma atšķirības starp virsaugstuma bonitātēm nav proporcionālas);
- vienādojumam ir sigmoidiāla augšanas gaita ar pārlikuma punktu;
- vienādojumam ir horizontālā asimptota lielā vecumā;
- vienādojums paredz, ka koka augstums krūšaugstuma vecumā 0 gadi ir 1,3 metri;
- vienādojums nav atkarīgs no koka bāzes vecuma.

Augstuma augšanas gaitas aprakstīšanai iespējams izmantot gan divas un vairākkārt pārmērītus parauglaukumus, gan vienreiz uzmērītus parauglaukumus, tomēr, kā vienas no precīzākajām un mazāk laikietilpīgām augšanas gaitas aproksimācijas metodēm tiek uzskatītas metodes, kas balstītas uz stumbra analīžu rezultātiem.

MATERIĀLS UN METODIKA

OBJEKTU ATLASE UN RAKSTUROJUMS

Projekta ietvaros dažādos Meža pētīšanas stacijas novados izvēlētas 35 katras pētāmās sugas (priede, egle, bērzs, apse) audzes. Izvirzīti sekojoši objektu atlases kritēriji atbilstoši Meža valsts reģistra datu bāzes klasifikācijai:

- audzē valdošā koku suga ir priede, egle, bērzs vai apse ar vismaz 7 sastāva vienībām;
- audzes I stāvs ir vienvecuma;
- audzes biežība vismaz 0,7;
- audzes vecums 55–70 gadi vai 105 gadi un vecākas;
- audze atbilst sausieņu, slapjaiņu vai purvaiņu augšanas apstākļu tipam;
- audzes platība ir vismaz 0,5 ha;
- audzē pēdējo 10 gadu laikā nav veikta saimnieciskā darbība.

Ikvienā no atbilstošajām audzēm, lai raksturotu izvēlēto paraugkoku augšanas apstākļus, ierīkoti 2 vismaz 500 m² lieli apļveida parauglaukumi. Izņēmums ir apse, kurai parauglaukumi ierīkoti 28 audzēs, bet atsevišķas audzēs iekārtoti 3 parauglaukumi. Kopā ierīkoti 280 parauglaukumi (skat. 2.–5. tabulas).

Lai papildinātu datu apjomu, izmantoti LVMI Silava zinātniskā arhīva stumbra analīžu dati par I un II Krafta klases 200 priedēm, 172 eglēm un 173 bērziem.

2. tabula. Priežu paraugkoku sadalījums pa augstuma grupām, vecuma grupām

Koka augstums	Krūšaugstuma vecums								Kopā
	41-50	51-60	61-70	71-80	81-100	101-120	121-140	141-160	
15,1-18,0						1	3	1	5
18,1-21,0							3	2	5
21,1-24,0		3	1	1	1		2		8
24,1-27,0	1	12	1				1		15
27,1-30,0		6	4	1	1	1	2	1	16
30,1-33,0			4		1	10	1	1	17
33,1-38,0						2	2		4
Kopā	1	21	10	2	3	14	14	5	70

3. tabula. Egļu paraugkoku sadalījums pa augstuma grupām, vecuma grupām

Koka augstums	Krūšaugstuma vecums								Kopā
	41-50	51-60	61-70	71-80	81-100	101-120	121-140	141-160	
15,1-18,0		2							2
18,1-21,0	2								2
21,1-24,0		2		1					3
24,1-27,0	2	12	4	1					19
27,1-30,0		8	9			2	1	1	21
30,1-33,0		11	4	1	3		3		22
33,1-38,0		1							1
Kopā	4	36	17	3	3	2	4	1	70

4. tabula. Bērzu paraugkoku sadalījums pa augstuma grupām, vecuma grupām

Koka augstums	Krūšaugstuma vecums				Kopā
	41-50	51-60	61-70	71-80	
15,1-18,0		1			1
18,1-21,0		5			5
21,1-24,0		2	4	1	7
24,1-27,0	1		9		10
27,1-30,0	2	6	7	1	16
30,1-33,0		10	15	2	27
33,1-38,0		3	1		4
Kopā	3	27	36	4	70

5. tabula. Apšu paraugkoku sadalījums pa augstuma grupām, vecuma grupām

Koka augstums	Krūšaugstuma vecums					Kopā
	31-40	41-50	51-60	61-70	71-80	
21,1-24,0	8					8
24,1-27,0	5	6				11
27,1-30,0		8	3	1		12
30,1-33,0		1	10	7	4	22
33,1-38,0			5	8	4	17
Kopā	13	15	18	16	8	70

LAUKU DARBU METODIKA

Paraugkoku izvēle

Katrā objektā izvēlēti divi paraugkoki, kas auguši salīdzinoši viendabīgos augšanas apstākļos un kuri atbilst sekojošiem kritērijiem:

- paraugkoks ir virsvaldu vai valdaudzes koks (I vai II Krafsta klase);
- koks nav vecākas paaudzes koks;
- koks nav audzis klajumā un nav bijis pakļauts pārlietu lielai konkurencei (nav tuvu augošu līdzīgu dimensiju koki vai celmi un gadskārtu platumi krūšaugstumā ir vienmērīgi);
- koks ir ar taisnu stumbru;
- kokam ir veselīgs un normāli veidots vainags (nav vienpusējs; nav „ezis”; nav iespiests starp pārējiem; nav skrajš; nav izteikta padēla vai divu galotņu utt.);
- kokam nav slimību, trupes un kukaiņu bojājumu pazīmes;
- kokam nav izteiktu ārēju bojājumu pazīmju (mizas nobrāzumi, plaisas utt.);
- koks atrodas vismaz 30 metrus no audzes malas.

Parauglaukumu ierīkošana

Ap katru no izvēlētajiem paraugkokiem ierīkots 500 m² ($R = 12,62$ m) liels apļveida parauglaukums, kura centrs atrodas aptuveni 1 m attālumā no izvēlētā paraugkoka.

Parauglaukumā uzmērīti visi koki, kuru krūšaugstuma caurmērs lielāks par 14,0 cm, bet koki, kuru krūšaugstuma caurmērs ir 6,1–14,0 cm

uzmērīti 100 m² ($R = 5,64$ m) lielā platībā.

Visiem uzņēmētajiem kokiem fiksēti sekojoši parametri: koka suga, koka attālums un azimuts no parauglaukuma centra, krūšaugstuma caurmērs, stāvs, Krafta klase, stāvokļa klase (dzīvs, sausoknis, stumbeņis, kritāla) un bojājumi – to atrašanās vietu, bojājuma veidu un bojājuma pakāpi atbilstoši meža veselības monitoringa metodikā lietotajiem kodiem (*Forest Health Monitoring*, 1995).

Ja parauglaukumā mazāk nekā 15 I stāva valdošās koku sugas koki, tad papildus 1000 m² ($R = 17,85$ m) lielā platībā uzņēmēti dzīvie I stāva koki, kuriem fiksēti: koka suga, krūšaugstuma caurmērs, stāvs, Krafta klase un bojājumi.

Parauglaukumā koku augstumi uzņēmēti 15 I stāva valdošās koku sugas kokiem un vismaz 3 (vai visiem, ja mazāk par trīs kokiem) kokiem no pārējiem mežā elementiem.

Katrā parauglaukumā ar Preslera svārpstu iegūti 10 I stāva valdošās koku sugas koksnes paraugi radiālo pieaugumu mērīšanai.

Katrā parauglaukumā 10 vienmērīgi izvietotās vietās noteikts A_0 un A_1 horizonta biezums. Ja ir augsts gruntsūdeņa līmenis (purvaiņos), tad noteikts A_0 horizonta biezums līdz gruntsūdeņa līmenim.

Paraugkoku stumbra analīze

1. Pirms koka nozāģēšanas uz stumbra atzīmēts koka krūšaugstums (1,3 m virs sakņu kakla) un virziens (Z, A, D, R). Virziens izvēlēts tā, lai nogāztajam kokam tas būtu vērsts uz augšu un būtu iespējams šo virzienu atzīmēt visā nogāztā stumbra garumā.
2. Koks nozāģēts aptuveni 10-30 cm virs sakņu kakla.
3. Koks atzarots, vienlaikus piefiksējot sausā zara, zaļā zara un vainaga sākuma augstumu (attālums no sakņu kakla ar 0,01 m precizitāti). Par pirmo sauso zaru uzskata jebkuru sausu zaru, kura garums ir vismaz 2 cm. Par vainaga sākumu uzskatīts mieturis ar vismaz vienu zaļo zaru (jebkurš zars, kuram ir zaļas skujas) un kuru no nākamā mietura ar zaļo zaru neatdala vairāk kā divi mieturi.
4. Kokam nomērīts stumbra garums (0,01 m precizitāti) un, sākot no koka sakņu kakla, samarķēts 1 m garos nogriežņos (1 m, 2 m, 3 m utt.), papildus atzīmējot 0,5 m un 1,3 m augstumu. Par atskaites

punktu tika ņemts pirms nozāgēšanas atzīmētais marķējums 1,3 metru augstumā.

5. Koks sagarumots iepriekš atzīmētajās vietās (4. punkts). Ja atzīmētā vieta atrodas tieši uz zaru mietura, zāgējums veikts 10 cm zem marķējuma.
6. Katrā no zāgējuma vietām fiksēts stumbra caurmērs ar un bez mizas divos savstarpēji perpendikulāros virzienos.
7. Izzāgētas aptuveni 3–5 cm biezas ripas gadskārtu skaita un platuma mērīšanai:
 - 7.1. ja koka garums 20 vai mazāk metri, tad ripas ņemtas celma augstumā; 0,5 m; 1,0 m; 1,3 m; 2,0 m; 3,0 m; 4,0 m utt.;
 - 7.2. ja koka garums lielāks par 20 metriem, tad ripas ņemtas celma augstumā; 0,5 m; 1,0 m; 1,3 m; 2,0 m; 4,0 m; 6,0 m utt.

KAMERĀLO DARBU METODIKA

Lai varētu veikt gadskārtu platumu mērījumus, ripām 2 perpendikulāros virzienos veikta virsmas slīpēšana, izmantojot sākotnēji rupjāku un pakāpeniski smalkāku smilšpapīru. Gadskārtu skaits un platums noteikts uz katras ripas 2 virzienos, izmantojot gadskārtu platumu mērīšanas ierīci LINTAB IV un datorprogrammu *TSAP Win Scientific* 0.55. Gadījumos, kad gadskārtu skaits divos virzienos nesakrīta, tika veikti papildus mērījumi.

Uz uzmērīto datu pamata katrā parauglaukumā, izmantojot *Microsoft Office Excel 2003* programmu, aprēķināti sekojošie audzes raksturojošie rādītāji:

- audzes vidējais caurmērs;
- audzes vidējais augstums;
- audzes šķērslaukums;
- audzes krāja;
- audzes bonitāte un virsaugstuma bonitāte.

Virsaugstuma bonitāšu aproksimācijai izmantots *Chapman-Richards* vienādojums (Clutter *et al.*, 1983):

$$H = 1,3 + a \cdot [1 - \exp(-b \cdot A)]^c, \text{ kur:} \quad (1)$$

H – koka augstums, m;

A – koka krūšaugstuma vecums, gadi;

a, b, c – koeficienti, kuru vērtības jāaprēķina.

Atbilstoši sakarībai (1) aproksimēta katra koka augstuma augšanas gaita. Pēc tam iegūtās augstumlīknes izlīdzinātas, izmantojot vispārināto algebriskās diferences pieeju (Cieszewski & Bailey, 2000), katra koka augstuma izmaiņas aprēķinot 5 gadu periodam. Rezultātā iegūtas no bāzes vecuma neatkarīgas augstumlīknes pēc formulas:

$$H_2 = 1,3 + (H_1 - 1,3) \cdot \left[\frac{1 - \exp(-b_1 \cdot A_2)}{1 - \exp(-b_1 \cdot A_1)} \right]^{\frac{b_2 + b_3}{(\ln H_1 - b_2 \cdot (1 - \exp(-b_1 \cdot A_1))) + \sqrt{[\ln H_1 - b_2 \cdot (1 - \exp(-b_1 \cdot A_1))]^2 - 4 \cdot b_3 \cdot (1 - \exp(-b_1 \cdot A_1))}}/2}}}, \text{ kur} \quad (2)$$

H_1, H_2 – koka (audzes) augstums attiecīgi 1. un 2. uzmērīšanas reizē, m;

A_1, A_2 – koka (audzes) vecums attiecīgi 1. un 2. uzmērīšanas reizē, gadi;

b_1, b_2, b_3 – koeficienti.

Koeficientu vērtības aprēķinātas, izmantojot datorprogrammu *SPSS 14 Advanced models*.

REZULTĀTI UN DISKUSIJA

Izstrādāts vienādojums (2) audzes virsaugstuma augšanas gaitas modelēšanai priežu, egļu, bērzu un apšu audzēs. Vienādojuma koeficienti, statistiskie rādītāji un ierobežojumi atspoguļoti 6. tabulā.

Aproksimējot augšanas gaitu līdz 70 gadu vecumam, koku grupās, kuru krūšaugstuma vecums ir 50–70 gadi un 100–120 gadi, nav konstatētas nozīmīgas atšķirības starp šīm grupām, jo atšķirības starp aproksimētajiem augstumiem visos gadījumos ir mazākas par vienu metru.

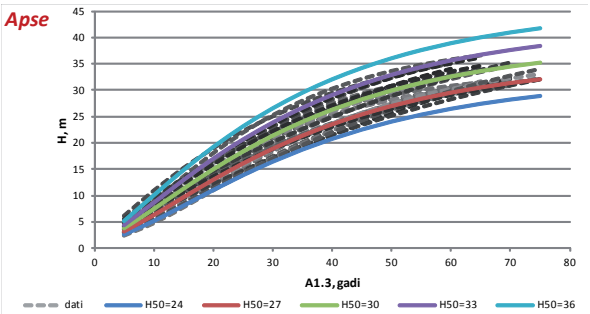
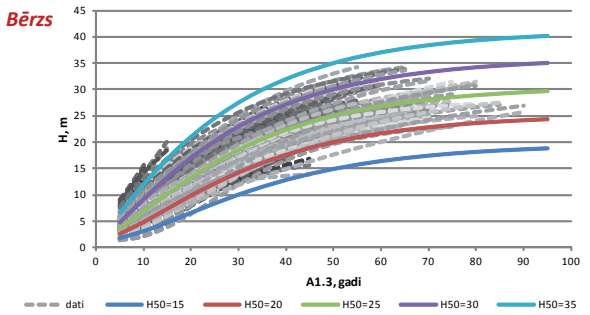
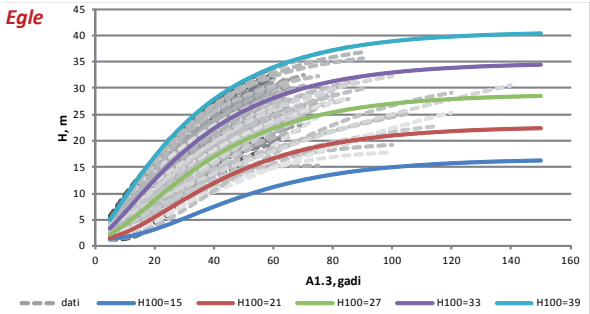
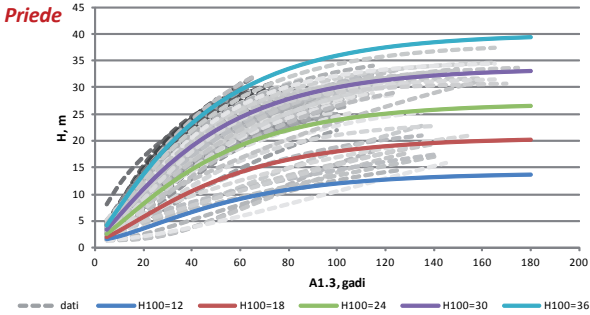
Salīdzinot atsevišķu paraugkoku augšanas gaitas sinhronitāti ar aprēķinātajām augstumlīknēm (2. attēls), konstatēts, ka straujāk augošo koku (labāko bonitāšu) izlīdzinātā augšanas gaita visai labi tiek atspoguļota ar bonitāšu skalu, savukārt atsevišķi paraugkoki auguši atšķirīgi, piemēram, 30 gadu vecumā atbilstot $H_{100} = 9$ m, bet 140 gadu vecumā – $H_{100} = 21$ m. Faktiski augstuma atšķirības nosakāmas tikai, sākot no $A_{1,3} > 20$, un līdz šī vecuma sasniegšanai acīmredzot nepieciešams balstīties uz kādu citu bonitāšu noteikšanas sistēmu (piem., atbilstoši vēsturiskai – iepriekšējās audzes – bonitātei, vai atbilstoši meža tipam). Bonitāšu skalu tabulētās vērtības atspoguļotas 7. tabulā. Pašreiz,

6. tabula. Vīrsaugstuma augšanas gaitas vienādojuma (2. formula) koeficienti, koeficientu un vienādojuma statistiskie rādītāji un vienādojuma vecuma ierobežojumi

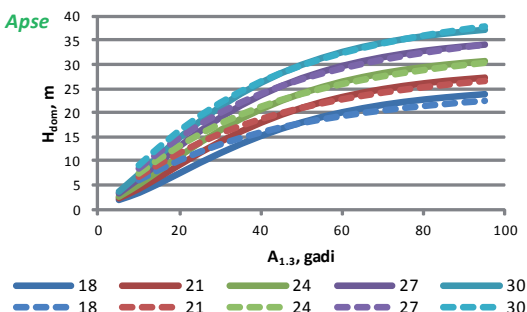
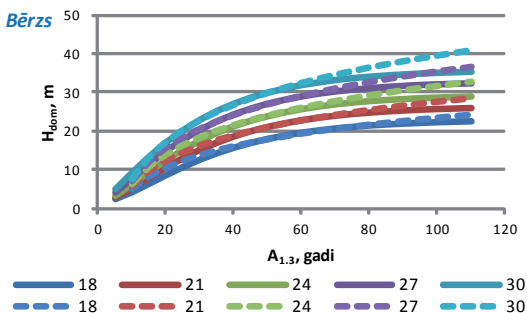
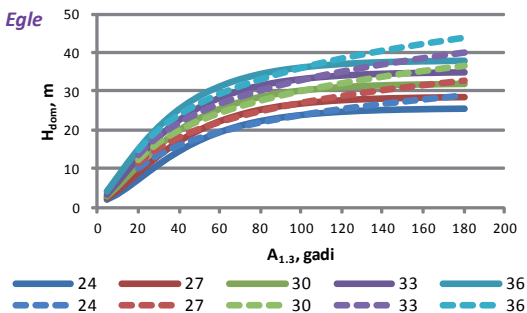
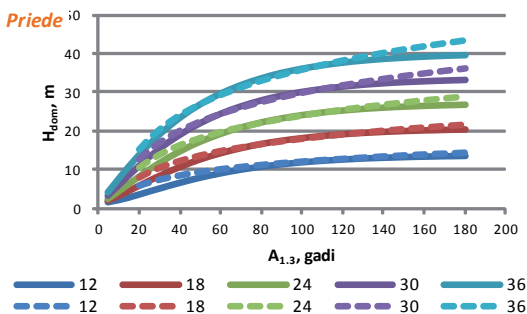
Suga	Koefi- cients	Vērtība	Stan- dard- kļūda	95% ticamības		Vienādojuma statistiskie rādītāji								$A_{1,3}$	
				Min	Max	MRES	AMRES	RMSE	MSE	MEF	VR	R	R ²		N
Priede	b1	0,024	0,000	0,024	0,025	0,021	0,128	0,178	0,032	0,001	1,010	1,000	1,000	6825	5...180
	b2	-0,419	0,065	-0,546	-0,292										
	b3	5,954	0,243	5,477	6,430										
Egle	b1	0,033	0,000	0,032	0,034	0,042	0,213	0,281	0,079	0,001	1,014	0,999	0,999	4568	5...150
	b2	-3,918	0,298	-4,502	-3,334										
	b3	19,266	1,070	17,169	21,363										
Bērzs	b1	0,041	0,001	0,040	0,042	0,049	0,246	0,329	0,108	0,002	1,016	0,999	0,998	3163	5...100
	b2	-2,622	0,217	-3,047	-2,198										
	b3	14,256	0,781	12,726	15,786										
Apse	b1	0,036	0,001	0,034	0,038	0,038	0,179	0,238	0,057	0,001	1,012	1,000	0,999	594	5...80
	b2	-2,410	0,524	-3,438	-1,381										
	b3	14,478	1,965	10,619	18,337										

Apzīmējumi:

- AMRES – vidējā novirze;
- AMRES – vidējā absolūtā novirze;
- RMSE – standartkļūda;
- MSE – vidējā kvadrātiskā kļūda;
- MEF – modeļa efektivitātes simbols;
- VR – dispersijas attiecība;
- R – korelācijas koeficients;
- R² – determinācijas indekss;
- N – parauglaukumu skaits.



2. attēls. Paraugkoku (raustīta līnija) augstuma izmaiņu un virsaugstuma bonitāžu (pilna līnija) sinhronitāte.



3. attēls. Jaunā
 virsaugstuma bonitāšu
 skala pie (nepārtraukta
 līnija) un J. Matuzāņa
 izstrādātā virsaugstuma
 bonitāšu skala
 (pārtraukta līnija).
 Priedei un eglei
 krūšaugstuma bāzes
 vecums ir 100 gadi, bērzam
 un apsei – 50 gadi.

salīdzinot J. Matuzāņa (Матузанис, 1988) publicētās virsaugstuma bonitāšu skalas ar šī pētījuma ietvaros izstrādātajām skalām (3. attēls), konstatēts, ka mūsu piedāvātā skala prognozē straujāku augstuma pieauguma izlīdzinājumu (tuvošanos asimptotai) pēc 100 vecuma krūšaugstumā sasniegšanas gan priedei, gan eglei, gan arī bērzam. Tas praktiski nozīmē, ka jaunākās audzes aug straujāk, nekā to ir prognozējis J. Matuzānis.

РЕКОМЕНДАЦИИ

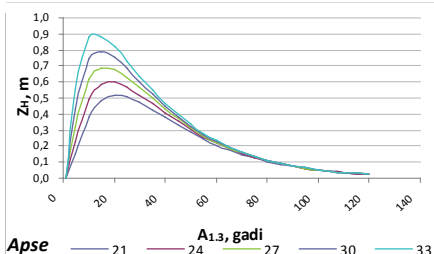
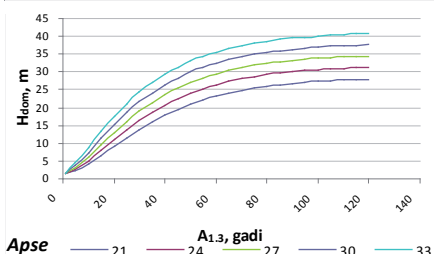
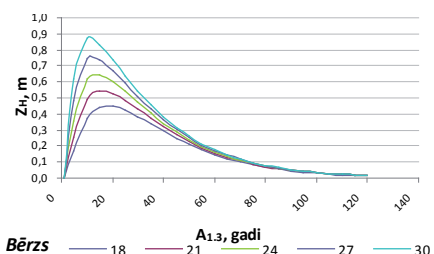
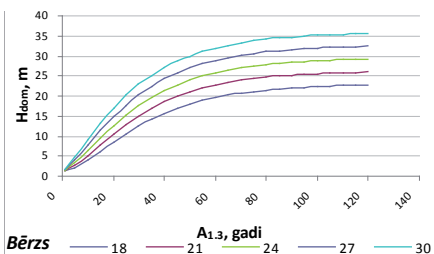
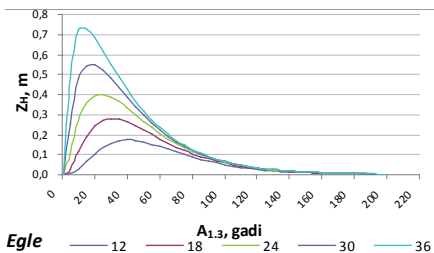
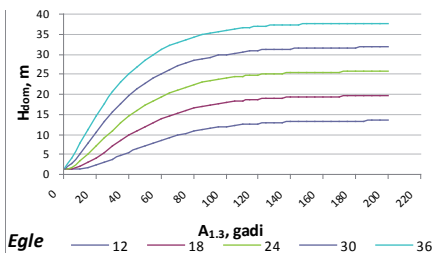
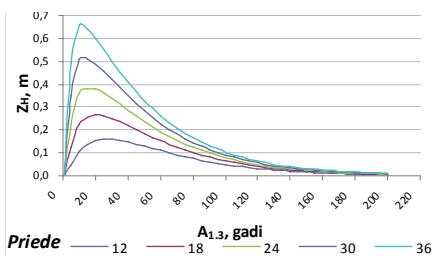
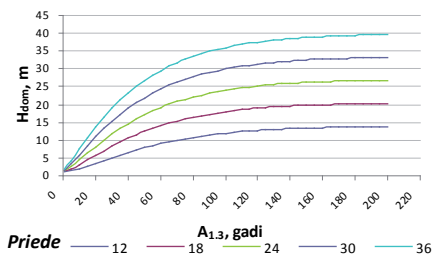
Tā kā Latvijas mežsaimniecību regulējošie normatīvie akti paredz bonitātes izmantošanu, piemēram, galvenās cirtes vecuma vai mērķa caurmēra noteikšanā (ar bonitāti, visticamāk, domājot atbilstoši pašreiz lietotajā Orlova bonitāšu skalai atbilstoši), normatīvu prasību ievērošanas uzraudzībai tā pagaidām arī jā saglabā. Kokaudžu augšanas gaitas prognozēšanā iesakām izmantot jaunizveidotās virsaugstuma bonitāšu skalas. Lai korekti pārietu no vienas bonitāšu skalas uz otru, nepieciešams ņemt vērā, ka Orlova bonitāšu skala ir balstīta uz fizisko vecumu un valdošās koku sugas vidējo augstumu, savukārt virsaugstuma bonitāšu skala ir balstīta uz krūšaugstuma vecumu un valdaudzes augstumu. Šai pārejai izmantojama sakarība starp krūšaugstuma vecumu un fizisko vecumu, atkarībā no Orlova bonitātes pieņemot, ka II un augstākas bonitātes priežu audzes krūšaugstumu sasniedz 5 gadu vecumā, III bonitātes audzes 6 gadu vecumā, IV bonitātes audzes 7 gadu vecumā, bet V bonitātes audzes – 9 gadu vecumā. Aprēķinos var pieņemt, ka egle krūšaugstumu sasniedz 10 gadu vecumā, bērzs – 5 gadu vecumā, bet apse – 2 gadu vecumā. Sakarību aprēķināšanai starp virsaugstumu un vidējo augstumu pašreiz iesakām izmantot sakarības, kuras aproksimējis J. Bisenieks (Матузанис, 1988), kā arī izmantot J. Bisenieka izstrādātos vienādojumus Orlova bonitātes aprēķinam (Матузанис, 1988).

Lai arī izvēlētā metodika ļauj izmantot jebkuru loģiski iespējamu bāzes vecumu, kā arī attiecīgās bonitāšu skalas aprēķināmas atbilstoši lietotāja vajadzībām, tomēr pašlaik iesakām izmantot 50 vai 100 gadus bāzes vecumu, līdzīgi, kā tas ir bijis līdz šim praksē lietotajās tabulās (Матузанис, 1988).

8. tabula. Aproximēto virsausgustuma bonitāšu Chapman-Richards
izlīdzinātā vienādojuma (2. formula) tabulētās vērtības

Suga	H_{dom}^*	$A_{1,3}$ gadi																			
		10	20	30	40	50	60	70	80	90	100	110	120	130	140	150	160	170	180	190	200
Priede	12	2,1	3,5	5,1	6,6	8,0	9,1	10,1	10,9	11,5	12,0	12,4	12,7	13,0	13,2	13,4	13,5	13,6	13,7	13,7	13,8
	15	2,5	4,6	6,7	8,6	10,2	11,6	12,7	13,7	14,4	15,0	15,5	15,9	16,2	16,4	16,6	16,7	16,7	16,9	17,0	17,1
	18	3,1	5,7	8,3	10,5	12,5	14,1	15,4	16,5	17,3	18,0	18,5	19,0	19,3	19,6	19,8	19,9	20,1	20,2	20,3	20,3
	21	3,7	6,9	10,0	12,6	14,8	16,6	18,1	19,3	20,2	21,0	21,6	22,1	22,4	22,7	23,0	23,2	23,3	23,4	23,5	23,6
	24	4,4	8,2	11,7	14,7	17,2	19,2	20,8	22,1	23,2	24,0	24,7	25,2	25,6	25,9	26,2	26,3	26,5	26,6	26,7	26,8
	27	5,1	9,5	13,5	16,8	19,5	21,8	23,5	25,0	26,1	27,0	27,7	28,3	28,7	29,1	29,3	29,5	29,7	29,8	29,9	30,0
	30	5,9	10,9	15,3	18,9	21,9	24,3	26,3	27,8	29,0	30,0	30,8	31,4	31,8	32,2	32,5	32,7	32,9	33,0	33,2	33,2
	33	6,7	12,3	17,1	21,1	24,3	26,9	29,0	30,7	32,0	33,0	33,8	34,5	35,0	35,3	35,7	35,9	36,1	36,2	36,4	36,5
	36	7,5	13,7	19,0	23,3	26,8	29,5	31,8	33,5	34,9	36,0	36,9	37,5	38,1	38,5	38,8	39,1	39,3	39,4	39,6	39,7
	39	8,4	15,2	20,9	25,5	29,2	32,2	34,5	36,4	37,8	39,0	39,9	40,6	41,2	41,6	42,0	42,2	42,5	42,6	42,8	42,9
Egle	12	1,5	2,3	3,8	5,5	7,1	8,6	9,8	10,7	11,5	12,0	12,4	12,7	12,9	13,1	13,2	13,3	13,3	13,4	13,4	
	15	1,7	3,1	5,2	7,5	9,5	11,2	12,6	13,6	14,4	15,0	15,4	15,8	16,0	16,1	16,3	16,4	16,4	16,5	16,5	
	18	2,0	4,2	7,0	9,7	12,0	13,9	15,4	16,5	17,4	18,0	18,5	18,8	19,0	19,2	19,3	19,4	19,5	19,5	19,6	19,6
	21	2,6	5,5	8,9	12,0	14,6	16,7	18,3	19,5	20,3	21,0	21,5	21,8	22,1	22,3	22,4	22,5	22,5	22,6	22,6	22,7
	24	3,2	7,0	11,0	14,4	17,3	19,5	21,2	22,4	23,3	24,0	24,5	24,8	25,1	25,3	25,4	25,5	25,6	25,6	25,7	25,7
	27	4,1	8,7	13,2	17,0	20,0	22,3	24,1	25,4	26,3	27,0	27,5	27,9	28,1	28,3	28,4	28,5	28,6	28,7	28,7	28,7
	30	5,1	10,5	15,5	19,6	22,8	25,2	27,0	28,3	29,3	30,0	30,5	30,9	31,1	31,3	31,5	31,6	31,6	31,7	31,7	31,8
	33	6,3	12,5	18,0	22,3	25,7	28,1	30,0	31,3	32,3	33,0	33,5	33,9	34,1	34,3	34,5	34,6	34,7	34,7	34,7	34,8
	36	7,6	14,8	20,6	25,1	28,5	31,1	32,9	34,3	35,3	36,0	36,5	36,9	37,2	37,3	37,5	37,6	37,7	37,7	37,7	37,8
	39	9,2	17,0	23,2	27,9	31,5	34,0	35,9	37,3	38,3	39,0	39,5	39,9	40,2	40,3	40,5	40,6	40,7	40,7	40,7	40,8
Bērzs	18	4,0	8,5	12,5	15,7	18,0	19,6	20,7	21,5	22,0	22,3	22,6	22,7	22,8	22,9	22,9					
	20	4,7	9,8	14,2	17,6	20,0	21,7	22,8	23,6	24,2	24,5	24,7	24,9	25,0	25,1	25,1					
	22	5,5	11,2	15,9	19,5	22,0	23,8	24,9	25,8	26,3	26,7	26,9	27,1	27,2	27,2	27,3					
	24	6,4	12,6	17,6	21,4	24,0	25,8	27,0	27,9	28,4	28,8	29,0	29,2	29,3	29,4	29,4					
	26	7,3	14,0	19,4	23,3	26,0	27,9	29,1	30,0	30,5	30,9	31,2	31,3	31,5	31,5	31,6					
	28	8,2	15,5	21,2	25,2	28,0	29,9	31,2	32,1	32,6	33,0	33,3	33,5	33,6	33,7	33,7					
	30	9,2	17,1	23,0	27,1	30,0	32,0	33,3	34,1	34,7	35,1	35,4	35,6	35,7	35,8	35,8					
	32	10,3	18,6	24,8	29,1	32,0	34,0	35,3	36,2	36,8	37,2	37,5	37,7	37,8	37,9	37,9					
	34	11,4	20,1	26,6	31,0	34,0	36,0	37,4	38,3	38,9	39,3	39,6	39,7	39,9	39,9	40,0					
	36	12,5	21,8	28,4	32,9	36,0	38,1	39,4	40,4	41,0	41,4	41,6	41,8	41,9	42,0	42,1					
Apse	18	3,4	7,5	11,7	15,2	18,0	20,1	21,6	22,7	23,5	24,1	24,5	24,8								
	20	4,0	8,6	13,2	17,0	20,0	22,2	23,8	25,0	25,8	26,4	26,8	27,1								
	22	4,6	9,8	14,8	18,9	22,0	24,3	26,0	27,2	28,0	28,7	29,1	29,4								
	24	5,2	11,1	16,4	20,7	24,0	26,4	28,2	29,4	30,3	30,9	31,3	31,6								
	26	5,9	12,3	18,0	22,6	26,0	28,5	30,3	31,6	32,5	33,1	33,6	33,9								
	28	6,6	13,6	19,7	24,5	28,0	30,6	32,4	33,8	34,7	35,3	35,8	36,1								
	30	7,4	15,0	21,4	26,3	30,0	32,7	34,6	35,9	36,9	37,5	38,0	38,3								
	32	8,2	16,3	23,1	28,2	32,0	34,7	36,7	38,1	39,1	39,7	40,2	40,6								
	34	9,0	17,7	24,8	30,1	34,0	36,8	38,8	40,2	41,2	41,9	42,4	42,7								
	36	9,9	19,1	26,5	32,0	36,0	38,9	40,9	42,4	43,4	44,1	44,6	44,9								

* H_{dom} –priedei un eglei 100 gados, bērzam un apsei –50 gados.



4. attēls. Virsaugstuma augšanas gaita (2. vienādojums) un augstuma tekošais vidēji periodiskais pieaugums atkarībā no koku sugas un augstuma krūšaugstuma vecumā 100 (priede, egļe) vai 50 (bērzs, apse) gados.

Šajā publikācijā aprakstīto pētījumu rezultātu iegūšanā piedalījušies Latvijas Valsts mežzinātnes institūta "Silava" zinātniskie darbinieki Līga Kurakina, Linda Robalte, Zane Striķe, Kristiāna Šica, Agita Treimane, Agris Donis, Raimonds Šēnhofs, Guntars Šnepsts un Leonīds Zdors.

SECINĀJUMI

1. Izstrādātais virsaugstuma augšanas gaitas modelis atbilst noteiktajām formālajām prasībām – vienādojums ir polimorfisks, tam ir s veida forma, augšanas gaita asimptotiski tuvojas horizontālei liela vecuma vērtību gadījumā.
2. Izstrādātais modelis ir neatkarīgs no bāzes vecuma, kas dod lielāku izvēles brīvību modeļu pielāgošanā konkrētajām meža resursu modelēšanas vajadzībām.
3. Aproximētais modelis dot piesardzīgāku vērtējumu salīdzinājumā ar agrāk izstrādātajiem virsaugstuma modeļiem (Матузанис, 1988) audzēs, kas vecākas par 100 gadiem.
4. Izstrādātais modelis lietojams analītiskā (2. formula), tabulu (8. tabula) vai grafiskā formā (4. attēls).

LITERATŪRA

1. Bisenieks, J. (1974). Egļu jaunaudžu virsaugstuma bonitātes. Jaunākais mežsaimniecībā 16, 106–109.
2. Bisenieks, J. (2002). Latvijas galveno meža koku sugu augšanas gaitas modeļu izstrāde.
3. Bisenieks, J. (2009). Baltalkšņa audžu bonitēšana. Lapu koku audzēšanas un racionālas izmantošanas pamatojums, jauni produkti un tehnoloģijas. Rīga. 9.–13. lpp.
4. Bušs, K. (1978). Mežkopības teorijas un prakses galvenie attīstības virzieni. Apskats. Rīga, LatZTIZPI. 24 lpp.
5. Bušs, K. (1981). Meža ekoloģija un tipoloģija. Rīga. 66 lpp.
6. Cieszewski, C.J., Bailey, R.L. (2000). Generalized Algebraic Difference Approach: Theory Based Derivation of Dynamic Site Equations

- with Polymorphism and Variable Asymptotes. *Forest Science* 46(1), 116–125.
7. Clutter, J.L., Fortson, J.S., Pienaar, L.V., Brister, G.H., Bailey, R.L. (1983). *Timber management. A quantitative approach*. New York/Chichester/ Brisbane/ Toronto/ Singapore, John Wiley & Sons, 333 p.
 8. Ģērķis, G. (1976). Priežu jaunaudžu virsaugstuma bonitātes. *Jaunākais mežsaimniecībā* 19, 73–77.
 9. Matuzānis, J. (1983). Audžu augšanas gaitas un produktivitātes modeļi. *Apskats. Rīga LatZTIZPI*, 32 lpp.
 10. Matuzānis, J., Tauriņš, J. (1970). Egļu virsaugstuma bonitātes. *Jaunākais mežsaimniecībā* 12, 79–83.
 11. Matuzānis, J., Tauriņš, J. (1973). Priežu virsaugstuma bonitātes. *Jaunākais mežsaimniecībā* 15, 71–74.
 12. Tauriņš, J. (1973). Bērzu virsaugstuma bonitātes. *Jaunākais mežsaimniecībā* 10, 73–76.
 13. Rubenis, T. (1979). Apšu audžu virsaugstuma bonitātes. *Jaunākais mežsaimniecībā* 21, 35–39.
 14. Ozols, J. (1926). *Meža taksācija un ierīcība*, Rīga, Meža departamenta izdevums. 173 lpp.
 15. Sacenieks, R., Matuzānis, J. (1964), *Mežsaimniecības tabulas*. Latvijas valsts izdevniecība, Rīga, 207 lpp.
 16. Sarma, P. (1949). Pētījumi par priežu un egļu audžu augšanas gaitu tīrumu augsnēs. *Latvijas PSR Zinātņu Akadēmijas Vēstis* 24, 31–42.
 17. Skudra, P. (1990). Mežaudžu bonitēšanas vēsture. *Mežsaimniecība un mežrūpniecība* 5(139), Rīga, LIC, 7–8.
 18. Zālītis, P. (2006). *Mežkopības priekšnosacījumi*. Rīga, LVMI Silava. 217 lpp.
 19. Zviedris, A. (1934). *Latvijas egļu audžu bonitātes. Mežsaimniecības rakstu krājums. XII sējums*. Rīga. Latvijas mežkopju savienības izdevums. 53.–61. lpp.
 20. Zeide, B. (1978). Standardization of growth curves. *Journal of Forestry* 76, 289–292.
 21. Антанайтис, В.В., Загребев, В.В. (1981). *Прирост леса*. М: Лесн. пром-сть, 240 с.
 22. Магузанис, Я.К. (ред.) (1988). *Нормативы для таксации леса Латвийской ССР*. Рига, 176 с.

SALIKTO BĒRZA AUDŽU RAŽĪBA UN TO APSAIMNIEKOŠANAS REŽĪMS

Dr. habil. silv. PĒTERIS ZĀLĪTIS, Dr. silv. JURĢIS JANSONS
Latvijas Valsts mežzinātnes institūts „Silava”

ANOTĀCIJA

Meža izcirtumos, kā arī lauksaimniecībā neapstrādātās platībās parasti atjaunojas at mistraudzēm. Ikvienā no akciju sabiedrības “Latvijas valsts meži” (turpmāk tekstā – LVM) astoņām mežsaimniecībām ap tūkstots nogabalos aug bērzu audzes ar egles otro stāvu. Meža nogabalu inventarizācijas datu bāzē apkopotā informācija liecina, ka egles otrā stāva koksnes krāja ir 30-50 m³ ha⁻¹.

Mežkopības praksē populāri ir Arvīda Zviedra (1960) secinājumi, ka bērza audzes ar egles otro stāvu nav iespējams pārveidot par egļu tīraudzēm, bērzus izretinot kopšanas cirtē. Augstražīgu egļu tīraudzi var izveidot, nocērtot visus bērzus. Šis pasākums praksē nav populārs. Problēma mūsdienās saasinās, jo mūsu kokrūpniecībā prognozējams bērza koksnes resursu trūkums.

Pārmitrajos mežos kokaudzes ar bērzu kā valdošo sugu ir vērtējamas kā meža pašsaglabāšanās izpausme, un skuju koku audzēs ir veicināma un saglabājama bērza kā izcila ūdens transpirētāja klātbūtne. Auglīgajos tipos sausieņu mežos, kā arī hidrotehniski meliorētajos mežos bērza piemistrojums samazina skuju koku stumbru krāju, un tas uzskatāms kā mežkopju zaudējums savulaik neizdarīto kopšanas ciršu dēļ.

Mūsu pētījuma mērķis ir izziņāt dabas likumus, lai, tos prasmīgi izmantojot, saliktajās kokaudzēs iegūtu bērzu sortimentus, saglabājot egļu II stāvu un izveidojot augstražīgas egļu tīraudzes.

Darbā izstrādāts matemātisks modelis, kurš, izmantojot pašreizējos kokaudžu parametrus, ļauj prognozēt egļu tīraudžu krāju pēc divdesmit gadiem. Prognozes izstrādāšanai nepieciešamie kokaudzes parametri

iegūti LVM Ziemeļlatgales, Dienvidkurzemes, Rietumvidzemes, Vidusdaugavas mežsaimniecību un valsts zinātniskās izpētes mežu 3160 nogabalos, kā arī no jauna ierīkotos 60 pastāvīgajos parauglaukumos. Prognozes modeli visas bērza kokaudzes nociršana ir paredzēta tikai tad, ja stumbri izmantojami finiera ražošanai un no pašreizējā egles otrā stāva pēc divdesmit gadiem izveidosies egļu tīraudze ar koksnes krāju lielāku par $250 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$. Tādēļ svarīgākie ir tie egles otrā stāva parametri, kas reglamentē iecerētā mērķa sasniegšanu.

Meža inventarizācijas datu bāzē egles otrā stāva krājas rādītāji ir kļūmīgi, un tie mehāniski nav izmantojami krājas prognozēšanai. Pastāvīgie parauglaukumi ierīkoti nogabalos, kuros egles otrā stāva krāja datu bāzē vidēji ir $42 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$, bet, uzmērot parauglaukumu, – $120 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$.

Izstrādātais modelis liecina, ka iecerētā egļu krāja $250 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ un lielāka sasniedzama, ja patreizējā otrā stāva kokaudžu krāja ir $100 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ un vairāk.

Ierīkotie parauglaukumi ir fiksēti LVMI Silava zinātnisko objektu reģistrā, un to uzraudzība saskaņota ar LVM mežsaimniecību un Meža pētīšanas stacijas vadību.

IEVADS

Mežs kā pašregulējoša sistēma ir saņēmusi dabas virsvadības uzdevumu izdzīvot kā mežam. Latvijas teritorijā tas ir noticis vismaz astoņu tūkstošu gadu garumā. Lai jebkura mežaudze varētu saglabāties un darboties, ir jābūt kokaudzei un pieciem nedzīvās vides elementiem: radiācijai, ogļskābajai gāzei, skābeklim, ūdenim un minerālajām barības vielām. Neviens no šiem pieciem elementiem nedrīkst iztrūkt, un tie nav savstarpēji aizvietojami. Nedzīvās vides elementu kvantitatīvie rādītāji un attiecības starp tiem un kokiem reglamentē to, vai ekosistēma būs mežs, purvs, tundra, diķis vai kaut kas cits.

Mežs, tāpat kā ikviena sistēma, var saglabāties tikai ar tā saukto atgriezenisko saišu palīdzību. Sistēmu metodoloģijā iestrādātas divas atgriezeniskās saites – pozitīva un negatīva. Pozitīvā saite ekosistēmā pastiprina ienākošo faktoru ietekmi un uzskatāma kā pamats sistēmu evolūcijai. Negatīvā saite raksturo sistēmas pret darbību faktora ietekmei un nodrošina sistēmas stabilitāti. Negatīvā saite mežā darbojas ļoti

operatīvi, bet pozitīvās saites loma izpaužas tikai ilgākā laikā.

Tātad sistēmu reglamentē stabilitāte un evolūcija. Dabā nav pieļaujama ekosistēmu, t.sk. arī meža, pašsabrukšana vai pašiznīcināšanās. Dzīvība, dzīvie indivīdi un to populācijas neapšaubāmi ir visneparastākais spēks, kas iedrošinās neievērot tos varenos fizikālos laukus, kas raksturo entropiju un nedzīvo sistēmu virza uz haosu. Par kļūmīgu uzskatām populāro salīdzinājumu, ka, piemēram, meliorētajās platībās egļu mežaudzes kādreiz bija ļoti augstražīgas, taču tagad augsne ir noplicināta, un ekosistēma pārsniegusi tai paredzēto ekoloģisko ietilpību. Meža ekosistēmu izpratne liecina, ka pozitīvā atgriezeniskā saite nodrošina arī “ekoloģiskās ietilpības” palielināšanos, un mežaudžu sukcesija mūsu acu priekšā kļūst ražīgāka arī pēdējās desmitgadēs.

Meža stabilitāte saglabājas, dabas “spēles noteikumos” iekļaujot pionieru sugas (bērzs, apse, baltalksnis), kas mežam kaitīgo faktoru (ugunsgrēks, vējlauze, arī augsnes degradācija, tai pārmitrinoties) iespaidu izlīdzina, veidojot ātrāk augošu kokaudzi. Pamatsugu kokaudzes (priede, egle, melnalksnis, cietie lapu koki) kā pozitīvā atgriezeniskā saite veido nākamo ģenerāciju, tādējādi nodrošinot meža pašsaglabāšanos. Pamatsugu kokaudzes pēc savām ģenētiskajām īpašībām izrādījušās vispiemērotākās koku sugas tieši tam nogabalam, kurā būs jādzīvo to pēctečiem.

Meža izcirtumi, kā arī lauksaimniecībā neapstrādātās platības parasti apmežojas ar pionieru sugu kokiem, to skaitam nereti pārsniedzot pat 100 tūkst. koku uz vienu hektāru. Sākot no 2-3 m augstuma sākas koku konkurence, un, audzes vidējam augstumam pieaugot par vienu metru, atmirstošo koku skaits sasniedz ap 10 tūkst. uz vienu hektāru. Izcirtumos saglabājas arī pameža eglītes, kas visbiežāk ir vecākas par pioniersugu kokiem.

Auglīgajos meža tipos (Dm, Vr, Gr, As, Ks, Ap, Kp) parasti veidojas bērza mistraudzes, kas vēl jaunaudzū vecumā (līdz 15 m augstumam) parasti ir ražīgākas par samērā retām egļu tīraudzēm. Nespeciālistiem rodas ilūzija, ka pamatsugu un pionieru sugu mistraudzes ir veiksmīgs risinājums salīdzinājumā ar skuju koku jaunaudzēm. Egļu un bērzu valdaudzes savu vidējo augstumu 15 m sasniedz 35 gadu vecumā, un koksnes krāja pie tāda augstuma ir sekojoša: 10E – 228 m³ ha⁻¹, 8E2B – 202 m³ ha⁻¹, 6E4B – 178 m³ ha⁻¹, 4E6B – 156 m³ ha⁻¹, 8B2E – 136 m³ ha⁻¹. 60 gadu vecumā pie 22 m vidējā augstuma egļu tīraudzēs krāja ir 324 m³ ha⁻¹, bet bērzu tīraudzēs – 231 m³ ha⁻¹ (Залитис, 1981).

Saglabājot jaunaudžu mistraudzes, visai bieži izveidojas bērzu audzes ar egles otro stāvu, kurā egļu krājas pieaugums ir niecīgs – ap $2 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ gadā, un Kaspars Bušs (Буш, Иевинь, 1984) secina, ka otrā stāva krājas tilpums ir $30\text{-}50 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$. Šādas kokaudzes vērtējamas gan kā meža pašsaglabāšanās izpausme, gan kā mežkopju zaudējums savulaik neizdarīto kopšanas ciršu dēļ.

Saliktās bērzu audzes ar egles otro stāvu kokaudzes kopkrāja parasti ir lielāka nekā bērzu tīraudzēs bez egles otrā stāva. Tomēr sugu konkurence varētu izraisīt bērza ražības samazināšanos par $15\text{-}25 \%$. Konkurences ietekme iespējama arī līdzvērtīga – bērzu krāja un bērzu koksnes krājas tekošais pieaugums var samazināt egles krājas tekošo pieaugumu. Mūsu eksperimentālos parauglaukumos novērtēta šo sugu konkurences mijiedarbība.

Bērzu tīraudzes ar egles otro stāvu ikvienā no astoņām LVM mežsaimniecībām sastāda ap 1000 nogabalu. Ko varam tajās labu paveikt? Savu pieredzi Arvīds Zviedrs publicējis monogrāfijās “Egle un egļu meži Latvijas PSR” (1960), kā arī “Kopšanas cirtes Latvijas PSR mežos” (1961). Abās grāmatās uzmanība pievērsta tam, ka bērzu audzes ar egles otro stāvu nav iespējams pārveidot par egļu tīraudzēm, bērzu audzi izretinot kopšanas cirtēs. Augstražīgu egļu tīraudzi iespējams izveidot, tikai nocērtot visus bērzus. Secinājumi apvieno zinātnieku vērojumus, taču iepriekšējos gadu desmitos pētījumi šinī aspektā nav veikti.

Vēl pirms dažiem gadiem mežsaimnieciskajā literatūrā populārs bija uzskats, ka otrā stāva egles ir krietni jaunākas par lapu kokiem, jo tās it kā esot iesējušās tad, kad lapu koku vainagu noēnojumā iznīkuši zemsedzes augi un audzēs izveidojusies labvēlīga vide egļu sēklu uzdzīšanai un jauno egliņu turpmākajai attīstībai. Latvijas klimatiskajos apstākļos otrā stāva egle varētu nokļūt pirmajā stāvā tikai pēc tam, kad lapu koki sāktu nokalst vecuma dēļ, t.i., $120\text{-}150$ gadu vecumā (Bušs, 1989). Protams, lapu kokus puslīdz intensīvi apsaimniekotā mežā tik ilgi neaudzēs, bet nocirtīs daudz ātrāk, tādēļ iecerētā sugu maiņa neatbilst mūsu valsts meža apstākļiem.

Veicot eksperimentus un ilglaicīgus novērojumus dabā, paveras iespēja sarindot konkrētos piecus ieejas elementus pēc to ietekmes uz meža biocenozes struktūru un meža ražību (Zālītis, 2006). 76% no mūsu meža kopplatības (sausieņu meži, āreņi un kūdreņi) rangu tabulā neapstrīdami augstāko vietu ieņem minerālās barības vielas, tām seko skābeklis,

ogļskābā gāze, radiācija un, visbeidzot, ūdens. Pārmitrajos nemeliorētajos mežos (slapjaini un purvaini), kas aizņem 24 % no mežu kopplatības, augsnes aerācija ir apgrūtināta stāvoša vai vāji plūstoša augsnes gruntsūdens ietekmē. Šajos mežos tieši skābekļa trūkums un ogļskābās gāzes pārpilnība augsnē ir galvenie meža ekosistēmu degradējošie faktori. Rangu tabulā aiz šiem rādītājiem izvietojas minerālās barības vielas, enerģija un ūdens.

Pildot dabas virszudevumu un kaut nedaudz aktivizējot ūdens plūsmu šķietami pārmitros nemeliorētajos mežos, kokaudzes sastāvā sastopams bērzs. Bērza kā izcila ūdens transpirētāja klātbūtne skuju koku audzēs ir meža izdzīvošanas priekšnoteikums. Tāpēc bērzu izciršana kopšanas cirtēs nemeliorētajos mežos, veidojot skuju koku tīraudzes, nav lietderīga. Līdz ar meliorācijas grāvju izrakšanu un ūdens plūsmas aktivizēšanu radikāli uzlabojas arī augsnes aerācija, un sākas krass skuju koku augšanas gaitas kāpinājums. Optimizējoties augsnes aerācijai, mainās arī kokaudzes struktūra. Visbiežāk tas izpaužas kā egles agresīva ieviešanās kokaudzes sastāvā. Līdz ar to tiek apliecināta meža auglības nemitīga paaugstināšanās hidrotehniskās meliorācijas rezultātā. Bērza piemistrojums tagad ir kļuvis par traucēkli skuju koku ražīgai augšanai.

MATERIĀLI UN METODIKA

Mūsu pētījuma mērķis ir izziņāt dabas likumus, lai, tos prasmīgi izmantojot, saliktajās kokaudzes iegūtu bērzu stumbrus, no II stāva eglēm izveidojot augstāzīgas egļu tīraudzes.

Darba uzdevums ir izstrādāt matemātisko modeli, kurā, izmantojot kokaudzes parametrus, varētu prognozēt egles tīraudzes krāju pēc divdesmit gadiem. Kokaudzes parametru savstarpējo attiecību analizē izmantoti Meža valsts reģistrā iekļauto nogabalu aprakstu dati par saliktajām bērzu kokaudzēm, kuru vidējais krūšaugstuma caurmērs ir lielāks par 16 cm. Informācija apkopota par četriem Latvijas reģioniem, kuri teritoriāli atbilst LVM Ziemeļlatgales, Dienvidkurzemes, Rietumvidzemes un Vidusdaugavas mežsaimniecībām, kā arī valsts zinātniskās izpētes mežu novadiem. Iegūtie inventarizācijas dati izmantoti, izveidojot korelācijas matricas starp kokaudzes parametriem, apvienojot vienā paraugkopā sausieņu, āreņu un kūdreņu meža tipus. Papildus informācijas ieguvei

izvērtēti arī dati par korelācijām slapjainu un purvainu mežos.

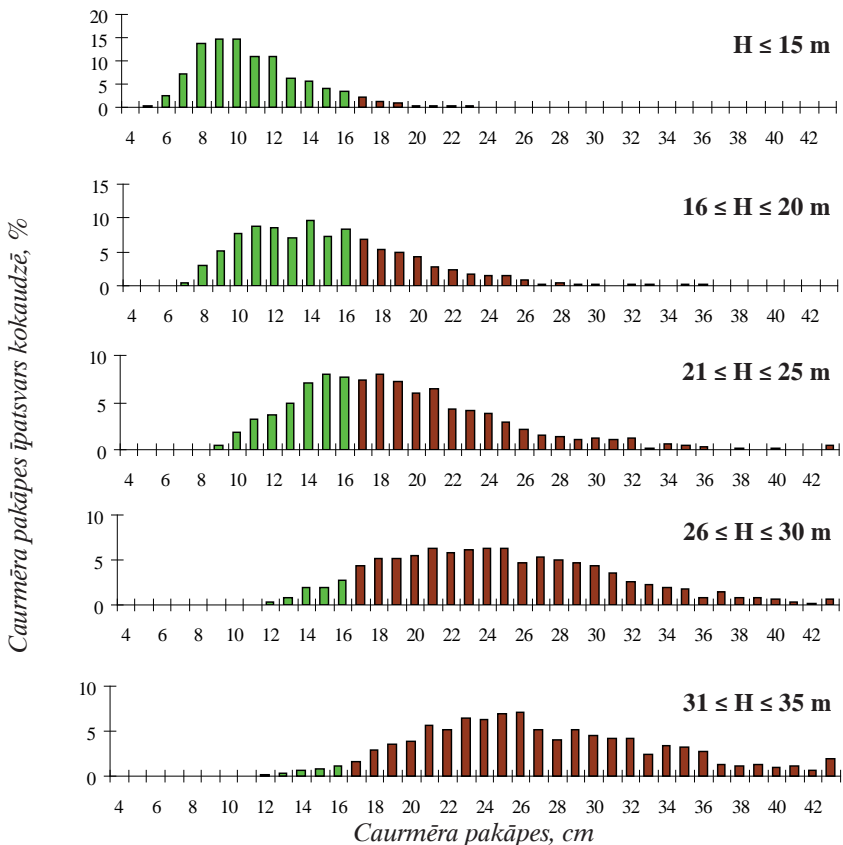
Prognozes izstrādāšanai izmantoti nepieciešamie kokaudzes parametri ierīkotos pastāvīgajos parauglaukumos. Lietderīgi atzīmēt, ka mūsu prognozes modelī bērza parametri uzskatīti kā pakārtoti rādītāji. Prognozes modelī visu bērzu salikto kokaudžu nociršana ir paredzēta tikai tad, kad stumbri var būt izmantojami finiera ražošanai, un no pašreizējā egles otrā stāva pēc divdesmit gadiem izveidosies egļu tīraudzē ar koksnes krāju lielāku par $250 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$. Tādēļ svarīgākie ir tie egles otrā stāva parametri, kuri reglamentē iecerētā mērķa sasniegšanu.

Modeļa ticamības novērtēšanai izstrādāti divi algoritmi – viens ir no pastāvīgajos parauglaukumos izmērītajiem datiem un izskaitļotajiem argumentiem, bet otrs – izmantojot mežzinātnes arhīvā esošo egļu stumbru analīzes datus par stumbru parametru izmaiņām laikā.

Bērza tīraudzē ar egles otro stāvu Kaspars Bušs (1989) novērtēja kā kokaudžu konflikta situāciju, kas ar krājas kopšanas cirtēm nav risināma. Mežkopim tomēr saglabājas iespēja kokaudzi rekonstruēt, izcērtot visus bērzus un izveidojot augstvērtīgu egļu tīraudzi.

Savdabīgā un mazizzinātā auglīgo mežu kokaudzes tipa – bērzu valdaudzē ar egles otro stāvu – papildus izpēti rosināja Latvijas finiera ražotāju bažas par izejmateriālu trūkumu tuvākajā nākotnē. Par piemērotu izejmateriālu finiera rūpniecībā tiek uzskatīti bērza stumbri ar caurmēru, kas lielāks par 16 cm.

Audzū grupēšanai atbilstoši resnāko koku īpatsvaram izmantojām mūsu iegūtos datus par 140 bērza parauglaukumu dastošanu visās astoņās LVM mežsaimniecībās (Zālītis, Jansons, 2009). Dati nogabalos pēc audzes vidējā augstuma sagrupēti 5 grupās: $H = 11 \div 15 \text{ m}$; $16 \div 20 \text{ m}$; $21 \div 25 \text{ m}$; $26 \div 30 \text{ m}$; $31 \div 35 \text{ m}$ (1. attēls). Grafiski ilustrētais koku sadalījums pa caurmēra pakāpēm var noderēt jebkura resnuma vai resnuma grupas stumbru sastopamības noskaidrošanai pie noteikta audzes vidējā augstuma. Mūsu gadījumā ($D > 16 \text{ cm}$) iegūstami šādi rādītāji – resnāki par 16 cm ir bērza stumbri: 5 %, 30 %, 60 %, 96 %, 98 %. Audzes vidējam augstumam pieaugot ik pa 5 m, resno bērza stumbru skaits palielinās par 30 %; izņēmums ir pēdējā augstuma grupa virs 30 m, kurā koku sadalījums pa caurmēra pakāpēm ir līdzīgs sadalījumam $26 \div 30 \text{ m}$ audžu grupā. Pārlicinoši redzams, ka audžu grupā, kurā vidējais augstums mazāks par 15 m, pašreizējais bērza finierkluču ieguvums ir niecīgs – resnāki par 16 cm ir tikai 5 % no bērzu krājas. Turpretī augstāko audžu četrās grupās



1. attēls. Bērza stumbru caurmēra pakāpju sadalījums atšķirīga augstuma (H) kokaudzēs.

bērzi, kuri resnāki par 16 cm, sastāda 30 %, 60 %, 97 % un 99 % no bērzu krājas.

Mūsu pētījuma ietvaros pastāvīgie parauglaukumi ierīkoti meža nogabalos, kuros bērzu vidējais augstums ir dažāds, un ikvienā LVM mežsaimniecībā nogabali ir lokalizēti vairākos iecirkņos. No Meža valsts reģistra datu bāzes izvēlēti nogabali ar bērzu audzes vidējo augstumu 16 m un augstāk. Parauglaukumu izvēlē atteicāmie no tiem nogabaliem, kuri

1. tabula. Bērza un egles kokaudzes parametru aprēķina paraugs
Vidusdaugavas MS Bauskas iec. 13. kv. 7. nog. Ba2-A 1,0 ha

Caurmērs, cm		Augstums, m		Koku skaits, gab.	Šķērs-lauk., m ²	Syumbra tilp., m ³		Tilpums pieaugums, m ³ uz 1mm caurmēra pieauguma	Caurmēra vid. pieaugums, mm	Tilpuma pieaugums, m ³ 10 gados		Kopējais tilp. caurm. pakāpē, m ³
d	d-1	pie d	pie d-1			pie d	pie d-1			1 koka	caurmēra pakāpē	
<i>Bērzs</i>												
16	15	26,5	25,0	5	0,101	0,239	0,200	0,0039	13	0,0507	0,2535	1,195
18	17	27,0	25,5	2	0,051	0,307	0,261	0,046	15	0,0609	0,1380	0,614
20	19	27,0	25,5	6	0,188	0,379	0,325	0,0054	18	0,0972	0,5832	2,274
22	21	27,5	26,0	2	0,076	0,473	0,407	0,0066	20	0,1320	0,2640	0,946
24	23	27,5	26,0	4	0,181	0,560	0,489	0,0071	22	0,1562	0,6248	2,240
26	25	27,5	26,0	4	0,212	0,660	0,580	0,0080	24	0,1920	0,7680	2,640
28	27	27,5	26,0	12	0,739	0,760	0,670	0,0090	36	0,2340	2,8080	9,120
30	29	27,5	26,0	2	0,141	0,870	0,780	0,0090	29	0,2610	0,5220	1,740
32	31	28,0	26,5	5	0,402	1,000	0,900	0,0100	31	0,3100	1,5500	5,000
34	33	28,0	26,5	1	0,091	1,140	1,020	0,0120	33	0,3960	0,3960	1,140
36	35	28,5	27,0	3	0,305	1,290	1,170	0,0110	36	0,3960	1,1880	3,870
38	37	28,5	27,0	4	0,454	1,440	1,300	0,0140	38	0,5320	2,1280	5,760
40	39	29,0	27,5	1	0,126	1,620	1,470	0,0150	40	0,6000	0,6000	1,620
42	41	29,0	27,5	1	0,139	1,790	1,630	0,0160	42	0,6720	0,6720	1,790
				Kopā	52	3,206					12,5855	39,949
				uz 1 ha	520	32,1		uz 1 m² = 0,39 m³ gadā			12,6	399
				G_{vid.} = 0,0617								
								D = 28,0 cm; H = 27,5 m				
<i>Egle II st.</i>												
8	7	8,0	7,0	6	0,030	0,024	0,014	0,0010	16	0,0160	0,0960	0,144
10	9	10,5	9,5	17	0,134	0,044	0,034	0,0010	18	0,0180	0,3060	0,748
12	11	13,0	12,0	16	0,181	0,079	0,062	0,0017	20	0,0340	0,5440	1,264
14	13	15,0	14,0	21	0,323	0,123	0,099	0,0024	22	0,0528	1,1088	2,583
16	15	16,5	15,5	16	0,322	0,174	0,145	0,0029	24	0,0696	1,1136	2,784
18	17	17,5	16,5	9	0,229	0,230	0,195	0,0035	26	0,0910	0,8190	2,070
20	19	18,5	17,5	8	0,251	0,293	0,253	0,0040	28	0,1120	0,8960	2,344
22	21	19,5	18,5	1	0,038	0,374	0,323	0,0051	30	0,1530	0,1530	0,374
24	23	20,0	19,0	2	0,090	0,452	0,395	0,0057	32	0,1824	0,3624	0,904
26	25	20,0	19,0	1	0,053	0,528	0,461	0,0067	34	0,2278	0,2278	0,528
28	27	20,0	19,0	1	0,062	0,062	0,531	0,0073	36	0,2628	0,2628	0,602
30	29	20,0	19,0	1	0,071	0,679	0,604	0,0075	39	0,2925	0,2925	0,679
34	33	20,0	19,0	1	0,091	0,855	0,767	0,0088	44	0,3872	0,3872	0,855
38	37	20,0	19,0	1	0,113	1,035	0,945	0,0090	48	0,4320	0,4320	1,035
				Kopā	101	1,988					7,004	16,914
				uz 1 ha	101	19,9		uz 1 m² = 0,35 m³ gadā			7,0	169
				G_{vid.} = 0,0197								
								D = 15,8 cm; H = 16,0 m				
								Kopā B + E =	568	m ³ ha ⁻¹		
								Koksnes pieaugums =	19,8	m ³ ha ⁻¹ gadā		
												<i>Jāzēcēt bērzi; jāsauglabā egles</i>

cietuši vējgāzēs, kuru kokaudzes struktūra ir uzskatāmi nevienmērīga, vai kuros ir arī citi saskatāmi kaitējumi. Izvēlētās parauglaukumu vietas saskaņotas ar LVM iecirkņa vadītājiem. Ikvienu pastāvīgā parauglaukuma kopplatība ir 0,2 ha, kas iedalīta divās daļās pa 0,1 ha. Vienā parauglaukuma sadaļā (A vai B) paredzēta bērzu izciršana, saglabājot egles. Atsevišķi dastoti bērzi un egles.

Katrā no parauglaukumiem bērzs un egle kā īpaši kokaudzes elementi dastoti 2 cm caurmēra pakāpēs 1,3 m augstumā. Augstuma līknes izveidošanai koku augstums mērīts ar Blume-Leiss augstummēru. Katrā parauglaukumā ar Preslera urbi iegūti paraugi un izmērīti pēdējo 10 gadu eglu un bērzu gadskārtu kopplatumi.

Gadskārtu kopējā platuma un stubra caurmēra sakarību analīzei izveidoti to grafiskie attēli. Kokaudzes dastlapas, augstuma līknes un gadskārtu platuma mērījumu lapas un grafiskie attēli šajā publikācijā nav ievietoti. Izmantojot iegūtos rādītājus, kokaudzes parametri aprēķināti kamerāli. Uzskatām par nepieciešamu arhīvā saglabāt kokaudžu parametru aprēķina veidlapas, lai, dastojot parauglaukumus pēc 5 un 10 gadiem, dati būtu salīdzināmi pa caurmēra pakāpēm.

REZULTĀTI UN DISKUSIJA

MATEMĀTISKO SAKARĪBU ANALĪZE BĒRZA NOGABALOS STARP KOKAUDZES PARAMETRIEM

Datu bāzē iekļautās inventarizācijas izpēte iesākta, aprēķinot datu korelācijas koeficientus abās augšanas apstākļu grupās (sausieņi, āreņi, kūdreņi un slapjaini, purvaini); bērzu valdaudzi raksturo 5 parametri, eglu otro stāvu – 6 parametri. Starp kokaudzes parametriem korelācijas koeficienti slapjainu un purvainu augšanas apstākļos pārliecinoši ilustrē pašreizējo kokaudžu līdzību kokaudzēm sausieņu un meliorētajos meža tipos. Lietderīgi akcentēt, ka slapjainu un purvainu meža tipi netiek iekļauti iecerētā salikto bērza audžu apsaimniekošanas modeļa izstrādē.

Likumsakarību izpratnei ikvienā mežsaimniecībā izveidota datu korelācijas matrica no kokaudzes rādītājiem inventarizācijas datu bāzē. Korelatīvās sakarības starp kokaudzes parametriem šajā darbā ilustrētas ar vienu mežsaimniecību, proti, Dienvidkurzemes MS, kurā bērza salikto tīraudžu skaits ir vislielākais – 1184 nogabali (2. tabula).

2. tabula. Pāru korelācijas koeficienti starp salikto bērza audžu ar egles otro stāvu parametriem

Dienvidkurzemes MS ($H > 15$ m)

Sausieni, āreņi, kūdreni (n = 1033)											
	<i>V1</i>	<i>G1</i>	<i>A10</i>	<i>H10</i>	<i>D10</i>	<i>A22</i>	<i>V22</i>	<i>G2</i>	<i>N2</i>	<i>H22</i>	<i>D22</i>
<i>V1</i>	1	0,96	0,13	0,62	0,52	0,11	0,12	0,09	-0,01	0,09	0,05
<i>G1</i>	0,96	1	0,03	0,42	0,32	0,02	0,09	0,08	0,02	0,03	0,00
<i>A10</i>	0,13	0,03	1	0,38	0,50	0,84	0,22	0,08	-0,26	0,38	0,37
<i>H10</i>	0,65	0,42	0,38	1	0,88	0,36	0,14	0,07	-0,11	0,21	0,15
<i>D10</i>	0,52	0,32	0,50	0,88	1	0,43	0,12	0,05	-0,14	0,22	0,19
<i>A22</i>	0,11	0,02	0,84	0,36	0,43	1	0,22	0,10	-0,22	0,36	0,35
<i>V22</i>	0,12	0,09	0,22	0,14	0,12	0,22	1	0,93	0,33	0,51	0,39
<i>G2</i>	0,09	0,08	0,08	0,07	0,05	0,10	0,93	1	0,60	0,21	0,11
<i>N2</i>	-0,01	0,02	-0,26	-0,11	-0,14	-0,22	0,33	0,60	1	-0,46	-0,57
<i>H22</i>	0,09	0,03	0,38	0,21	0,22	0,36	0,51	0,21	-0,46	1	0,89
<i>D22</i>	0,05	0,00	0,37	0,15	0,19	0,35	0,39	0,11	-0,57	0,89	1
Slapjaini, purvaini (n = 151)											
	<i>V1</i>	<i>G1</i>	<i>A10</i>	<i>H10</i>	<i>D10</i>	<i>A22</i>	<i>V22</i>	<i>G2</i>	<i>N2</i>	<i>H22</i>	<i>D22</i>
<i>V1</i>	1	0,94	0,03	0,64	0,60	0,05	0,05	0,01	-0,10	0,11	0,17
<i>G1</i>	0,94	1	0,01	0,36	0,32	0,04	0,07	0,05	0,00	0,05	0,10
<i>A10</i>	0,03	0,01	1	0,09	0,18	0,93	0,21	0,07	-0,30	0,49	0,47
<i>H10</i>	0,64	0,36	0,09	1	0,95	0,08	0,02	-0,06	-0,25	0,19	0,24
<i>D10</i>	0,60	0,32	0,18	0,95	1	0,16	0,05	-0,03	-0,23	0,24	0,27
<i>A22</i>	0,05	0,04	0,93	0,08	0,16	1	0,22	0,11	-0,23	0,44	0,46
<i>V22</i>	0,05	0,07	0,21	0,02	0,05	0,22	1	0,94	0,29	0,50	0,45
<i>G2</i>	0,01	0,05	0,07	-0,06	-0,03	0,11	0,94	1	0,54	0,20	0,20
<i>N2</i>	-0,10	0,00	-0,30	-0,25	-0,23	-0,23	0,29	0,54	1	-0,46	-0,59
<i>H22</i>	0,11	0,05	0,49	0,19	0,24	0,44	0,50	0,20	-0,46	1	0,80
<i>D22</i>	0,17	0,10	0,47	0,24	0,27	0,46	0,45	0,20	-0,59	0,80	1

Apzīmējumi: *V1* – valdaudzdes krāja, $m^3 ha^{-1}$; *G1* – valdaudzdes šķērslaukums, $m^2 ha^{-1}$; *A10* – valdaudzdes vecums, gadi; *H10* – valdaudzdes augstums, m; *D10* – valdaudzdes caurmērs, cm; *A22* – II stāva vecums, gadi; *V22* – II stāva krāja, $m^3 ha^{-1}$; *G2* – 2. stāva šķērslaukums, $m^2 ha^{-1}$; *N2* – 2. stāva koku skaits, gab. ha^{-1} ; *H22* – II stāva augstums, m; *D22* – II stāva caurmērs, cm.

Korelācijas koeficientu matricā akcentēti izdalīti divi rādītāji, kas ikvienā ailē raksturo visciešākās sakarības starp kokaudžu parametriem. Pārliecinošas sakarības parādās vienīgi bērza un egļu paraugkopu ietvaros. Dati norāda, ka izstrādājot modeli, jārēķinās, ka bērzu audzes parametri statistiski neietekmē otrā stāva egļu parametrus.

Uzsākot bērza saliktu audžu apsaimniekošanas modeļa izstrādi, salīdzināti inventarizācijas datu bāzes rādītāji ar 2737 nogabaliem, kas četrās mežsaimniecībās un valsts zinātniskās izpētes mežos nosacīti pārsedz Latvijas teritoriju (3. tabula).

3. tabula. Bērza tīraudžu ($H \geq 15$ m) ar egles otro stāvu nogabalu skaits un korelācijas koeficientu salīdzinājums 4 mežsaimniecībās un valsts zinātniskās izpētes mežos

	Sausieni, āreņi, kūdreņi	Slapjaini, purvaini
	Nogabalu skaits	
Ziemeļlatgales MS (ZL)	325	91
Dienvidkurzemes MS (DK)	1033	151
Rietumvidzemes MS (RV)	757	97
Zinātniskās izpētes meži (ZM)	253	23
Vidusdaugavas MS (VD)	369	62
	Pāru korelācijas koeficienti	
	<i>Valdaudzes vecums (A10) – valdaudzes koksnes krāja (V1)</i>	
ZL	0,42	-0,01
DK	0,13	0,03
RV	0,24	0,09
ZM	0,12	-0,08
VD	0,15	-0,15
	<i>Valdaudzes vecums (A10) – valdaudzes augstums (H10)</i>	
ZL	0,54	0,27
DK	0,38	0,09
RV	0,36	0,36
ZM	0,47	0,16
VD	0,29	0,11
	<i>Valdaudzes augstums (H10) – valdaudzes koksnes krāja (V1)</i>	
ZL	0,66	0,74
DK	0,65	0,64
RV	0,71	0,82
ZM	0,72	0,67
VD	0,75	0,79
	<i>Valdaudzes vecums (A10) – valdaudzes vid. caurmērs (D10)</i>	
ZL	0,74	0,27
DK	0,50	0,18
RV	0,71	0,69
ZM	0,76	0,78
VD	0,67	0,68
	<i>Valdaudzes vidējais augstums (H10) – vidējais caurmērs (D10)</i>	
ZL	0,75	0,72
DK	0,88	0,95
RV	0,72	0,77
ZM	0,76	0,77
VD	0,72	0,60

	Sausieni, āreņi, kūdreņi	Slapjaini, purvaini
	Nogabalu skaits	
	<i>Valdaudzes vid. augstums (H10) – valdaudzes šķērslaukums (G1)</i>	
ZL	0,29	0,43
DK	0,42	0,36
RV	0,35	0,47
ZM	0,38	0,42
VD	0,40	0,43
	<i>Valdaudzes koksnes krāja (V1) – egles II stāva krāja (V22)</i>	
ZL	0,16	0,22
DK	0,12	0,05
RV	0,19	0,27
ZM	0,29	0,17
VD	0,16	0,29
	<i>Valdaudzes vecums (A10) – egles II stāva vecums (A22)</i>	
ZL	0,76	0,78
DK	0,84	0,93
RV	0,82	0,76
ZM	0,82	0,81
VD	0,81	0,79
	<i>Valdaudzes vid. augstums (H10) – egles II stāva vecums (A22)</i>	
ZL	0,47	0,36
DK	0,36	0,08
RV	0,43	0,29
ZM	0,36	0,12
VD	0,32	0,29
	<i>Valdaudzes vid. caurmērs (D10) – egles II stāva vecums (A22)</i>	
ZL	0,62	0,62
DK	0,43	0,16
RV	0,64	0,51
ZM	0,63	0,57
VD	0,61	0,62
	<i>Valdaudzes vid. augstums (H10) – egles II stāva vid. augstums (H22)</i>	
ZL	0,38	0,38
DK	0,21	0,19
RV	0,52	0,44
ZM	0,51	0,42
VD	0,45	0,45
	<i>Visi valdaudzes parametri – egles II stāva kociņu skaits (N2)</i>	
ZL	-0,13...-0,28	-0,09...-0,32
DK	0,02...-0,26	0,00...-0,30
RV	-0,02...-0,48	-0,03...-0,57
ZM	0,13...-0,39	0,06...-0,56
VD	-0,08...-0,32	-0,39...0,35
	<i>Otrā stāva kociņu skaits (N2) – egles II stāva krāja (V22)</i>	
ZL	0,21	0,16
DK	0,33	0,29
RV	0,10	-0,09

	Sausieni, āreņi, kūdreņi	Slapjaini, purvaini
	Nogabalu skaits	
ZM	0,10	0,83
VD	0,07	-0,34
	<i>Egles II stāva vecums (A22) – otrā II kociņu skaits (N2)</i>	
ZL	-0,29	-0,25
DK	-0,22	-0,23
RV	-0,44	-0,47
ZM	-0,39	-0,40
VD	-0,35	-0,36
	<i>II stāva kociņu skaits (N2) – II stāva vid. caurmērs (D22)</i>	
ZL	-0,56	-0,56
DK	-0,57	-0,59
RV	-0,72	0,72
ZM	-0,63	-0,75
VD	-0,67	-0,79
	<i>II stāva kociņu vid. augstums (H22) – II stāva kociņu skaits (N2)</i>	
ZL	-0,50	-0,50
DK	-0,46	-0,46
RV	-0,67	-0,73
ZM	-0,57	-0,66
VD	-0,55	-0,69
	<i>Egles II stāva vid. augstums (H22) – egles II stāva krāja (V22)</i>	
ZL	0,59	0,71
DK	0,51	0,50
RV	0,54	0,62
ZM	0,50	-0,28
VD	0,69	0,73
	<i>Egles II stāva vid. caurmērs (D22) – egles II stāva krāja (V22)</i>	
ZL	0,51	0,66
DK	0,39	0,45
RV	0,50	0,60
ZM	0,40	-0,37
VD	0,60	0,65

Analizējot audžu parametru sakarības, iegūti šādi rādītāji (komentāri par 3. tabulu):

1. Valdaudzes koksnes krāja neatbilst bērzu kokaudzes vecumam.
2. Valdaudzes vecums vāji korelē ar valdaudzes augstumu.
3. Valdaudzes augstums cieši pozitīvi korelē ar valdaudzes krāju.
4. Valdaudzes vecums ciešāk par augstumu korelē ar valdaudzes vidējo caurmēru.
5. Valdaudzes vidējais augstums cieši korelē ar valdaudzes vidējo caurmēru.

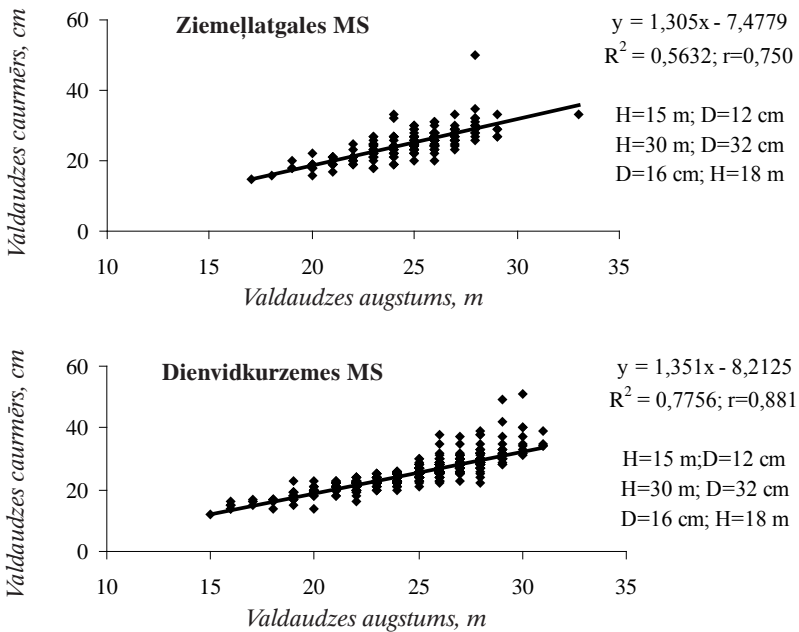
6. Valdaudzes vidējais augstums vāji korelē ar valdaudzes šķērslaukumu.
7. Valdaudzes krāja vāji korelē ar otrā stāva egļu krāju; sakarība tomēr ir pozitīva.
8. Egles otrā stāva vecums cieši pozitīvi korelē ar valdaudzes vecumu. Datu bāzē ievietotie rādītāji visticamāk mehāniski iegūti, egles otrā stāva vecumu mehāniski pielīdzinot valdaudzes vecumam.
9. Egles otrā stāva vecums pozitīvi vāji korelē ar valdaudzes vidējo augstumu.
10. Egles otrā stāva vecums pozitīvi apmierinoši korelē ar valdaudzes vidējo caurmēru.
11. Egles otrā stāva koku vidējais augstums pozitīvi apmierinoši korelē ar valdaudzes vidējo augstumu.
12. Egles otrā stāva kociņu skaits negatīvi un vāji korelē ar visiem valdaudzes parametriem.
13. Egles otrā stāva kociņu skaits vāji un negatīvi korelē ar egles otrā stāva krāju.
14. Egles otrā stāva kociņu skaits vāji un negatīvi korelē ar eglīšu vecumu.
15. Egles otrā stāva kociņu skaits cieši negatīvi korelē ar eglīšu vidējo caurmēru; jo mazāks koku skaits egles otrajā stāvā, jo tie resnāki.
16. Egles otrā stāva vidējais augstums negatīvi apmierinoši korelē ar kociņu skaitu.
17. Egles otrā stāva vidējais augstums pozitīvi apmierinoši korelē ar otrā stāva krāju.
18. Egles otrā stāva vidējais caurmērs pozitīvi apmierinoši korelē ar otrā stāva krāju.

Korelācijas koeficientu matricas, kas veidotas, apstrādājot informācijas datu bāzi par AS LVM četrām mežsaimniecībām un valsts zinātniskās izpētes mežiem, viennozīmīgi ilustrē, ka bērzu vidējais caurmērs visbiežāk saistīts ar kokaudzes vidējo augstumu ($R = 0,72...0,88$), kas savukārt ir visvieglāk izmērāmais kokaudzes parametrs.

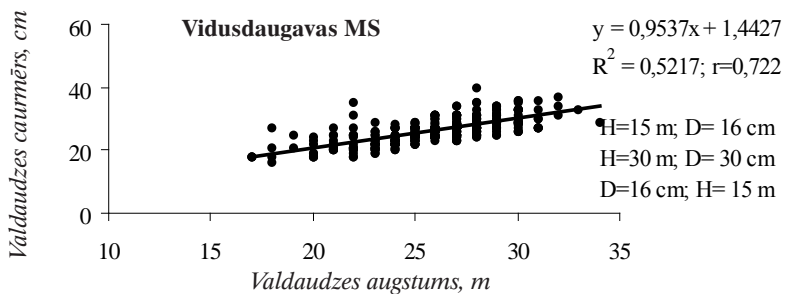
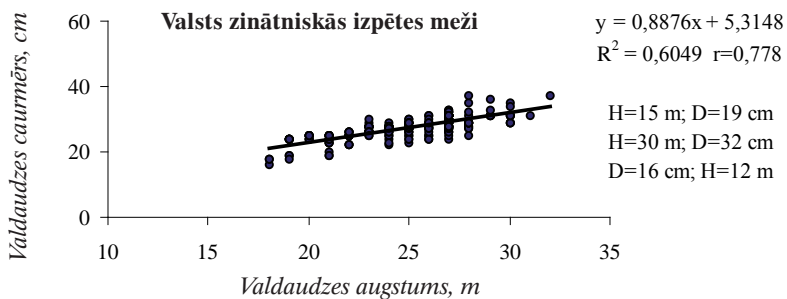
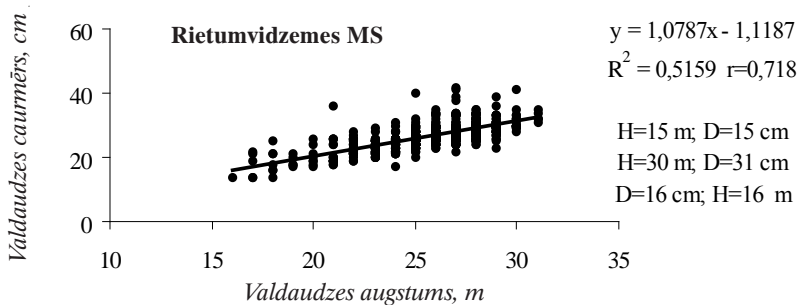
Izveidojot bērza audžu rekonstrukcijas modeli, uzskatām, ka viens no finierkluču svarīgākajiem rādītājiem ir valdaudzes stumbru vidējais caurmērs, kas lielāks par 16 cm. Ikvienā no piecām paraugkopām augšanas apstākļu grupā, t.i., sausieņi, āreņi, kūdreņi iecerēto vidējo kokaudzes caurmēru $D = 16$ cm audzes sasniedz pie nedaudz atšķirīgiem vidējiem augstumiem.

Datu statistiskie rādītāji norāda, ka Ziemeļlatgales un Dienvidkurzemes mežsaimniecību bērzu kokaudzes vidējais caurmērs ir vienāds vai lielāks par 16 cm, ja kokaudzes vidējais augstums pārsniedz 18 m (2. attēls). Caurmēra 16 cm kontrolskaitlis Rietumvidzemes MS ir pie 16 m, Vidusdaugavas MS $H = 15$ m un valsts zinātniskās izpētes mežos $H = 12$ m. Pie kokaudzes vidējā augstuma $H = 30$ m visās mežsaimniecībās visticamākais bērza audzes vidējais caurmērs krūšaugstumā ir 30-32 cm.

Valdaudzes vidējo H un D sakarību grafiskie attēli un aprēķinātie regresijas vienādojumi ieskicē, ka analizētajās paraugkopās slaidākas bērzu vidēja vecuma audzes ir Dienvidkurzemes MS, kur pie $D = 16$ cm $HD - 1 = 1,12$, bet valsts zinātniskās izpētes mežos bērza kokaudzes ir strupākas un pie $D = 16$ cm $HD - 1 = 0,75$. Dienvidkurzemes MS bērzu kokaudzes visticamākā krāja pie vidējā caurmēra $D = 16$ cm ir $V = 165 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$, bet valsts zinātniskās izpētes mežu paraugkopā $V = 78 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$.



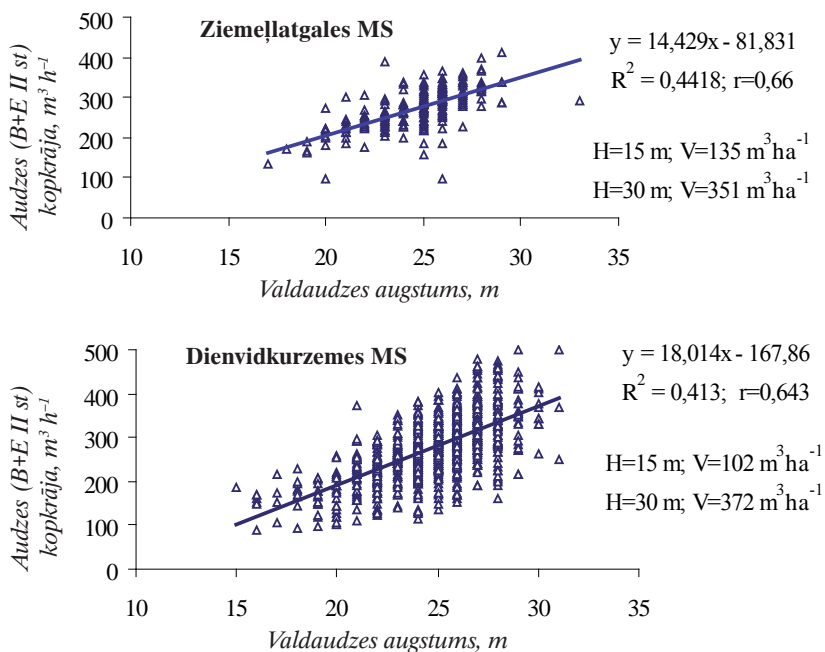
2. attēls. Bērza valdaudzes vidējā augstuma un stumbru vidējā caurmēra sakarības sausieņu, āreņu, kūdreņu saliktajā audzēs.



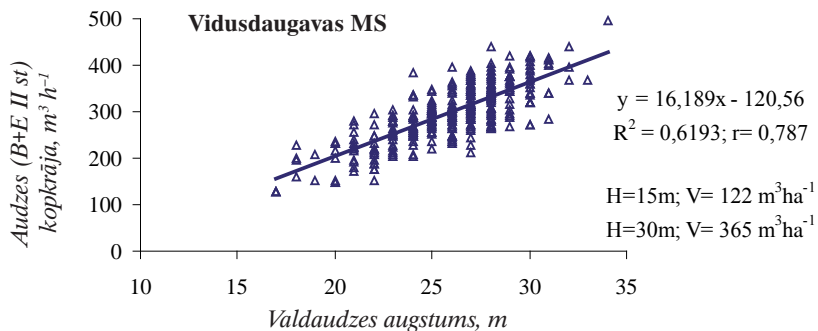
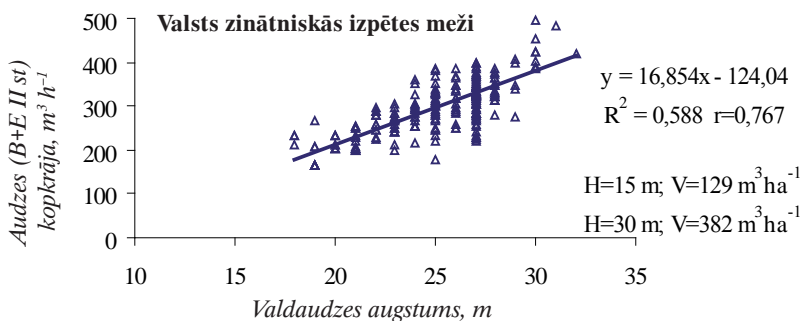
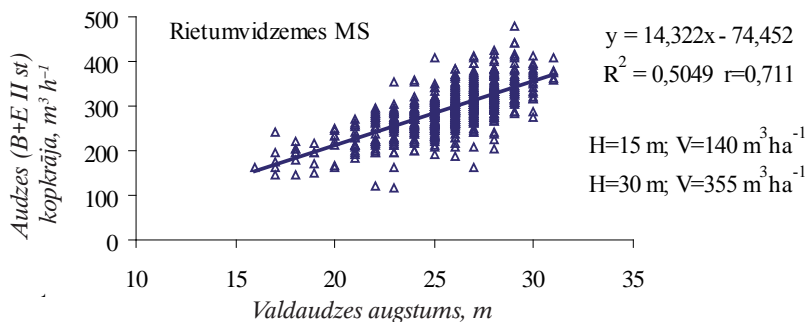
2. attēls (turpinājums). Bērza valdaudzes vidējā augstuma un stumbru vidējā caurmēra sakarības sausieņu, āreņu, kūdreņu saliktajā audzēs.

Pieņemot, ka saliktās bērzu kokaudzēs valdaudzēs augstums $H \approx 25$ m (1. attēls), un mūsu paraugkopās ar tādu augstumu vidējais caurmērs Ziemeļlatgales MS $D = 26$ cm, Dienvidkurzemes MS $D = 26$ cm, Rietumvidzemes MS $D = 26$ cm, valsts zinātniskās izpētes mežos $D = 28$ cm un Vidusdaugavas MS $D = 25$ cm.

Pārskatot kokaudzēs kopkrāju kā valdaudzēs vidējā augstuma funkciju četrās MS un valsts zinātniskās izpētes mežos, novērtēts visticamākais kopkrājas apjoms pie diviem intervāla augstumiem – 15 m un 30 m (3. attēls). Izvēlētajās audzēs vidējā augstuma intervāla sākumā pie $H = 15$ m audžu kopkrāja Dienvidkurzemes MS $V = 102$ m³ ha⁻¹; Vidusdaugavas MS – 122 m³ ha⁻¹; valsts zinātniskās izpētes mežos $V = 129$ m³ ha⁻¹; Ziemeļlatgales MS $V = 135$ m³ ha⁻¹ un Rietumvidzemes MS $V = 140$ m³ ha⁻¹. Augstuma intervāla noslēgumā pie $H = 30$ m Ziemeļlatgales MS $V = 351$ m³ ha⁻¹; Rietumvidzemes MS $V = 355$ m³ ha⁻¹;



3. attēls. Audzes kopkrājas un valdaudzēs vidējā augstuma sakarības saliktajās audzēs sausieņos, āreņos un kūdreņos.



3. attēls (turpinājums). Audzes kopkrājas un valdaudzes vidējā augstuma sakarības saliktajās audzēs sausieņos, āreņos un kūdreņos.

Vidusdaugavas MS $V = 365 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$; Dienvidkurzemes MS $V = 372 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ un valsts zinātniskās izpētes mežos $V = 382 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$. Izvēlētās audzes un pastāvīgie parauglaukumi valsts zinātniskās izpētes mežos ierīkoti Auces, Jelgavas, Kalsnavas un Mežoles meža novados, un kokaudžu teritoriālā izkliede te ir lielāka, salīdzinot ar audžu koncentrēšanos ikvienā no četrām mežsaimniecībām, piemēram, Rietumvidzemes MS.

Valdaudzes augstumam (datu bāzē H10) pieaugot par 1,0 m, kopkrājas ($B + E_{\text{Ist}}$) atšķirības sekojošas: krāja palielinās Rietumvidzemes MS par $14,3 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$; Ziemeļlatgales MS – par $14,4 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$; Vidusdaugavas MS – par $16,2 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$; valsts zinātniskās izpētes mežos – par $16,8 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$, Dienvidkurzemes MS – par $18,0 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$.

Visbiežāk sastopamo audžu sadalījumā pie $H = 25 \text{ m}$ kokaudžu kopkrājas visticamākā teritoriālā izkliede ir mazsvarīga: Ziemeļlatgales MS $V = 276 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$, Dienvidkurzemes MS $V = 284 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$, Rietumvidzemes MS $V = 283 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$, valsts zinātniskās izpētes mežos $V = 298 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ un Vidusdaugavas MS $V = 284 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$.

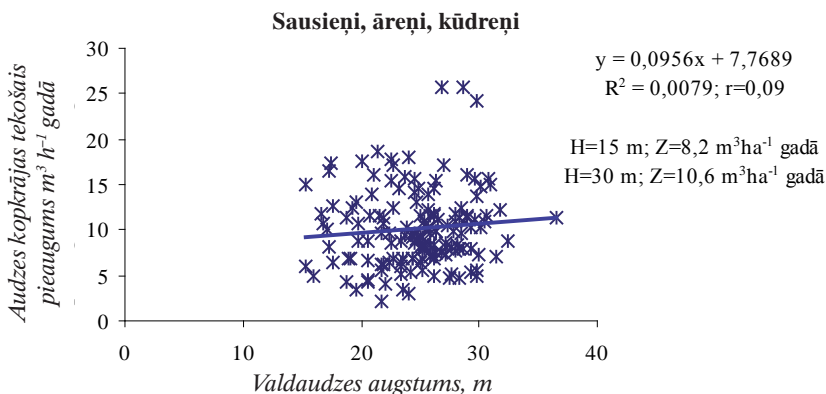
Mūsu pētījumā kokaudzes dominējošais elements ir egles otrais stāvs. Izvēloties bērzu saliktās audzes inventarizācijas datu bāzē un tās rekogniscējot dabā, vizuāli nesakrita egles otrā stāva kopskats – dabā otrā stāva krāja izskatījās lielāka nekā tā ir uzrādīta datu bāzē.

Šajā publikācijā uzskatām par lietderīgu salīdzināt meža nogabalu inventarizācijas datu bāzes rādītājus ar pastāvīgo parauglaukumu datiem.

Visā Latvijas teritorijā nacionālā meža resursu monitoringa ietvaros tiek aprēķināta audzes kopkrājas ražība (krājas tekošais pieaugums) $\text{m}^3 \text{ ha}^{-1}$ gadā. Parastajā meža inventarizācijā tas netiek darīts. Kopkrājas tekošais pieaugums (4. attēls) nekorelē ar valdaudzes augstuma rādītājiem 15-35 m intervālā ($r = 0,1$).

Mūsu pastāvīgo parauglaukumu bērzu valdaudžu izvēles metodika rosina izvēlēties meža nogabalus ar akcentētu otrā stāva svarīgu līdzdalību kokaudzes kopkrājā. Monitoringa datu paraugkopā šāds ierobežojums neiekļaujas, un kopkrājas tekošais pieaugums tur galvenokārt veidojas no bērza valdaudzes tekošā pieauguma (4. attēls).

Mūsu pastāvīgajos parauglaukumos bērza tekošā pieauguma mērījumi un aprēķini ir atbilstoši salīdzināmi ar nacionālā meža monitoringa mērījumiem. Pastāvīgajos parauglaukumos bērza krājas tekošais pieaugums nekorelē ($r = 0,05$) ar valdaudzes augstuma rādītājiem (5. attēls); egles otrā stāva krājas tekošais pieaugums kaut vāji, bet tomēr

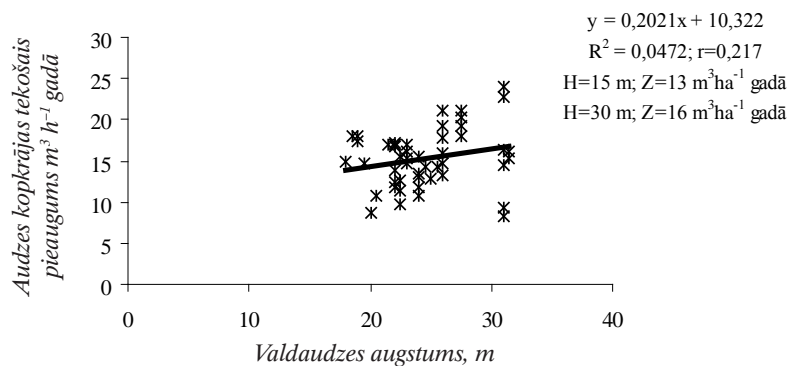
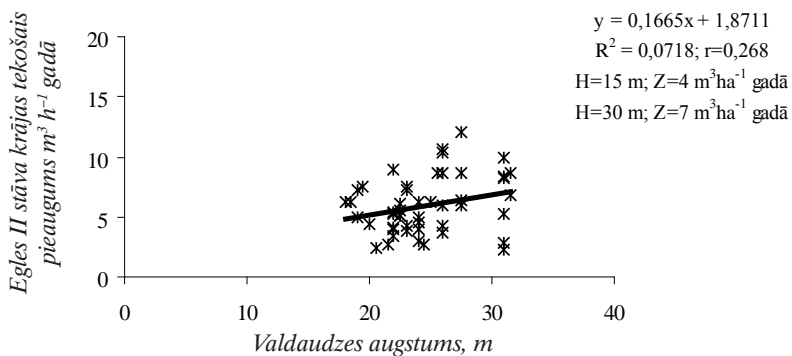
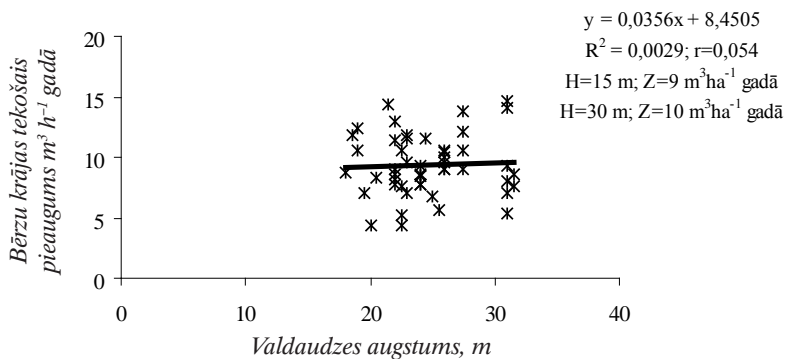


4. attēls. Audzes kopkrājas tekošais pieaugums kā valdaudzes augstuma funkcija nacionālā meža monitoringa mērījumos.

pozitīvi korelē ($r = 0,27$) ar bērza augstumu. Pieļaujams, ka egles otrā stāva krājas tekošais pieaugums ir ietekmējams arī nacionālā meža resursu monitoringa kopkrājas ($B + E_{\text{Ist}}$) vidējā tekošā pieauguma palielināšanos par 28 m³ ha⁻¹ gadā, bērza augstumam H mainoties no 15 m līdz 30 m. Pastāvīgajos parauglaukumos kopkrājas tekošais pieaugums ir līdzvērtīgs (3,0 m³ ha⁻¹ gadā) un pieaug, palielinoties valdaudzes augstumam intervālā no 15 m līdz 30 m, kaut šajā intervālā bērza krājas tekošais pieaugums visticamāk nepalielinās. Par svarīgu rādītāju uzskatām bērza kokaudžu krājas nemainīgo tekošā pieauguma visticamāko rādītāju 9,4 m³ ha⁻¹ gadā augstuma intervālā no 18 m līdz 32 m.

Ignorējot nogabalu inventarizācijas datu bāzē iekļautos rādītājus par mūsu izpētes elementiem, kā etalonu izmantojam izretināto bērza jaunaudžu elitārajos parauglaukumos (Zālītis, Jansons, 2009) izmērītos koksnes krājas rādītājus, lai novērtētu šajā darbā iegūtos kokaudzes mērījumu datus. Uz etalona krājas rādītāju fona, kas svārstās robežās 200 m³ ha⁻¹...500 m³ ha⁻¹, 6. attēlā parādīti saliktās bērzu kopkrājas dati mūsu no jauna ierīkotajos parauglaukumos.

Kokaudzes parametri (bērza vidējais augstums H_B , bērza krāja V_B , audzes kopkrāja V_{B+E} , egles otrā stāva krāja V_E , bērzu krājas tekošais pieaugums i_V) uzskatāmi salīdzināmi ar bērzu tīraudzes krāju mērķtiecīgi izveidotās intensīvi izretinātās jaunaudzēs. Elitāri izveidotās bērzu

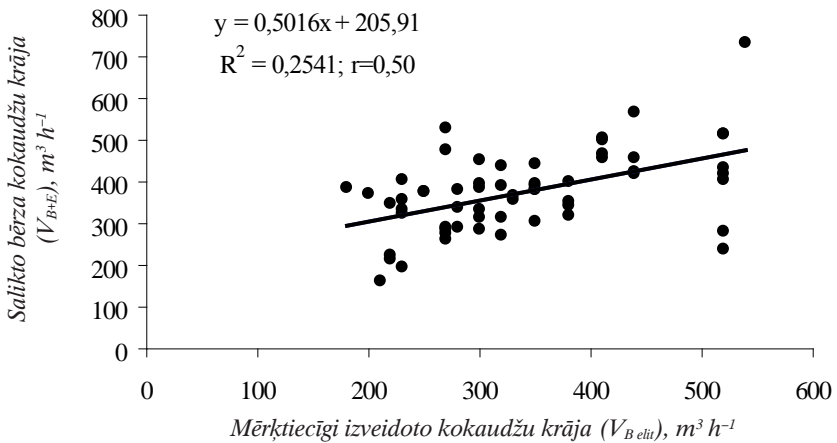


5. attēls. Bērzu audzes augstums un koksnes kopkrājas tekošais pieaugums pastāvīgajos parauglaukumos.

tīraudzēs krāja $200 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ ir pie 19 m kokaudzes vidējā augstuma (Zālītis, Jansons, 2009). Nekoptās it kā pārbiezinātās bērzu audzēs bez egles otrā stāva kokaudzes krājas visticamākais rādītājs $V_B = 237 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ pie $H_B = 19 \text{ m}$. Ar egles otro stāvu pie bērza valdaudzes $H_B = 19 \text{ m}$ saliktās kokaudzes kopkrāja, visticamāk, $V_{B+E} = 306 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$. Varam pieņemt, ka pie šāda augstuma egles otrā stāva krāja saliktās audzēs $V_E = 69 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$.

Mērķtiecīgi izveidotās pieaugušās bērzu tīraudzēs koksnes krāja $V_B = 500 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$, visticamāk, pie $H_B = 30 \text{ m}$. Nekoptajās bērzu audzēs koksnes krāja pastāvīgajos parauglaukumos $V_B = 289 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ pie šāda H_B , bet saliktajās bērzu audzēs ar egles otro stāvu kopkrāja $V_{B+E} = 457 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ (6. attēls). Kokaudzes parametri ilustrē, ka jaunaudžu izretināšanas rezultātā bērzu tīraudzēs krāja $V_B = 500 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ ir par $43 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ lielāka nekā saliktajās bērzu audzēs ar egles otro stāvu.

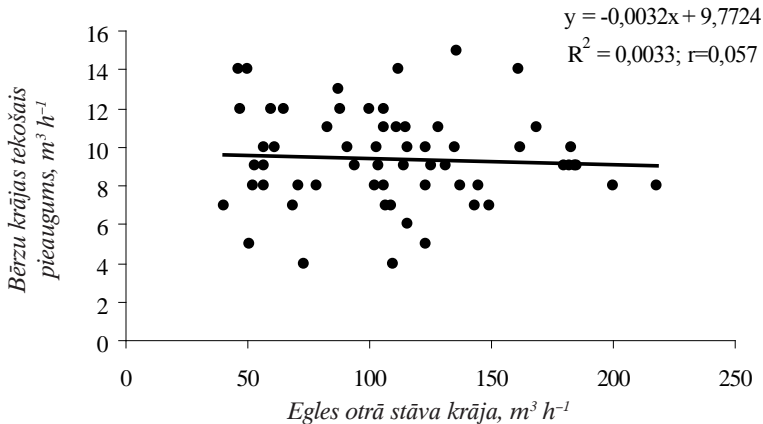
Nogabalu inventarizācijas datu bāzē, kas ietver arī mērķtiecīgi izveidotās kokaudzes, bērzu tīraudzēs valdaudzes vidējā krāja ir $270 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ pie $H_B = 30 \text{ m}$, kas par $19 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ ir mazāka par krāju mūsu parauglaukumos ar saliktām bērzu audzēm – $289 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$. Pie audzes $H_B = 30 \text{ m}$ egļu otrā stāva krāja parauglaukumos vidēji sasniedz $168 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$, kas par $99 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ pārsniedz $69 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ pie $H_B = 19 \text{ m}$.



6. attēls. Salikto bērza kokaudžu krājas (V_{B+E}) salīdzinājums jaunajos parauglaukumos ar mērķtiecīgi izveidoto kokaudžu krāju ($V_{B,elit}$).

Mūsu ievāktie dati neapstiprina pieņēmumu par egles otrā stāva it kā negatīvo ietekmi uz valdaudzes bērzu ražību. Bērza krājas tekošais pieaugums i_V robežās no $4 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ līdz $15 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ nekorelē ($r = 0,057$) ar egles otrā stāva krāju robežās $V_E = 40 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1} \dots 220 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ (7. attēls). Neatkarīgi no egles otrā stāva klātbūtnes saliktajās bērzu audzēs, tās krājas tekošais pieaugums $i_V = 9,5 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$. Mūsu mērījumu rezultāti neapstiprina kopšanas cirtes nepieciešamību, cerot, ka saliktajās audzēs bērza valdaudzes ražība ticami paaugstināsies pēc egles otrā stāva izvākšanas.

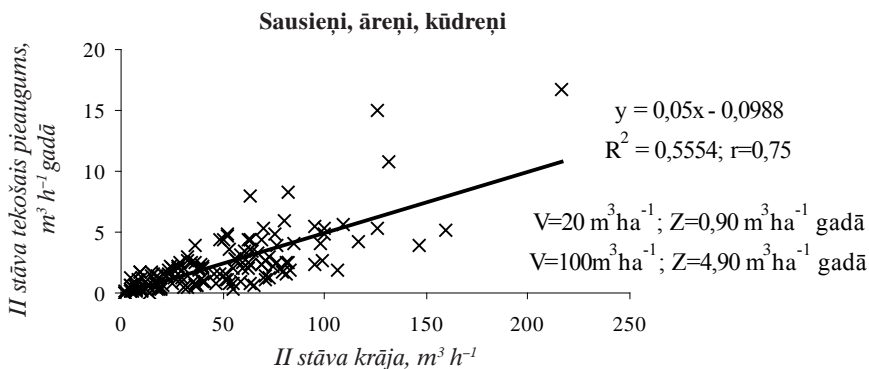
Zinātniskajā praksē mežkopības pasākumu lietderība pārbaudāma daudzos līdzīgos nogabalos. No 60 pastāvīgiem parauglaukumiem varam izveidot divas paraugkopas. Vienā paraugkopā egles krāja ir relatīvi neliela, un izlases kopums ir $40\text{-}100 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$. Otrajā paraugkopā egles krāja ir liela un variē robežās $101\text{-}218 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$. Bērza krājas vidējais tekošais pieaugums pirmajā paraugkopā svārstās robežās no $4 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ līdz $14 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$; otrajā paraugkopā – no $4 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ līdz $15 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$. Neatkarīgi no izcirstās egļu krājas saglabājas iespēja kļūmīgi izvēlēties tādu nogabalu, lai uzskatāmi dabā demonstrētu, ka egles otrā stāva izciršana tomēr veicina augstražīgu bērza kokaudzes izveidošanos. Apstiprinās paruna – ikviens meža nogabals kaut ko parāda, bet viens meža nogabals neko nepierāda.



7. attēls. Egles otrā stāva krāja un bērzu krājas tekošais pieaugums.

Īpaši analizējot otrā stāva egles krājas apjomu kā argumentu un krājas tekošo pieaugumu kā funkciju regresijas vienādojumus, grafiskais attēls parāda samērā ciešu sakarību starp nacionālā meža monitoringa rādītājiem (8. attēls). Starp nogabaliem otrā stāva ražība ir izklidēta, taču visticamākā iespēja ir nelielais krājas tekošais pieaugums: pie $V = 20 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ tekošais pieaugums visos augšanas apstākļos ir tikai $0,90 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ gadā. Nogabalos ar biezu otro stāvu pie krājas apjoma $V = 100 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ tekošais pieaugums sasniedz $4,9 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ gadā. Darba turpmākajā izklāstā matemātiskās sakarības salīdzinātas ar pastāvīgo parauglaukumu datiem, kas pie $V = 100 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ ir $5,4 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ gadā.

Atbilstoši kokaudzes parametru korelācijas matricai (3. tabula), egles otrā stāva krāja kā egles augstuma funkcija salīdzināta piecu teritoriālo vienību meža nogabalu inventarizācijas datu bāzēs. Apvienojot vienā paraugkopā piecu inventarizācijas datu bāžu rādītājus, iegūstam orientējošu priekšstatu par diviem svarīgākajiem egles otrā stāva parametriem: visticamākais, ka $H \approx 12,0 \text{ m}$ un koksnes krāja $V \approx 40 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ (4. tabula). Šie rādītāji šķietami atbilst citu zinātnieku publicētām atziņām par egles otro stāvu pirms apmēram 50 gadiem.



8. attēls. Sakarības starp egles otrā stāva krāju un koksnes tekošo pieaugumu nacionālā meža monitoringa mērījumos.

4. tabula. Nogabalu vidējie parametri inventarizācijas datu bāzē saliktajās bērzu audzēs Ziemeļlatgales, Dienvidkurzemes, Rietumvidzemes, Vidusdaugavas mežsaimniecībās un valsts zinātniskās izpētes mežos

Sausieni, āreņi, kūdreņi											
Stat. rādītāji	V1	G1	A10	H10	D10	A22	V22	G2	N2	H22	D22
Aritm. vidējais	242	21,2	75	25,1	25,8	60	42,6	5,9	530	12,4	12,6
Standartklūda	1,1	0,08	0,3	0,05	0,08	0,3	0,3	0,04	5	0,05	0,05
Standartnovirze	58	4,0	15	2,7	4,0	13	17,5	2,1	270	2,5	2,7
Ekscess	0,53	1,06	0,10	0,43	2,44	-0,22	4,78	4,54	12,25	0,93	2,63
Asimetrija	-0,10	-0,33	0,41	-0,58	0,34	0,05	1,36	1,30	2,40	0,25	0,57
Mīnimums	53	6	22	15	12	10	6	1	56	4	3
Maksimums	471	34	130	34	51	100	180	22	3416	26	30
Skaits	2807	2807	2807	2807	2807	2807	2807	2807	2807	2807	2807

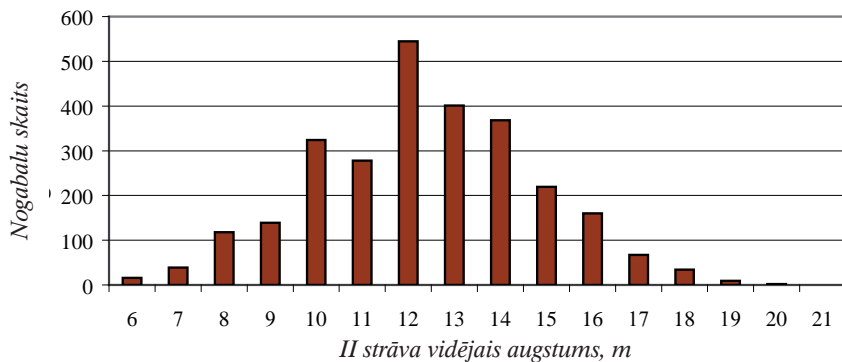
Četrās mežsaimniecībās un valsts zinātniskās izpētes mežos sakārtotie egles otrā stāva kokaudžu parametri inventarizācijas datu bāzē veido empīriskos sadalījumus, kas ilustrē vidējā augstuma, stumbru skaita, vidējā caurmēra, audzes šķērslaukuma un krājas variēšanas likumsakarības. Mūsu pastāvīgajos parauglaukumos (5. tabula) kokaudzes parametru empīriskie rādītāji (PL) ir uzskatāmi salīdzināmi ar datu bāzes (DB) parametru sadalījumiem.

Egles otrā stāva kokaudzes **vidējā augstuma** abās paraugkopās (9. attēls) empīriskā sadalījuma histogrammā asimetrijas ($A_{DB} = 0,25$; $A_{PL} = -0,07$) un ekscesa ($E_{DB} = 1,01$; $E_{PL} = -0,36$) vērtības ir niecīgas, bet parauglaukumu sadalījumu vidējo aritmētisko lielumu atšķirības tomēr ir statistiski būtiskas: $\bar{H}_{DB} = 12,4$ m un $\bar{H}_{PL} = 13,5$ m; $t_{\text{fakt}} = 2,73 > t_{0,05} = 1,96$.

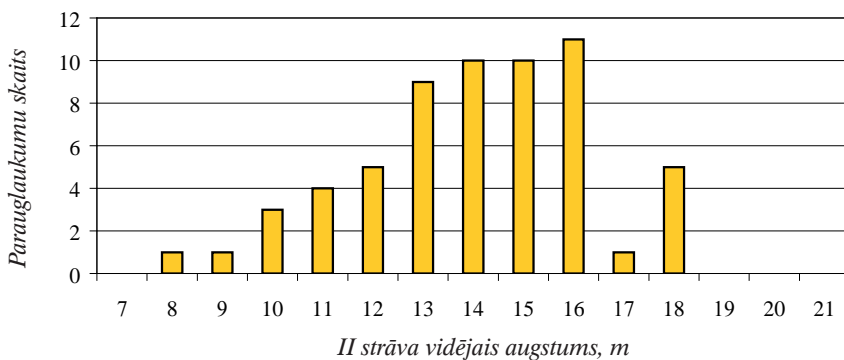
5. tabula. Ierīkoto parauglaukumu parametri saliktajās bērzu audzēs Ziemeļlatgales, Dienvidkurzemes, Rietumvidzemes, Vidusdaugavas mežsaimniecībās un valsts zinātniskās izpētes mežos

Stat. rādītāji	V1	G1	A10	H10	D10	V22	G2	N2	H22	D22
Aritm. vidējais	262	23,1	24,7	24,4	109	14,2	748	13,8	16,4	12,6
Standartklūda	9	0,7	0,4	0,5	6	0,6	43	0,3	0,4	0,05
Standartnovirze	66	5,3	3,4	3,6	44	4,6	333	2,3	3,3	2,7
Ekscess	-0,21	-0,70	-0,18	-0,62	-0,40	-0,82	-0,79	-0,19	0,09	2,63
Asimetrija	0,16	0,04	0,40	-0,40	0,42	-0,32	0,09	-0,38	0,04	0,57
Mīnimums	106	12,4	18	16,5	38	4,6	180	8	8,2	3
Maksimums	416	34,9	31,5	31,4	218	22,1	1560	18	24,4	30
Skaits	60	60	60	60	60	60	60	60	60	2807

DK, ZL, RV, ZM, VD no DB



Visi PL



Aritmētiskie vidējie parauglāukumos

H22

Zin.meži	13,2
RV	13,6
DK	13,3
ZL	13,9
VD	15,2

9. attēls. Sakarības starp egles otrā stāva krāju un koksnes tekošo pieaugumu Meža resursu monitoringa mērījumos.

Egļu **stumburu skaita** sadalījumi ir vizuāli atšķirīgi, kas izpaužas arī statistiskos rādītājos. Datu bāzē (DB) stumburu skaita N modālā vērtība ir $N = 450$ un vidējais aritmētiskais $\bar{N} = 530$; asimetrija ir pozitīva $A = 2,56$, un pozitīvais ekscess $E = 13,31$ raksturo nogabalu skaita izstiepto sadalījumu ar sabiezināto egļu nogabalu reto sastopamību.

Pastāvīgo parauglaukumu (PL) ierīkošanai izvēlēto nogabalu metodika atspoguļojas arī egles otrā stāva koku skaitā: sadalījuma modālā vērtība $N = 920$, vidējais aritmētiskais $\bar{N} = 783$. Stumburu skaits $1000 \text{ gab. ha}^{-1}$ un vairāk datu bāzē ir 8 % no nogabaliem, bet pastāvīgo parauglaukumu nogabalos 54 % no nogabaliem; $t_{\text{fakt}} = 5,13 > t_{0,05} = 1,96$. Empīriskā sadalījuma asimetrija ir neliela, negatīva ($A = -0,04$), un arī ekscess ir negatīvs ($E = -0,73$).

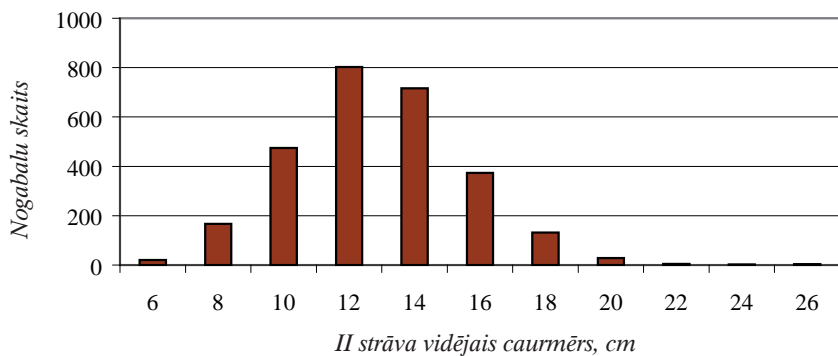
Egles otrā stāva **vidējā caurmēra** nogabalu sadalījumi abās paraugkopās (10. attēls) ir tikai nedaudz pozitīvi asimetriski un ekscesīvi, kā arī modālā vērtība sakrīt ar vidējo aritmētisko lielumu: $\bar{D}_{\text{DB}} = 12,4 \text{ cm}$ un $\bar{D}_{\text{PL}} = 16,1 \text{ cm}$. Parauglaukumos izmērītais vidējais aritmētiskais caurmērs \bar{D} ir būtiski lielāks par datu bāzes nogabalu vidējo aritmētisko: $t_{\text{fakt}} = 7,06 > t_{0,05} = 1,96$.

Egļu otrā stāva **šķērslaukuma** rādītāju sadalījums inventarizācijas datu bāzes nogabalu paraugkopā ir aptuveni simetrisks, un modālā vērtība ir $G = 6,2 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$, kā arī vidējais aritmētiskais $\bar{G} = 5,9 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$. Sadalījuma asimetrijas un ekscesa pozitīvie rādītāji ir nelieli, kas tomēr norāda, ka retāku egļu otrā stāva nogabalu šķērslaukumi ir vairāk sastopami nekā nogabali ar biežām audzēm ($A = 1,35$; $E = 7,95$).

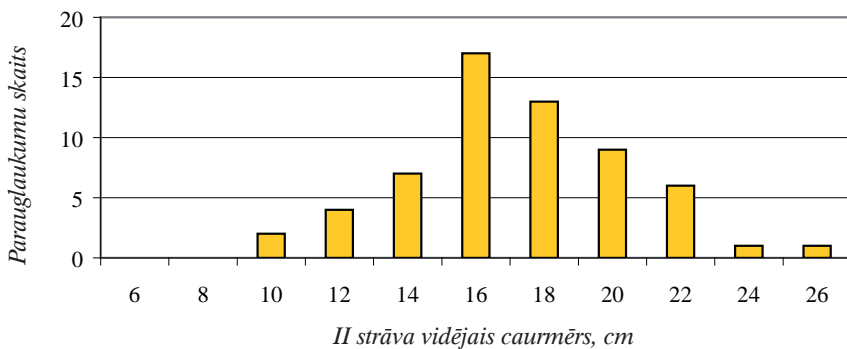
Radikāli atšķirīgs sadalījums veidojas izvēlētajās pastāvīgo parauglaukumu kopās: šķērslaukuma sadalījuma modālā vērtība $G = 16,3 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ un vidējais aritmētiskais $\bar{G} = 14,3 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$, kā arī sadalījuma asimetrija ir negatīva $A = -0,73$ un arī ekscess ir negatīvs $E = -0,74$. Tas norāda, ka parauglaukumos parādās biežāku audžu sastopamība. Inventarizācijas datu bāzē ievietotie šķērslaukumi ir neapstrīdami mazāki par parauglaukumos izdastotajiem šķērslaukumiem: $\bar{G}_{\text{DB}} = 5,9 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ un $\bar{G}_{\text{PL}} = 14,3 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$.

Mežkopībā dominējošais rādītājs ir **kokaudzes krāja**. Datu bāzē bērzu audzēs, kurās valdaudzes vidējais augstums pārsniedz 16 m, egles otrā stāva krājas lielumi veido kreisā sadalījuma histogrammu (11. attēls) ar pozitīvu asimetriju $A = 5,13$ pie nogabalu skaita sadalījuma izbīdīto virsotni pie $40 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ un nelielu ekscesa rādītāju $E = 1,39$. Krājas

DK, ZL, RV, ZM, VD no DB



Visi PL



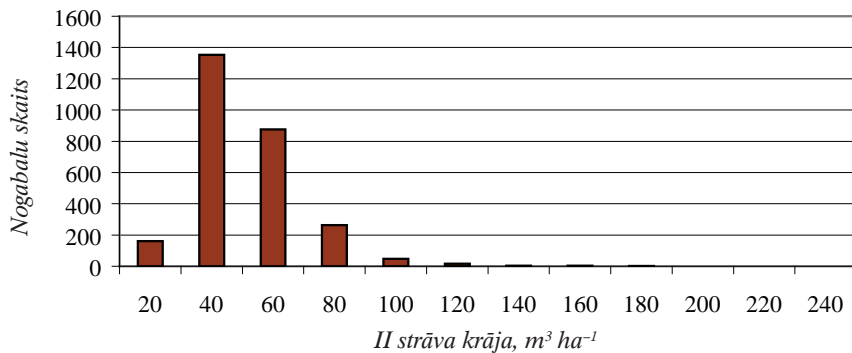
Aritmētiskie vidējie parauglaukumos

D22

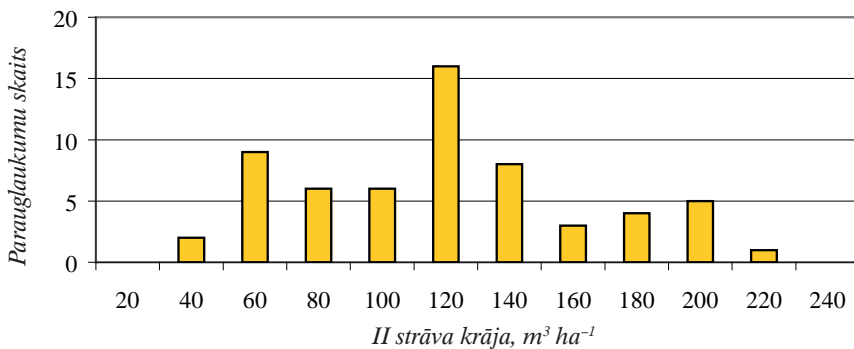
Zin.meži	16,6
RV	18,5
DK	14,9
ZL	14,3
VD	17,5

10. attēls. Datu bāzes (DB) nogabalu un parauglaukumu (PL) skaita variēšana saistībā ar egles otrā stāva vidējo caurmēru (*D22*).

DK, ZL, RV, ZM, VD no DB



Visi PL



Aritmētiskie vidējie parauglukumos

	V22
Zin.meži	103
RV	99
DK	117
ZL	115
VD	111

11. attēls. Datu bāzes (DB) nogabalu un parauglukumu (PL) skaita variēšana saistībā ar egles otrā stāva krāju (V22).

sadalījuma histogrammas struktūra ir līdzīga šķērslaukuma sadalījuma struktūrai.

Pastāvīgajos parauglaukumos krājas lielumu variēšana veido vizuāli izrotētu sadalījumu, kas krasi atšķiras no inventarizācijas datu bāzes krājas sadalījuma. Parauglaukumos visbiežāk sastopamā krāja ir $120 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$, bet pie šādas krājas datu bāzē nogabalu nav. Krājas vidējie aritmētiskie rādītāji datu bāzē $\bar{V}_{DB} = 42 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ un parauglaukumos $\bar{V}_{PL} = 109 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$; krājas vidējā starpība $67 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ un $t_{\text{fakt}} = 11,2 > t_{0,05} = 1196$. No 60 ierīkotajiem parauglaukumiem tikai vienā parauglaukumā egles otrā stāva krāja ir $40 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$, bet pie šāda rādītāja datu bāzē nogabalu skaits kulminē (50 %).

Inventarizācijas datu bāzē iekļauti mūsu izmantotie četru mežsaimniecību un valsts zinātniskās izpētes mežu visi nogabali, un audžu parametru izkliedes veido stabilu empīrisko sadalījumu attēlus ar tiem raksturīgajiem statistiskajiem rādītājiem. Uzskatām, ka sadalījuma parametri raksturo datu bāzē iekļauto nogabalu ģenerālkopu. Teritoriāli uzmērīto pastāvīgo parauglaukumu nogabali izvēlēti vizuāli, lai starp parauglaukumiem egles otrā stāva parametru izkliede būtu lielāka. Datu bāzē uzrādītā kokaudzes krāja analizētajos 2725 meža nogabalos svārstās asimetriskās robežās no $6 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ līdz $180 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ ar vidējo aritmētisko $\bar{V} = 42 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$. Mūsu pastāvīgajos parauglaukumos krājas vidējais rādītājs ir $109 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ ar datu svārstību robežās no $40 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ līdz $218 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$. Pārliecinājāmies, ka parauglaukumu izkliede pa teritoriāli izvietotām mežsaimniecībām nav būtiski ietekmējusi egļu otrā stāva parametru vidējos rādītājus. Piemēram, visās piecās paraugkopās (11. attēls) krājas vidējā vērtība iekļaujas $100\text{-}120 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ intervālā.

Mūsu dati liecina, ka bērza kokaudžu ar egles otro stāvu lietderīga apsaimniekošana var sākties, ja valdaudzes bērzu augstums patlaban pārsniedz 25 m. Egles otrā stāva parametri paver iespējas izaudzēt augstražīgu egļu tīraudzi pēc bērzu nociršanas. Nogabali inventarizācijas datu bāzē izvēloties apsaimniekojamās nogabalus, uzskatām par lietderīgu izmantot valdaudzes vidējo augstumu, kas cieši korelē ar kokaudzes vidējo caurmēru. Mūsu hipotēze saglabājas – bērzu audze nocērtama, ja: 1) vismaz 80 % no bērzu stumbriem ir nepieciešami finiera rūpniecībā; 2) no otrā stāva eglēm izveidosies augstražīga egļu tīraudze, ar piebildi – pēc divdesmit gadiem.

Saranžējot abus minētos rādītājus, prioritāte ir egles otrajam stāvam.

Bērzu valdaudzes mērķtiecīga nociršana pieļaujama vienīgi tad, ja iegūta ticama prognoze par to, kāda būs egles tīraudzes krāja pēc divdesmit gadiem. Esam izveidojuši vizuālu pastāvīgo parauglaukumu maketu, un jau patlaban varam aprēķināt un izvēlēties tādus esošo audžu parametrus, lai pēc 20 gadiem egles audžu krājas visticamākais lielums būs $250 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$. Mainoties šādai ierobežojuma vērtībai, rekonstrukcijas piemērotība bērzu mežos ar egles otro stāvu var arī mainīties.

EGLES OTRĀ STĀVA KRĀJAS PROGNOZE PĒC 20 GADIEM

Meža nogabalu inventarizācijas datu bāzē auglīgajos meža tipos (damaksnis, vēris, šaurlapju un platlapju āreņi un kūdreņi) bērzu audzes ar egles otro stāvu veido ražīgas kokaudzes – pie valdaudzes visticamākā augstuma $H = 25 \text{ m}$ kopkrāja ir $280 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ (bērza krāja $V = 236 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$), un, valdaudzes augstumam pieaugot par $1,0 \text{ m}$, kopkrāja pieaug par $16 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$.

Mūsu pastāvīgajos parauglaukumos pie šāda valdaudzes vidējā augstuma ($H = 25 \text{ m}$) bērzu krāja ir $260 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ un, valdaudzes augstumam pieaugot par $1,0 \text{ m}$, bērzu kokaudzes krāja pieaug par $22 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$. Bērza valdaudzes krājas tekošais pieaugums ir $9,5 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ gadā, un egles otrā stāva pieaugums ir $6,0 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ gadā pie 13 m egļu vidējā augstuma. Kopkrājas tekošais pieaugums ir $15,5 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ gadā, un bērza un egles kopkrāja ir $369 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$.

Bērza jaunaudžu mērķtiecīgas izretināšanas rezultātā iepriekšējos gados mūsu izmēritā, aprēķinātā un publicētā (Zālītis, Jansons, 2009) bērzu tīraudžu krāja pie $H = 25 \text{ m}$ ir $V = 345 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$, un šādā augstumā, valdaudzei pieaugot par $1,0 \text{ m}$, krāja palielinās par $26 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$. Kā pastāvīgajos parauglaukumos ar egles otro stāvu, tā arī izretināto bērza jaunaudžu nogabalos pie $H = 25 \text{ m}$ vidējā kokaudzes krāja ir aptuveni līdzīga: $V = 369 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ un $V = 345 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$, kas radikāli atšķiras no inventarizācijas datu bāzes $V = 280 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$.

Tādi ir orientējošie vidējie rādītāji, ar ko jāaprēķinās, izstrādājot egles otrā stāva krājas prognozes matemātisko modeli.

Meža nogabalu inventarizācijas datu bāzē egles otrā stāva krājas rādītāji ir kļūmīgi, un tie nav izmantojami krājas prognozēšanai. Apšaubāmi ir arī datu bāzē ievietotie skaitļi par egles otrā stāva vecumu: vidējais vecums ir 60 gadi ar sadalījumu pa nogabaliem no 10 līdz 101 gadam.

Bērzu valdaudzes vidējais vecums ir 76 gadi, kas pa nogabaliem variē no 22 līdz 130 gadiem. Mūsu līdzšinējā pieredze citos analizētajos objektos liecina, ka egles otrā stāva fiziskais vecums ir lielāks par bērza vecumu. Šajā pārskatā iekļautajos pastāvīgajos parauglaukumos egļu stumbru vecums nav noteikts, jo egļu fiziskais vecums maz ietekmē to ražības palielināšanos mežkopības pasākumu rezultātā. Jārēķinās, ka egles otrā stāva augšanas gaitas parametrus nevar saistīt ar inventarizācijas datu bāzē uzrādīto egļu vecumu.

Prognozes aprēķinos izmantoti mūsu ierīkoto pastāvīgo parauglaukumu dati. No kokaudzes parametriem izstrādāto modeļu ticamību iespējams pārbaudīt, salīdzinot savā starpā divus aprēķinātos variantus: 1) egļu kokaudzes vairāku parametru prognozētās vērtības pēc 20 gadiem; 2) egļu otrā stāva koksnes krājas tekošo pieaugumu pēdējā desmitgadē.

1. Egļu kokaudzes parametru prognoze

Prognozes vienmēr ir nepietiekoši precīzas, īpaši, ja tās ekstrapolē uz visiem salikto bērza audžu nogabaliem. Lai veicinātu aprēķinu ticamību, šajā darbā egles koku parametru prognozēšanai izmantoti mūsu arhīvā analizētie 72 egles stumbru divmetrīgie paraugi par koka izmaiņām: augstuma pieaugumu i_h un stumbra caurmēra pieaugumu i_d ik pēc 10 gadiem. Izmērot paraugkoku stumbrus ik pēc 10 gadiem, iegūti 283 mērījumi.

Analizēto paraugkoku augstuma h intervāls ir robežās no 5,4 m līdz 17,7 m. Stumbra augstuma pieaugums i_h pēc 10 gadiem aprēķināms, izmantojot vienādojumu

$$i_h, m = 0,05h, m + 0,69i_d, cm + 0,4;$$

regresijas korelācijas koeficients $R = 0,84$.

Paraugkoku augstums h nedaudz ietekmē gan i_h ($r = 0,28$), gan i_d ($r = 0,19$), un augstuma pieaugums i_h lineāri cieši korelē ar caurmēra pieaugumu i_d ($r = 0,83$). Krājas pieauguma aprēķināšanai izmantojami visi trīs parametri – patreizējais augstums, augstuma pieaugums, caurmēra pieaugums un no diviem pirmajiem rādītājiem izskaitļotais koka augstums pēc 20 gadiem. Patreizējais koku augstums sadalīts četrās grupās (6. tabula), kuru ietvaros noapaļoti prognozētie kokaudzes parametri.

Prognozētās koksnes krājas aprēķinu gaitas algoritms 24 pastāvīgos parauglaukumos kā piemērs parādīts 7. tabulā:

1) dots koku skaita sadalījums pa četrām augstuma grupām paraug-

6. tabula. Prognozējamās egļu tīraudzes parametri pēc 20 gadiem

	Patreizējais koku augstums, m			
	1–5	6–10	11–15	16–18
Augstuma pieaugums, i_h , m	6	8	7	6
Caurmēra pieaugums, i_d , cm	7	9	8	7

- laukuma dastlapā; aprēķināts vidējais svērtais audzes augstuma pieaugums i_h (6. tabula) un augstums pēc 20 gadiem (H_{20} , m);
- 2) aprēķināts vidējais svērtais caurmēra pieaugums i_d (6. tabula), kas pievienots patreizējam audzes vidējam caurmēram D_0 , iegūstot D_{20} , cm;
 - 3) reducēts patreizējais koku skaits līdz 80 %, un aprēķināts prognozējamais kokaudzes šķērslaukums G_{20} , $\text{m}^2 \text{ha}^{-1} = N_{20} D_{20}$;
 - 4) izskaitļota prognozētā koksnes krāja $V_{20} = G_{20} F H_{20}$, $\text{m}^3 \text{ha}^{-1}$.

Piemēram, parauglaukums Dienvidkurzemes MS A11–A (7. tabula):

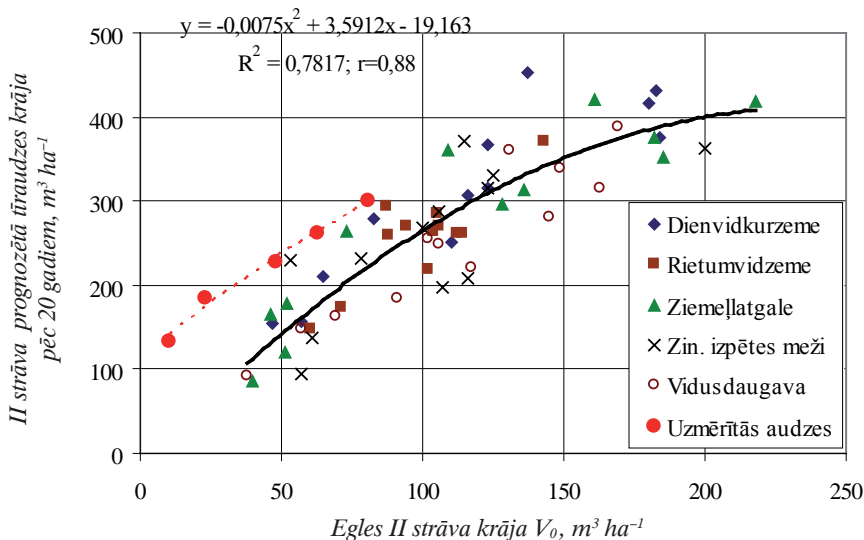
- 1) vidējais svērtais augstuma pieaugums $i_h = 7,4$ m un $H_{20} = H_0 + i_h = 12,0 + 7,4 = 19,4$ m;
- 2) vidējais svērtais caurmēra pieaugums $i_d = 8,5$ cm un $D_{20} = D_0 + i_d = 11,2 + 8,5 = 19,7$ cm;
- 3) reducēts koku skaits $N_0 = 1120$, $N_{20} = 1120 \cdot 0,8 = 890$ un $G_{20}(D, N) = 28 \text{ m}^2 \text{ha}^{-1}$;
- 4) aprēķināta prognozētā koksnes krāja $V_{20} = G_{20} F H_{20} = 28 \cdot 10,0 = 280 \text{ m}^3 \text{ha}^{-1}$.

Izvirzās jautājums – vai no kokaudzes atsevišķu parametru (vidējais augstums, caurmērs, koku skaits) aprēķinu prognozēm izskaitļoto koksnes krāju pēc 20 gadiem nevar aproksimēt ar vienu citu integrējošu parametru – patreizējo koksnes krāju. Aproksimējot sakarību starp 7. tabulā iekļautajiem rādītājiem V_{20} un V_0 , iegūstam ticamu ($R = 0,88$) vienādojumu $V_{20} = -0,0075V_0^2 + 3,591V_0 - 19,163$ un tā grafisko formu 12. attēlā. Veidojot grafisko attēlu, izmantoti piecu paraugkopu (DK, RV, ZL, ZM, VD) dati, kas pārsedzas, un vienādojuma līkne uzskatāma kā visas variantes apvienojošs rādītājs.

Divdesmit gadus pēc bērzu nociršanas egļu tīraudzes krājai par kontrolskaitli hipotēzes līmenī, kā jau pieminēts, izvēlējamies $250 \text{ m}^3 \text{ha}^{-1}$ un vairāk. Visticamāk šāds rādītājs sasniedzams, ja patreizējā egles otrā stāva koksnes krāja sasniedz vai pārsniedz $100 \text{ m}^3 \text{ha}^{-1}$ (12. attēls).

7. tabula. Egles otrā stāva krājas prognozes ar kokaudzes parametriem pēc 20 gadiem

MS	Iecirknis	Parauglankums	Koku skaits o.l. N_0	Koku skaita N_0 sadalījums pa augstumiem, m			Angst. puaugst. 20 gadu periodā (th), m	Vidējais augstums H_{0p} , m	Vidējais augstums H_{20p} , m	Vidējais caurērs D_0 , cm	Caurmēra pīcaugums 20 gadu periodā (vd), cm	Vidējais caurērs D_{20} , cm	N_{20} ($0,8N_0$)	G_{20} , $m^3 ha^{-1}$	$V_{20} = G_{20} H_{20}$, $m^3 ha^{-1}$	$V_0 = GHF$, $m^3 ha^{-1}$		
				1-5	6-10	11-15											16-18	
MS	Alsunga 1	A11-A	112	3	64	37	8	7,4	12,0	19,4	11,2	19,7	890	28	280	83	81	
		A11-B	156	0	66	78	12	7,3	13,0	20,3	12,6	8,3	20,9	1250	44	453	137	144
	Alsunga 2	A12-A	82	0	10	19	53	6,5	17,5	24,0	18,9	8,5	27,4	580	33	376	184	188
		A12-B	116	0	35	41	40	7,0	15,0	22,0	15,6	8,0	23,6	930	40	432	183	183
	Nica	N-A	44	1	31	12	0	7,7	10,5	18,2	15,6	8,7	24,3	350	16	154	47	53
		N-B	38	1	23	11	3	7,5	11,5	19,0	17,2	8,5	25,7	300	16	157	57	62
	Pampalī	P-A	74	0	19	34	21	8,0	15,5	23,5	16,7	8,0	24,7	590	29	316	123	138
		P-B	63	1	15	25	22	6,9	15,5	22,4	16,6	7,9	24,5	500	23	251	110	116
	Remte	R-A	117	0	57	31	29	7,2	13,5	20,7	15,2	8,2	23,4	940	40	416	180	166
		R-B	97	0	47	38	12	7,4	12,5	19,9	14,2	8,3	22,5	780	30	306	116	110
	Venta	V-A	117	1	51	59	6	7,4	12,5	19,9	13,8	8,4	22,2	940	36	367	123	125
		V-B	88	1	47	36	4	7,5	11,0	18,5	11,7	8,5	20,2	700	22	211	65	62
Mežole 1	M1-A	90	0	68	14	8	7,7	10,0	17,7	12,4	8,7	21,1	720	25	232	78	66	
	M1-B	114	0	93	18	3	7,8	8,5	16,3	10,4	8,8	19,2	910	26	229	53	54	
Mežole 2	M2-A	96	0	32	52	12	7,2	13,0	20,2	14,6	8,2	22,8	770	32	330	125	119	
	M2-B	71	0	18	28	25	6,9	16,0	22,9	19,0	7,9	26,9	570	33	363	200	175	
Jelgava	J-A	18	0	0	4	14	6,2	15,0	21,2	21,8	7,2	29,0	140	9	95	57	56	
	J-B	41	0	8	18	15	6,8	14,0	20,8	20,7	7,8	28,5	330	20	208	116	109	
Auce	A-A	70	0	14	46	10	7,1	14,0	21,1	17,9	8,1	26,0	560	30	315	123	139	
	A-B	76	0	24	49	3	7,3	13,0	20,3	16,2	8,3	24,5	610	28	288	106	116	
Kalsnava 1	K1-A	27	0	5	10	12	6,7	18,0	24,7	23,4	7,7	31,1	220	17	197	107	110	
	K1-B	27	0	13	6	8	7,2	14,0	21,2	18,5	8,2	26,7	220	13	138	61	58	
Kalsnava 2	K2-A	112	0	54	55	3	7,5	11,0	18,5	12,0	8,4	20,4	900	28	269	100	99	
	K2-B	126	0	71	48	7	7,5	11,5	19,0	13,1	8,5	21,6	1010	38	372	115	116	



12. attēls. Kokaudzes krāja $V = GHF$ saistībā ar koku skaita, augstuma un caurmēra izmaiņām pēc 20 gadiem.

Lietderīgi atcerēties pirms piecdesmit gadiem Arvīda Zviedra un Kaspara Buša pausto atziņu, ka īpaša pieeja salikto bērza audžu ar egles otro stāvu apsaimniekošanai ir bezcerīga, jo egles otrā stāva krāja nepārsniedz 50-60 $m^3 ha^{-1}$. Arī mūsdienās jāpiekrīt šim vērtējumam, jo tādās audzēs pēc 20 gadiem egles tīraudzēs koksnes krāja nepārsniegs 120-150 $m^3 ha^{-1}$. Tomēr mūsu pastāvīgajos parauglaukumos ir sastopamas arī otrā stāva kokaudzes ar 200 $m^3 ha^{-1}$, un prognoze liecina, ka šādās egļu tīraudzēs pēc 20 gadiem krāja būs 400 $m^3 ha^{-1}$.

Izstrādātais matemātiskais modelis ilustrē, ka pēc 20 gadiem tagad izveidotajās egļu tīraudzēs prognozējamā krāja būs 300 $m^3 ha^{-1}$ un vairāk, ja bērzus nocert nogabalos, kur egles otrā stāva krāja patlaban sasniedz vismaz 120 $m^3 ha^{-1}$. Pagaidām varam spriest, ka, ja bērzu valdaudzes vidējais augstums sasniedz vai pārsniedz 25 m, tad bērzu stumbri ir piemēroti kokrūpniecībai, un bērzu cirtšanu var noteikt egles otrā stāva krāja. Dabā to raksturo mūsu apzinātā salikto bērza kokaudžu augšanas gaita. Kā rīkoties mežsaimniekam, noteiks meža normatīvie dokumenti.

Pirms 30 gadiem par mežkopības mērķi tika izvirzīta skuju koku audzēšana. Bērza valdaudžu rekonstrukcijas lietderību un egļu tīraudžu ražību pēc bērzu nociršanas apstiprina Vesetnieku stacionārā (Jaunkalsnavā) ierikoto parauglaukumu seškārtīgi pārmērīšanas dati. 12. attēlā ievietoti rādītāji par egles otrā stāva krāju, kas uzmērīta piecos kūdreņu parauglaukumos, kuros bērza valdaudze nocirsta pirms 25 gadiem. Līnija starp šiem krājas rādītājiem pielīdzināma kā augšējā robeža prognozētās krājas izkliedes diagrammai. Tādējādi šie nedaudzie piemēri apstiprina prognozētās krājas aprēķinu ticamību. Eksperimenti turpinās. Parauglaukumus pārmērot ik pēc 5 gadiem, kokaudzes parametru izmaiņas varēs novērtēt, salīdzinot dastlapu aprēķinus.

Kokaudžu struktūra izveidotajos pastāvīgajos parauglaukumos aprēķināta pēc dastlapu mērījumiem pa caurmēra pakāpēm. Mežkopības praksē, aprēķinot tikai egļu otrā stāva krāju rekognoscētos nogabalos, iespējams izmantot arī citu metodi – vizuāli izmērīt kokaudzes šķērslaukumu un noteikt vidējā koka augstumu.

Mūsu pastāvīgajos parauglaukumos kokaudzes krāja aprēķināta ar diviem paņēmieniem – dastlapas pa caurmēra pakāpēm un vienādojums $V = GHF$ (7. tabula). 60 parauglaukumos korelācijas koeficients apliecina, ka sakarība starp abiem egļu krājas rādītājiem gandrīz ir funkcija ($r = 0,988$). Starp abiem paņēmieniem vidējie aritmētiskie krājas rādītāji ir $108 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ un $110 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$; salīdzinājumam – inventarizācijas datu bāzē $43 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$. Salikto bērza audžu ar egles otro stāvu rekognoscijai, nosakot egles otrā stāva krāju pa nogabaliem, formulu $V = GHF$ uzskatām par piemērotāko paņēmieni.

2. Krājas prognoze kā krājas tekošā pieauguma funkcija

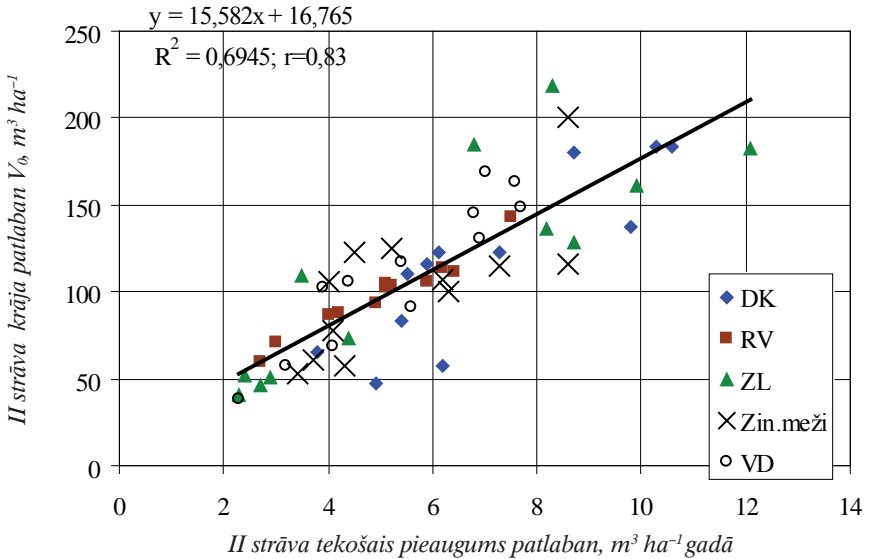
Bērzu un egļu kokaudžu krājas tekošais pieaugums aprēķināts, izlīdzinot gadskārtu kopplatumu urbumos pēdējos 10 gados stumbros ar mizu pa caurmēra pakāpēm. Egļu audžu vidējais periodiskais tekošais pieaugums 60 parauglaukumos ir $6,1 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ ar mērījumu datu svārstībām pa parauglaukumiem robežās no $2,3 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ līdz $12,1 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$.

Pēdējās desmitgades intervāls ir vienīgā mērvienība tekošā pieauguma prognozēšanai pēc divdesmit gadiem. Tomēr krājas izmaiņas nākotnē nevar prognozēt, izmantojot audzes vecumu kā uzskatāmu faktoru. Informācijas datu bāzē iekļautie audzes vecuma rādītāji nekorelē ar kokaudžu krāju ($r = 0,00-0,13$), līdz ar to apliecinot, ka audzes vecuma

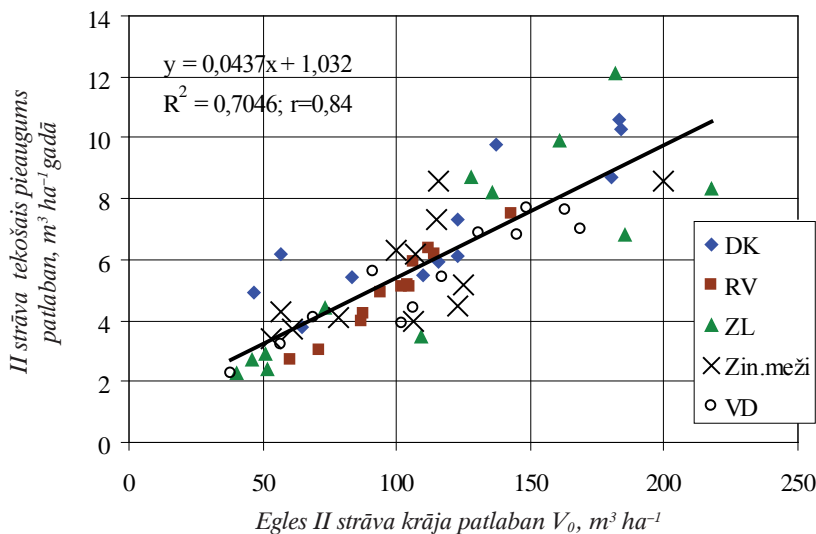
izmaiņas neietekmē krājas prognozes apjomu divdesmit gadu perioda noslēgumā.

Pastāv lineāra sakarība ($r = 0,83$) starp egles otrā stāva koksnes tekošo pieaugumu i_v , $m^3 ha^{-1}$ gadā un egles otrā stāva krāju V , $m^3 ha^{-1}$, kas izsakāma ar diviem vienādojumiem: $i_v = aV + b$ vai $V = a i_v + b$. Aproximācija starp šiem parametriem pieļauj sakarību izskaidrot divējādi, mainot vietām argumentu un funkciju. Varam teikt, ka kokaudzēs ar augstāku krājas tekošo pieaugumu (arguments) veidojas lielāka (13. attēls) koksnes krāja (funkcija), vai apgrieztā sakarība – audzes patreizējā krāja (arguments) izraisa lielāku (14. attēls) krājas tekošo pieaugumu (funkcija). Biometriski abi vienādojumi ir identiski.

Pieļaujam, ka krājas tekošais pieaugums visticamāk saglabāsies paraugkopas ietvaros arī 20 turpmākajos gados, kā rezultātā pašreizējā krāja V_0 palielināsies par 20 i_v . Piemēram: Dienvidkurzemes MS parauglaukums A11-A; $i_v = 5,4 m^3 ha^{-1}$, krāja $V_0 = 83 m^3 ha^{-1}$; prognozējam, ka $V_{20} = V_0 + 20i_v = 83 + 108 = 191 m^3 ha^{-1}$.



13. attēls. Egles II stāva koksnes krāja kā pēdējās desmitgades tekošā pieauguma funkcija.

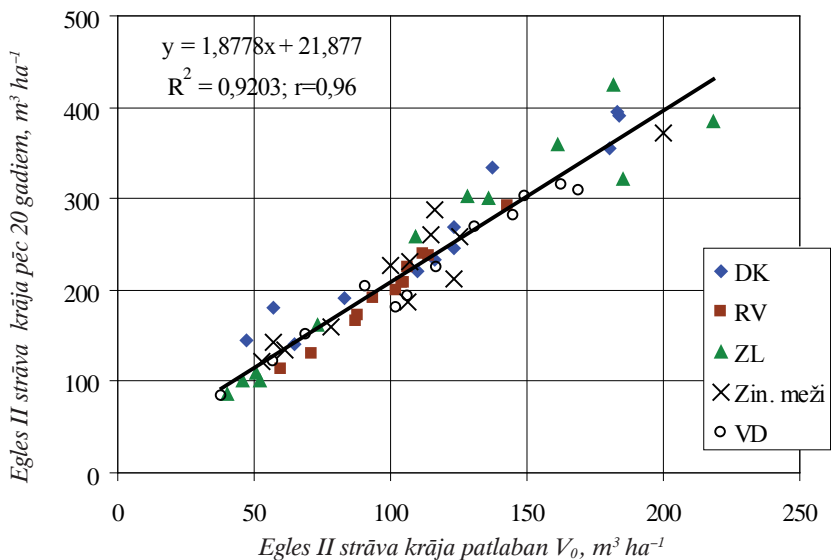


14. attēls. Egles II stāva tekošā pieauguma atkarība iepriekšējos 10 gados no koksnes krājas.

Audzes patreizējā krāja cieši korelē ar prognozēto krāju pēc 20 gadiem ($r = 0,92$), kas aprēķināta atbilstoši krājas tekošajam pieaugumam pēdējā desmitgadē: $V_{20} = 1,90V_0 + 22,6$ ($m^3 ha^{-1}$). 15. attēls apstiprina, ka prognozētā vidējā krāja ir tuva divkāršam patreizējās krājas apjomam. Prognozējot iecerēto koksnes krāju $250 m^3 ha^{-1}$ pēc 20 gadiem, patreizējai krājai jābūt $120 m^3 ha^{-1}$. Ar iepriekš aprakstīto metodi prognozētos $250 m^3 ha^{-1}$ patreizējā kokaude var sasniegt, ja patreizējā krāja ir $100 m^3 ha^{-1}$.

Ar abām prognozēšanas metodēm krājas apjoms pēc 20 gadiem ir visai līdzīgs. Kaut arī krājas variātes pa parauglaukumiem nav vienādas, mēs jau patlaban varam novērtēt ar divām metodēm prognozēto krājas apjomu atšķirības.

Parauglaukumos izmēritie koksnes krājas apjomi sagrupēti piecās grupās ar intervālu $50 m^3 ha^{-1}$ (8. tabula). Katras grupas ietvaros ar abām metodēm prognozētie krājas vidējie aritmētiskie salīdzināti ar t kritēriju. Statistiski būtiskas atšķirības izpaužas tikai vienā grupā, kurā patreiz



15. attēls. Egles II stāva prognozētā krāja kā funkcija no pašreizējās krājas ar tekošo pieaugumu.

koksnes krāja ir robežās no $51 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ līdz $100 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$, un prognozētās koksnes krāja abās metodēs atšķiras par $39 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$. Prognozētā krāja pēc 20 gadiem šajā grupā nepārsniedz $200 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$, un tādos nogabalos mēs neiesakām radikālu kokaudzes rekonstrukciju.

Krājas prognozes grafiskie attēli un aprēķināto regresijas vienādojumu izklāsts liecina par to, ka izveidotajās egļu tīraudzēs krājas apjoms sakrīt neatkarīgi no pielietotās prognozes metodes. Prognozes korekcijas iespējamas pēc 5-10 gadiem, pārņemot eksperimentālās audzes parametrus pastāvīgajos parauglaukumos.

8. tabula. Ar divām metodēm prognozētais koksnis krājas apjoms pēc 20 gadiem

V_{07} , $m^3 ha^{-1}$	Ar kokaudzes parametriem ($m^3 ha^{-1}$)		Ar krājas tekošo pieaugumu ($m^3 ha^{-1}$)		Starpība, $m^3 ha^{-1}$	Starpības būtiskums, $t_{0,05}$
	V_{20}	$s_{\bar{x}}$	V_{20}	$s_{\bar{x}}$		
<50	115	15,2	110	12,8	5	$t=0,25 < t_{6} = 2,44$ – nav
51-100	195	14,9	156	8,7	39	$t=2,31 < t_{28} = 2,05$ – ir
101-150	278	12,8	247	38,7	31	$t=1,75 < t_{40} = 1,98$ – nav
151-200	364	33,5	389	46,2	25	$t=0,04 < t_{15} = 2,18$ – nav
201-250	389	–	383	–	6	–

SECINĀJUMI

1. Egļu tīraudžu izveidošana saliktajās bērzu audzēs nav pieļaujama slapjainu un purvainu mežos. Pastāvīgie parauglaukumi ierīkoti un saglabājami sausieņu, āreņu un kūdreņu mežaudzēs.
2. Inventarizācijas datu bāzē LVM Ziemeļlatgales, Dienvidkurzemes, Rietumvidzemes, Vidusdaugavas mežsaimniecībās un valsts zinātniskās izpētes mežos analizēti 3160 nogabali ar saliktām bērzu audzēm un egles otro stāvu, kuros valdaudzes augstums $H > 15$ m. Kokaudžu parametri savstarpēji analizēti un to sakarību grafiskie attēli salīdzināti četrās mežsaimniecībās kopā ar valsts zinātniskās izpētes mežiem. Korelatīvās sakarības starp kokaudzes parametriem visās paraugkopās norāda, ka egļu tīraudzes prognozēšanas vajadzībām izmantojami egles otrā stāva parametri.
3. Mūsu rezultāti neapstiprina populāro pieņēmumu par egles otrā stāva negatīvo ietekmi uz valdaudzes bērza ražību. Bērza krājas tekošais pieaugums robežās no $4 m^3 ha^{-1}$ līdz $15 m^3 ha^{-1}$ nekorelē ($r = 0,057$) ar egles otrā stāva krāju robežās no $40 m^3 ha^{-1}$ līdz $220 m^3 ha^{-1}$.
4. Informācijas datu bāzē (DB) kokaudžu parametru vidējās skaitliskās vērtības pa nogabaliem neatbilst 60 pastāvīgajos parauglaukumos (PL) izmērītajiem datiem par egles otrā stāva parametriem: vidējais augstums $H_{DB} = 12,4$ m, $H_{PL} = 13,5$ m; koku skaits $N_{DB} = 530$ gab., $N_{PL} = 783$ gab.; vidējais caurmērs $D_{DB} = 12,4$ cm, $D_{PL} = 16,1$ cm;

audzes šķērslaukums $G_{DB} = 5,9 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$, $G_{PL} = 14,3 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$; stumbru krāja $V_{DB} = 43 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$, $V_{PL} = 109 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$.

5. Egles otrā stāva stumbru šķērslaukumu un koksnes krāju nav ietekmējis parauglaukumu teritoriālais izvietojums. Visās paraugkopās krājas vidējā vērtība iekļaujas $100\text{-}120 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ intervālā.
6. Pēc bērzu valdaudzes nociršanas izveidotās egļu tīraudzes krāja prognozēta pēc 20 gadiem. Izstrādāti divi modeļi, kas veiksmīgi ilustrē krājas prognozes rādītājus. Iecerētā egļu krāja $V = 250 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ un lielāka sasniedzama patreizējās otrā stāva kokaudzēs ar $V = 100 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ un vairāk. Modeļu ticamība pārbaudīta 2013. gadā Vidusdaugavas MS.
7. Ierīkotie parauglaukumi ir fiksēti Pastāvīgo parauglaukumu reģistrā, un to uzraudzība saskaņota ar mežsaimniecību un Zinātniskās izpētes mežu vadību.

Šajā publikācijā aprakstīto pētījumu rezultātu iegūšanā piedalījušies Latvijas Valsts mežzinātnes institūta "Silava" zinātniskie darbinieki Ārija Kalniņa, Regīna Zālīte, Jānis Vuguls un Ansis Actiņš.

LITERATŪRA

1. Bušs, K. (1989). Meža ekosistēmas. Zinātne, Rīga, 64 lpp.
2. Zālītis, P. (2006). Mežkopības priekšnosacījumi. Rīga, izdevniecība "et cetera", 219 lpp.
3. Zālītis, P., Jansons, J. (2009). Mērķtiecīgi izveidotu kokaudžu struktūra. LVMI „Silava“, 80 lpp.
4. Zviedris, A. (1960). Egle un egļu mežs Latvijas PSR. Rīga, 240 lpp.
5. Zviedris, A., Sacenieks, R., Matuzānis, J. (1961). Kopšanas cirtes Latvijas PSR mežos. Rīga, 155 lpp.
6. Залитис, П. (1981). Связь между параметрами древостоев и суммарным испарением в осушенных лесах Латвийской ССР. Лесоведение 4, с. 3–12.
7. Буш, К., Иевинь, И. (1984). Экономические и технологические основы рубок ухода. Зинатне, Рига, 174 с.

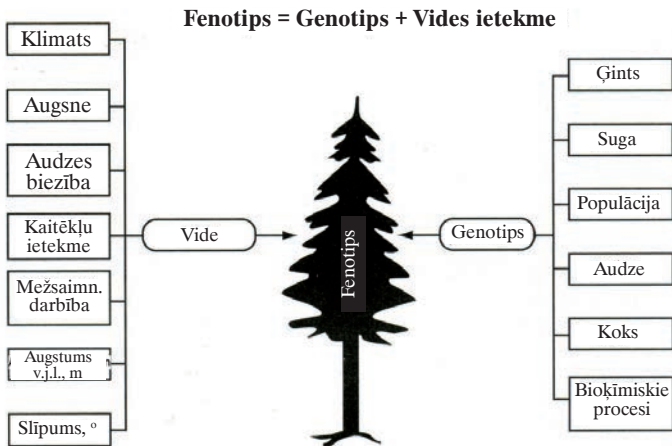
MOLEKULĀRO MARKIERU IZMANTOŠANA MEŽA KOKU SELEKCIJĀ

Dr. biol. DAINIS RUŅĪS

Latvijas Valsts mežzinātnes institūts „Silava”

Meža koki ir unikāla dzīvības forma, un to ģenētiskā izpēte ir ļoti svarīga. Lielākā daļa meža koku sugu ir ilgi dzīvojošas, galvenokārt svešaputes, un heterozigotiskas, bet sugas ietvaros atsevišķi indivīdi ir ļoti dažādi. Meža koku sugu evolūcija ilgusi miljoniem gadu, to audzes ir izpletušās daudzu miljonu kvadrātkilometru platībā, un tajās iespējams izpētīt daudzus un dažādus adaptācijas mehānismus kā tālas pagātnes, tā arī šodienas apkārtējās vides izmaiņu ietekmē. Tāpēc meža ģenētikas izpēte dod iespēju izziņāt dabas evolūciju plašā mērogā. Zināšanas par meža ģenētikas galvenajiem principiem un meža koku sugu ģenētisko struktūru ir nepieciešamas, lai izstrādātu ģenētisko resursu saglabāšanas stratēģiju (Geburek, 1997). Meža ģenētikas zināšanas palīdz pareizi veikt mežu atjaunošanu, izvēloties sēklu kokus. Meža ģenētikas principi ir svarīgi meža koku selekcijas programmās, jo mežaaudzū veselībai, izaudzēto sortimentu struktūrai un kvalitātei ir liela ekonomiska un sociāla nozīme. Gēnu un genoma līmenī meža koki ir fundamentāli atšķirīgi no citiem organismiem, kurus parasti izmanto ģenētiskajos pētījumos, kādēļ to izpēte dod lielu ieguldījumu arī fundamentālās zinātnes attīstībā (Neale, Kremer, 2011). Koki ir daudzgadīgi augi, kuri ilgstoši veido koksni lielā apjomā, un šī iemesla dēļ tie satur no citiem augiem atšķirīgus unikālus gēnus un metabolītu veidošanās ceļus. Skuju koki ir kailsēkļi, kuri, atšķirībā no segsēkļiem, ir evolucionāri ievērojami vecāki, tādējādi lielas daļas skuju koku senču gēnu izpēte var sniegt informāciju par augu vispārējo evolūciju.

Atšķirībā no laukaugiem, meža koku ārējais izskats vienas sugas ietvaros ir ļoti dažāds. Katru atsevišķu koku ietekmē tā ģenētiskais potenciāls, kā arī tā augšanas vide. Abu šo faktoru kopums nosaka koka fenotipu (1. attēls).



1. attēls. Fenotipu veidojošie faktori.

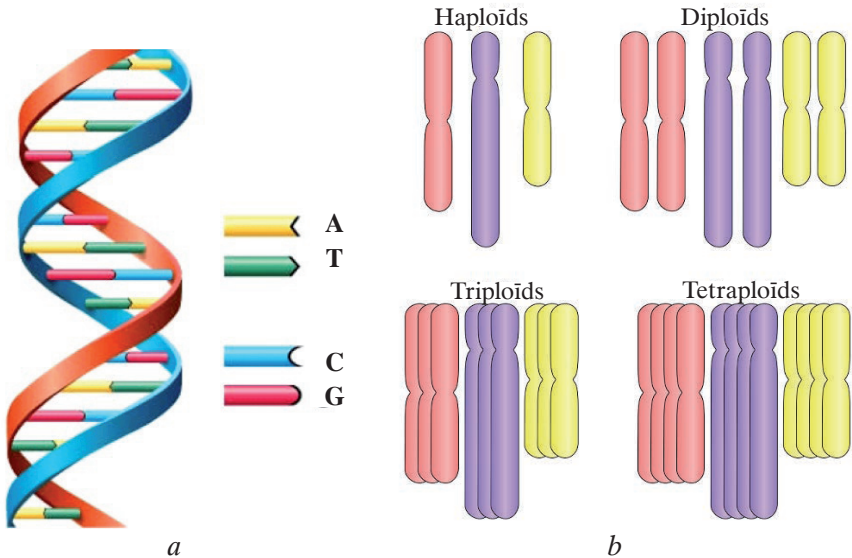
Gēni un citas DNS sekvences, kas atrodas katrā koka genomā, nosaka to genotipu. Dažādu indivīdu DNS sekvenču salīdzināšana dod iespēju noteikt to sugas piederību, kā arī radniecības pakāpi. Ja divu koku DNS sekvences ir identiskas, var uzskatīt, ka šo koku genotipi ir vienādi (t.i. kloni). Vienas sugas divu koku DNS sekvences ir līdzīgākas, nekā dažādu sugu diviem kokiem, un divu koku ar vieniem un tiem pašiem vecākiem (ģimenes) DNS sekvences ir līdzīgākas nekā dažādu ģimeņu pārstāvjiem.

Bet nav divi pilnīgi vienādi koki pēc to fenotipa, jo, kā iepriekš minēts, fenotips ir genotipa un vides mijiedarbības rezultāts. Parasti mežaudzēs starp kokiem ir milzīga fenotipiska variācija. Šīs variācijas ir atšķirīgas izmēros, morfoloģiski, fenoloģiski un fizioloģiski. Līdzīgāki koki ir tikai plantācijās, kurās stādīti vienādi genotipi – kloni, bet arī šie koki var būt fenotipiski dažādi. Tāpēc vienmēr jāatrod iespēja nodalīt apkārtējās vides ietekmi no ģenētiski nosacītām īpašībām. Vienu no šīm iespējām dod meža koku izpēte molekulāri ģenētiskā līmenī (Bruford & Wayne, 1993).

Dzīvās dabas ģenētiskās informācijas nesēja ir dezoksiribonukleīnskābe (DNS) un viens no vissvarīgākajiem atklājumiem molekulārās bioloģijas jomā bija DNS telpiskās struktūras noteikšana. To atklāja F. Kriks

(Anglija) un Dž. Votsons (ASV) 1953. gadā (Watson, Crick, 1953). DNS ir vislielākā organiskā molekula šūnā, tā atrodas katras šūnas kodolā, mitohondrijos un hloroplastos un sniedz dažādu ģenētisko informāciju. DNS sastāv no 4 nukleotīdiem – adenīna, guanīna, citozīna un timīna (A, G, C, T). Nukleotīdi savstarpēji savienoti garās virknēs. No nukleotīdu sastāva, daudzuma un izvietojuma secības virknē atkarīgs sugai raksturīgais DNS specifiskums (sekvence). Divas šādas virknes, kas regulāriem vijumiem savītas ap kopēju asi, veido dubultspirāli. Ūdeņraža saites savieno vienas spirāles timīna (T) atlikumu ar otras spirāles adenīna (A) atlikumu un analogiski – guanīna (G) atlikumu ar citozīna (C) atlikumu. Tādējādi virknes ir komplementāras (papildina viena otru) (2. attēls a).

DNS tiek organizēta hromosomās. Katrai sugai ir tai raksturīgs hromosomu skaits un saturs. Pamatā genomī ir diploīdi (t.i. tie satur 2 kopijas no katras hromosomas), tomēr augi bieži var būt poliploīdi (t.i. tie satur vairāk par 2 kopijām no katras hromosomas) (2. attēls b).



2. attēls. a – DNS dubultspirāle, b – hromosomu ploiditātes piemēri.

Skuju koki ir stabili diploīdi, bet lapu kokiem var būt dažāda ploiditāte. Piemēram, kārpainajam bērzam (*Betula pendula*) ir diploīds, bet purva bērzam (*Betula pubescens*) – tetraploīds genoms (Eriksson, Jonsson, 1986). Šo īpašību var izmantot, lai atšķirtu fenotipiski līdzīgas sugas, kā arī, lai identificētu to hibrīdus. Parastā un purva bērza hibrīdam būs triploīds genoms, kas ir diploīda un tetraploīda krustojuma rezultāts.

DNS sekvencē var izdalīt dažādus sekvenču rajonus: gēnus, kuri nosaka – kodē zināmu organisma funkciju izpausmi, sekvenču rajonus, kuri regulē gēnu darbību, un sekvenču rajonus, kuriem nav funkcionālas nozīmes. Pamatojoties uz DNS sekvenču atšķirībām starp indivīdiem, izstrādāti molekulārie marķieri. Tos iedala funkcionālajos un neitrālajos DNS marķieros. Funkcionālie ir tie, kuri ir saistīti ar gēniem vai citām regulējošām sekvencēm, un iespējams, ka tie saistās ar kādu indivīda īpašību. Meža koku gadījumā tie varētu būt saistīti ar kādu no saimnieciski nozīmīgām īpašībām. Neitrālie ir variācija DNS molekulā, kurai var nebūt saistība ar pazīmi vai fenotipu (Storz, 2002).

Molekulāros marķierus var definēt kā DNS fragmentus, kuri ir saistīti ar noteiktu genoma vietu, t.s. lokusu, un šie lokusi ir atšķirīgi (polimorfi) starp dažādiem indivīdiem un katrs satur divas alēles diploīda sugās. Sugas, kuras ir poliploīdas, saturēs attiecīgu alēļu skaitu, piemēram, tetraploīdam 4, utt. Kodola DNS viens alēles komplekts tiek pārmantots no tēva, otrs no mātes. Analizējot kodola DNS molekulāros marķierus, iespējams identificēt indivīda tēvu un māti, bet no mitohondriju un hloroplastu molekulāro marķieru analīzes iespējams noteikt indivīda vai nu tēva, vai mātes izcelsmes grupu – haplogrupu (Wagner, 1992).

Lai varētu veikt meža koku materiāla ģenētisko analīzi, vispirms no tā ir jāizdala DNS. Tam vislabāk noderīgas svaigas koku skuju vai lapas. Grūtāk DNS izdalīt no koksnes, bet arī tas, ja nepieciešams, ir iespējams. Ir izstrādāti daudzi DNS izdalīšanas protokoli, kuru pamatā ir DNS atdalīšana no materiālā esošiem polisaharīdiem, olbaltumvielām un lipīdiem. DNS kvalitātei jābūt augstai, tā nedrīkst saturēt piemaisījumus, kuri varētu traucēt polimerāzes ķēdes reakcijai (PĶR), kura galvenokārt ir molekulāro marķieru analīzes pamatā.

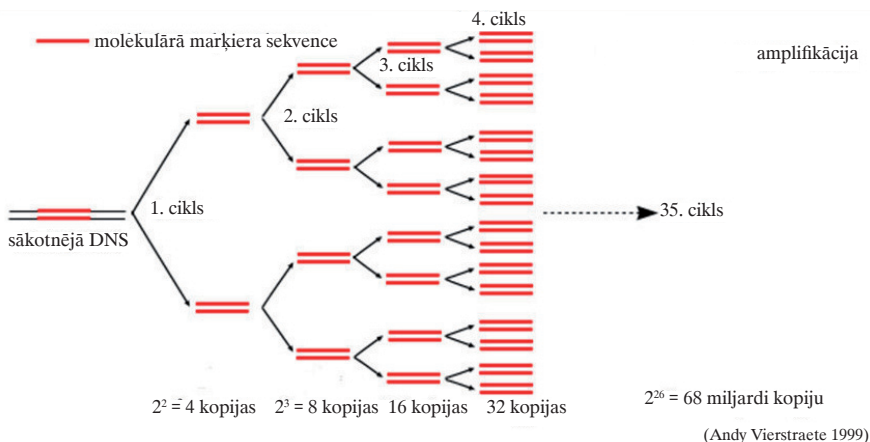
Meža koku molekulārās ģenētikas pētījumos sākotnēji izmantoja izoenzīmu noteikšanu. Izoenzīmi ir viena enzīma atšķirīgas formas, kas organismā katalizē vienu un to pašu fizioloģisko reakciju, bet to aminoskābju sastāvs ir nedaudz izmainīts. Tie ir saistīti ar gēnu DNS

sekvenci, kura kodē šo aminoskābju sastāvu. Šī DNS sekvence starp atsevišķiem indivīdiem var būt nedaudz izmainīta un pamatojoties uz šīm izmaiņām izoenzīmus var izmantot kā molekulāros marķierus populāciju ģenētiskajā analizē. Metode pamatojas uz to, ka, izmainoties aminoskābju sastāvam, izmainās arī izoenzīma elektriskais lādiņš un to var identificēt elektroforētiski. Tā ir samērā vienkārša, bet tās trūkums ir tas, ka to ietekmē koka vecums un augšanas apstākļi. Bez tam izoenzīmu variācija bieži vien ir ļoti neliela, kas apgrūrina radniecīgi tuvu indivīdu atšķiršanu (Falkenhagen, 1985; Geburek, 1997).

1962. gadā atklāja specifiskus fermentus – restriktāzes, kuras šķēļ DNS molekulu noteiktās nukleotīdu sekvences vietās, kā rezultātā radās iespēja, izmantojot šo DNS fragmentu garumu, izveidot katram indivīdam savu restrikcijas profilu (Nathans, Smith, 1975). Salīdzinot šos spektrus, bija iespējams noteikt DNS sekvences variāciju atsevišķos indivīdos. Šie spektri satur ļoti lielu fragmentu daudzumu un to analīze ir darbietilpīga (Botstein *et al.*, 1980).

Molekulāros marķierus plaši sāka izmantot pēc polimerāzes ķēdes reakcijas (PĶR) tehnoloģijas izstrādes, ar kuras palīdzību iespējams pavairot vienu specifisku DNS posmu. Tagad PĶR ļoti plaši izmanto visdažādākajās ģenētiskajās analizēs gan bioloģijā, gan medicīnā. Ar šīs reakcijas palīdzību no maza DNS daudzuma (pat dažām molekulām) var iegūt vairākus mikrogrammus DNS. Metodes būtība īsumā ir šāda – vispirms abi DNS pavedieni augstā temperatūrā tiek atdalīti viens no otra, pēc tam pie katras vienpavediena DNS ķēdes analīzei izvēlēta polimorfā molekulārā marķiera sekvences sākuma pievienojas apmēram 20 nukleotīdu (oligonukleotīds) garas sekvences – praimerī. Praimerī tiek konstruēti ar iepriekš zināmām sekvencēm un pasūtīti specializētos uzņēmumos. Ar šādu izveidotu praimera un vienpavediena DNS kompleksu polimerāze veic sintēzi (amplificē), izveidojot katrā pavedienā atbilstošas sekvences molekulārā marķiera posmu no reakcijas maisījumā esošiem reaģentiem, kā rezultātā tiek pavairots DNS fragments (amplifikāts), kas satur izveidotā molekulārā marķiera DNS sekvenci (Bartlett, Sterling, 2003).

Šāda sintēze tai speciāli izveidotā aparātā PĶR termociklerī tiek atkārtota 20-40 reizes. Ar katru ciklu DNS daudzums palielinās divas reizes, sasniedzot tālākai analīzei nepieciešamo daudzumu. Shematiski šis process attēlots 3. attēlā.

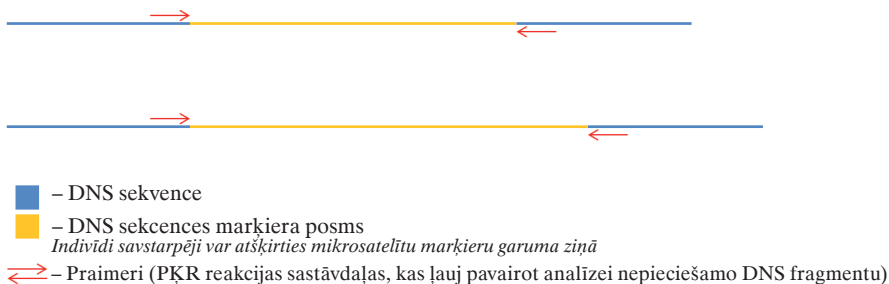


3. attēls. Polimerāzes ķēdes reakcija.

Esošās polimerāzes ķēdes reakcijas metodes pēc tajās izmantotajiem praimeriem var iedalīt divās grupās. Pirmajā PĶR izmanto nespecifiskus praimerus, kas komplementāri atbilst nukleotīdu sekvenču rajoniem, kuri ar lielāku vai mazāku varbūtību sastopami dažādu sugu genomā. Otrajā gadījumā izmanto specifiskus praimerus, kurus konstruē atbilstoši tai nukleotīdu sekvenču, kura atrodas blakus pētāmajam DNS rajonam. No pirmās grupas PĶR vispopulārākā ir RAPD (nejauši amplificētu fragmentu polimorfisms) metode (Williams *et al.*, 1990). Šajā metodē PĶR kā praimeru izmanto vienu brīvas izvēles struktūras īsu oligonukleotīdu. Pēc elektroforētiskas sadalīšanas un iegūtā produkta vizualizācijas amplificētos DNS fragmentus ar dažādu molekulāro masu izmanto kā molekulāros marķierus analīzei. Šī metode tiek plaši izmantota, pētot organismu genomus – konstruējot ģenētiskās kartes, analizējot populāciju ģenētisko struktūru, genotipējot, identificējot. Metode ir samērā vienkārša un praimeru izmaksas ir nelielas. Tomēr šai metodei ir zināmi trūkumi un lielākais no tiem ir tas, ka nepieciešama maksimāla PĶR standartizācija, lai iegūtu atkārtojamu rezultātu. Bez tam, ar šo metodi nav iespējams atšķirt homozigotās formas no heterozigotām. Tāpat praktiski ir gandrīz neiespējami salīdzināt rezultātus, kuri iegūti dažādās laboratorijās. Selekcijas darbā šī metode ir samērā efektīva, it sevišķi, genotipējot indivīdus, klonus un taksonus. Tas saistīts ar to, ka ar šo

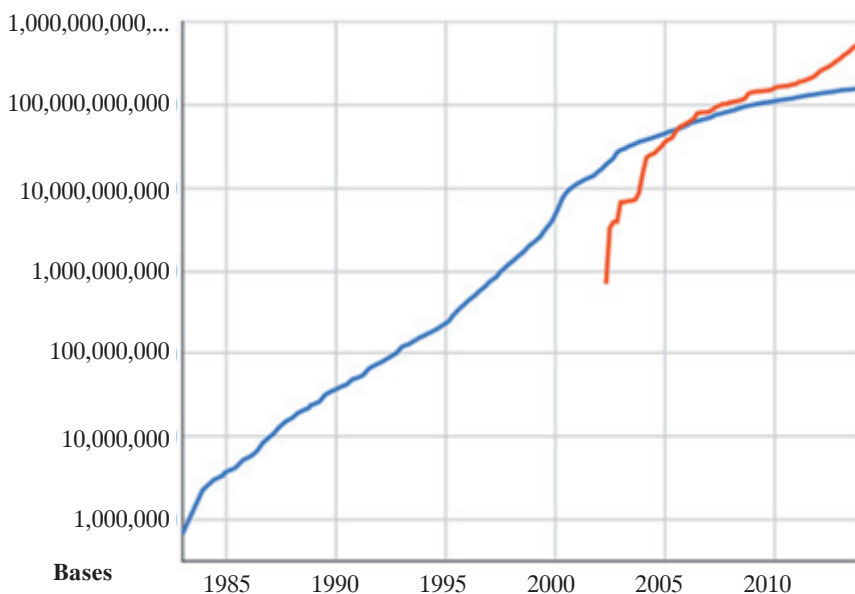
metodi iespējams atrast lielu skaitu DNS marķieru. Tā, piemēram, lietojot pat vienu praimeru, RAPD spektros var atrast piecus un vairāk DNS fragmentus. Līdz ar to, lietojot dažādus praimerus, var atrast lielu skaitu ģenētisko marķieru, kas ļauj salīdzināt lielu fragmentu daudzumu DNS virknes dažādās vietās. Šis fakts arī ierobežo šīs metodes pielietojumu, jo dažos gadījumos iegūtie DNS fragmenti neatšķiras daudzām tās pašas, kā arī citas sugas indivīdiem, kas savukārt apgrūrina identifikāciju (Jones *et al.*, 1997).

Šīs problēmas pārvarēšanai ir piemērota PĶR reakcijas otrā grupa, kurā izmanto specifiskus praimerus, ar kuriem iespējams amplificēt noteiktu DNS fragmentu jeb pētāmo ģēnu. Ir izstrādāts liels skaits šīs grupas metožu, kuras galvenokārt atšķiras ar specifisko DNS fragmentu izvēli. Visām šīm metodēm ir nepieciešama DNS fragmentu nukleotīdu secības noteikšana – sekvenēšana. Viena no populārākajām šīs grupas metodēm ir SSR (*Simple Sequence Repeats*), kuras pamatā ir mikrosatelītu analīze. Mikrosatelīti ir dažāda garuma īsu 1 līdz 5 nukleotīdu fragmentu atkārtojumi, kas raksturīgi katrai sugai un atrodas sugas DNS sekvencē (4. attēls). PĶR reakcijas rezultātā iegūst DNS sekvences (lokusus) atsevišķiem kokiem un katrs lokuss satur divas vienas un tās pašas marķiera alternatīvās garuma formas – (alēles) – vienu pārmantotu no tēva, otru no mātes. Lielākā daļa mikrosatelītu lokusu ir polimorfī un tie var būt 5 un vairāk variantos. Šī metode ir piemērota genotipēšanai, ļoti informatīva un rezultāti labi atkārtojami (Ritland & Ritland, 2000).



4. attēls. SSR molekulāro marķieru analīzes shēma.

1977. gadā Sangers un kolēģi izstrādāja metodiku, lai noteiktu nukleotīdu kārtību DNS fragmentā (sekvenēšana) (Sanger *et al.*, 1997). Šo metodi izmantoja pirmo genomu sekvenēšanai, un to vēl arvien plaši izmanto, lai noteiktu atsevišķu gēnu sekvences. Pirms aptuveni 10 gadiem tika izstrādātas jaunas DNS sekvenēšanas metodikas, kuras bija daudz apjomīgākas, un bija iespējams vienlaicīgi noteikt ļoti daudz DNS fragmentu sekvences. Tas ir ievērojami palielinājis sekvenēšanas apjomus un attiecīgi samazinājis izmaksas (Schuster, 2007). Cilvēku genoma sekvenēšanas izmaksas 2001. gadā bija 100 000 000 dolāru, bet 2011. gadā tās bija samazinājušās līdz 10 000 dolāriem. Šie tehnoloģiskie panākumi bija pamats genomikas attīstībai, kur tiek pētīts viss genoms, nevis atsevišķi gēni. Attēlā redzams sekvenču skaita pieaugums NCBI GenBank datu bāzē, kas ir vislielākā publiski pieejamā DNS datu bāze.



5. attēls. Sekvenču pieaugums GenBank datu bāzē kopš 1985. gada (ar sarkano krāsu – nosekvenēto genomu skaits, ar zilo – sekvenēto bāzu skaita pieaugums).
<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/statistics>

Lai noskaidrotu DNS funkcijas un to ietekmi uz koka genotipu, var arī pētīt gēnu darbības intensitāti (ekspresiju). Viens no molekulārās bioloģijas pamatpostulātiem ir tas, ka ģenētiskā informācija tiek saglabāta DNS molekulā gēnos, kuri tiek ekspresēti (transkribēti) proteīnu sintēzei (Crick, 1970). Proteīni (enzīmi) veic fizioloģiskās funkcijas šūnās, tādējādi nosakot koka īpašības (fenotips). Gēnu ekspresija ir fundamentāls dzīvās dabas process, kurā genotips pāriet fenotipā. Ģenētiskais kods, kurš tiek uzglabāts DNS, tiek pārvērsts gēnu ekspresijā un ekspresijas īpašības rada pamatu organisma fenotipam. Fenotipu nosaka ekspresēto gēnu proteīnu sintēze, kura kontrolē organisma formu jeb darbojas kā ferments, kas katalizē organismu raksturojošos specifiskos metabolītu veidošanās ceļus. Gēnu ekspresija notiek divās pakāpēs – vispirms informācija, kura atrodas DNS tiek pārrakstīta (transkribēta) RNS (ribonukleīnskābe) un tālāk pārneses (translācija) procesā veido proteīnus. Gēnu ekspresija notiek visās zināmajās dzīvās dabas formās un ir dzīvības uzbūves pamats. Ļoti svarīga loma ir gēnus regulējošiem faktoriem, jo tieši tie nosaka dzīvības formu daudzveidību. Gēnu regulācija dod iespēju šūnai kontrolēt struktūru un funkcijas un ir par pamatu jebkura organisma šūnu diferenciācijai, morfoģenēzei, daudzpusībai un pielāgošanās spējai. Katra šūna organismā satur visu genomu, tomēr dažādos audos un augšanas fāzēs, gēnu ekspresija ir atšķirīga, un tas ir pamats audu un citu auga daļu diferenciācijai. Ekspresijas kontrole ir vitāli svarīga, tā ļauj šūnai veidot gēnu kodētos produktus tad, kad tie ir vajadzīgi, un noteiktā daudzumā. Tā dod iespēju šūnai elastīgi pielāgoties mainīgiem apkārtējās vides apstākļiem, ārējiem signāliem, bojājumiem un citiem faktoriem. Gēnu regulācija ir arī evolucionāro izmaiņu pamats. Gēnu regulācijā piedalās organisma DNS nekodējošas sekvences – miRNS, mobilie ģenētiskie elementi, piemēram, retrotranspozoni, un citi. Meža koku saimnieciski vērtīgās īpašības ir cieši saistītas ar gēnu ekspresiju. Jāatzīmē, ka jebkura koka funkcionālā īpašība nav saistīta tikai ar viena gēna ekspresiju, bet ar gēnu grupām un tos regulējošiem faktoriem (Ma *et al.*, 2002). Starp kloniem iespējama gēnu ekspresijas variācija, un to varētu iekļaut selekcijas programmās, piemēram, atlasot klonus ar lielāku koksnes blīvumu, rezistentākus pret patogēnām sēnēm u.c.

DNS molekulā augos esošie sekvenču posmi – mobilie ģenētiskie elementi – aktivējas nelabvēlīgos apstākļos un DNS ietvaros spēj mainīt

savu atrašanās vietu (McClintock, 1984; Wessler, 1996). Viena no mobilo ģenētisko elementu klasēm – retrotranspozoni – ir īpaši izplatīta augos un var tikt iesaistīta gēnu darbības regulēšanā. Šīs retrotranspozonu sekvences ir raksturīgas katrai sugai, un dažādiem indivīdiem ir atšķirīgas, tāpēc retrotranspozonus kā molekulāros marķierus var izmantot klonu identificēšanai un ģenētiskās daudzveidības noteikšanai (Schulman *et al.*, 2012).

Tuvākā nākotnē paredzama ļoti strauja meža ģenētikas pētījumu attīstība. 2013. gadā tika noteikta pilna Eiropas egles (*Picea abies*) (Nystedt *et al.*, 2013) un terpentīna priedes (*Pinus taeda*) (Neale *et al.*, 2014) genoma sekvence, un tuvākā nākotnē noteiks parastās priedes (*Pinus sylvestris*) genoma sekvenci, kas dos iespēju turpmākai precīzai molekulāro marķieru izvēlei. Jāatzīmē, ka egles genoms ir vislielākais no augu genomiem, kuriem līdz šim ir noteikta pilna nukleotīdu sekvenca. Pie šī jautājuma ilgstoši strādāja ļoti lielas zinātnieku grupas. Bez tam pēdējā laikā ir izstrādātas jaunas iekārtas ģenētiskās analīzes veikšanai, galvenokārt sekvenču noteikšanai. Apvērsumu sekvenēšanas jomā ir radījusi jaunā aparatūra. Ar to iespējams nosekvenēt pilnu indivīda genomu dažu dienu laikā, salīdzinot ar gadiem ilgstošiem projektiem. Turklāt ļoti ievērojami ir sarukušas arī izmaksas. Jaunā genoma sekvenēšanas sistēma paver iespējas savā starpā salīdzināt individuālus kokus. Tādā veidā var meklēt ģenētisko pamatu meža koku saimnieciskajām īpašībām. No DNS sekvenēšanas datiem var identificēt mutācijas – viena nukleotīda izmaiņu variācijas (SNP, *single nucleotide polymorphism*) gēnos jeb tos regulējošajās DNS daļās, kurus var izmantot kā molekulāros marķierus. Tā piemēram, lai izvērtētu klonu vērtību, jāreģistrē to fenotipiskās īpašības un pēc tam jānosaka to DNS sekvenca. Pēc gēnu sekvencēs atrastajām nukleotīdu mutācijām (SNP) gēnos var noteikt to kopas, kas nosaka katras īpašības ģenētisko pamatu. Šādā analīzē iegūto sekvenču apjoms ir ļoti liels un to apstrādei tiek izstrādātas speciālas bioinformātikas metodes. Jaunā sekvenēšanas aparatūra ir ļoti dārga un dārgas ir arī datu apstrādes programatūras, kuras prasa jaudīgus datorus, tāpēc Eiropas meža ģenētikas pētniecības grupas cieši sadarbojas.

Molekulārie marķieri tiek izmantoti arī Latvijas meža koku ģenētikas pētījumos. Meža koki aizņem lielas sauszemes platības, tie ir svešaputes, ģenētiski un fenotipiski ļoti variabli, augoši ļoti atšķirīgos apstākļos un to attīstību miljoniem gadu ietekmējušas apkārtējās vides izmaiņas,

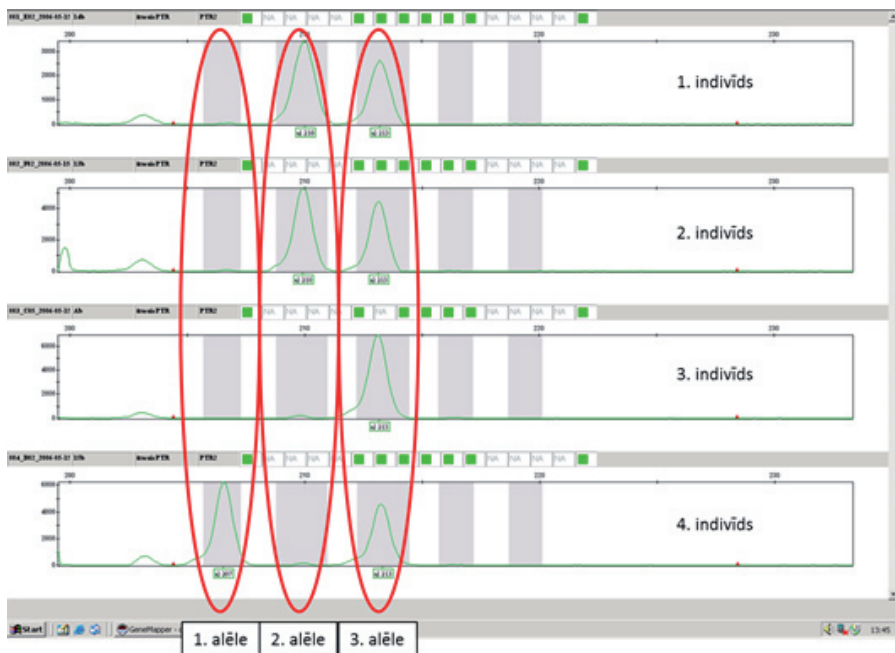
tāpēc to izpēte ir ideāls modelis augu adaptācijas molekulāro mehānismu izpētei. Latvijas Valsts mežzinātnes institūtā “Silva” galvenokārt tiek veikta Latvijas meža koku selekcijas programmā paredzētā ģenētiskā izpēte. Tiek ģenētiski analizētas meža koku audzes, to sēkļu plantācijas, meža koku sugu izcelsme, hibrīdi. Visos šajos pētījumos tiek izmantoti SSR molekulārie marķieri. Tiek strādāts pie mobilo DNS sekvences elementu – retrotranspozonu – izpētes parastajā priedē (Voronova, Ruņģis, 2013; Voronova *et al.*, 2014.), pie priedes rezistences gēnu pret patogēnām sēnēm ekspresijas izpētes (Šķipars *et al.*, 2011), priedes kosnes veidošanās kandidātģēnu izpētes pēcnācēju ģimenēs (Kānberga-Siliņa *et al.*, 2012), inducēto rezistenci pret priedes skujbiri un citiem.

Ir nozīmīgi kontrolēt un optimizēt procesus meža koku sēkļu plantācijās, nodrošinot maksimālo ģenētisko ieguvumu un optimālo to pēcnācēju daudzveidību, stādot vai sējot jaunas mežaudzes. Sēkļu plantācijas nodrošina selekcijas darba efekta – ģenētiskā ieguvuma, kvalitātes, produktivitātes un rezistences uzlabojuma – pārnesi uz nākamo meža paaudzi. Latvijā esošo meža koku sēkļu plantāciju kloni tiek pakāpeniski genotipēti, t.i. katram klonam tiek noteiktas to raksturojošās alēles.

6. attēlā redzami četru indivīdu genotipēšanas rezultāti ar vienu DNS marķieri. No šiem rezultātiem var secināt, ka 1. un 2. indivīds ir ģenētiski identiski (rameti no viena klona), bet 3. un 4. indivīds ir atšķirīgi.

Pagaidām ir pilnīgi vai daļēji genotipētas Sāvienas, Sventes, Dravas, Silvas, Brenguļu un Steķu priežu sēkļu plantācijas, Remtes, Liuza un Sventes egļu sēkļu plantācijas un Rembates, Vēžnieku, kā arī Meža pētīšanas stacijas Kalsnavas meža novadā esošā zemplēves bērzu sēkļu plantācija. Uz tās pamata ir pārbaudītas sēkļu plantāciju shēmas, jo potēšanas, plantāciju ierīkošanas un papildināšanas procesā daži kloni, iespējams, ir sajaukti. Tas dod arī iespēju rekonstruēt to plantāciju shēmas, kuru dokumentācija nav saglabājusies.

Ļoti svarīgi ir sēkļu plantācijās saglabāt meža audzēs esošo ģenētisko daudzveidību. Ģenētiskā daudzveidība ir nozīmīga, lai nodrošinātu no sēkļu plantācijām iegūtās audzes noturību, spēju pielāgoties klimatiskajām izmaiņām un atsevišķiem nelabvēlīgiem faktoriem, saglabājot augstu produktivitāti. Ar dažāda veida molekulārajiem marķieriem Latvijas reģionos ir izpētītas dabiskās priežu, egļu un bērzu meža audzes



6. attēls. Priežu klonu ģenētiskā pasportizācija.

(Neimane *et al.*, 2009; Ruņģis *et al.*, 2009). Ar kodola DNS molekulārajiem marķieriem tajās atrasts liels alēļu skaits. Šis augstais polimorfisms uzrāda lielu ģenētisko daudzveidību Latvijas mežaudzēs, kas liecina par šo audžu ģenētisko veselību un dzīvotspēju, jo ģenētiski atšķirīgu indivīdu klātbūtne populācijās nodrošina spēju veidot arvien jaunas ģenētiskās kombinācijas. Atrastas arī daudz retas alēles, kuras var izrādīties nozīmīgas izmainoties dabas apstākļiem ilgākā laika periodā.

Noskaidrots, ka līdz šim genotipētajās sēklu plantācijās ir saglabāta Latvijas priežu audžu ģenētiskā daudzveidība, un plantācijās tā pat ir vienmērīgāk sadalīta nekā dabiskajās priežu audzēs. Tas pats sakāms arī par egļu un bērzu sēklu plantācijām.

Lai nodrošinātu augstu ģenētisko daudzveidību, sēklu plantācijās jā saglabā liels klonu skaits. Tajā pat laikā, jo lielāks klonu skaits, jo zemāka atlasē intensitāte un reizē zemāks selekcijas efekts – sēklu

plantācijas pēcnācēju pārkums pār mežaudzes pēcnācējiem. Izmantojot molekulāros marķierus, iespējams noteikt minimālo klonu skaitu plantācijā, tāpat noskaidrot efektīvo klonu skaitu, izejot no esošo klonu radniecības.

Genotipējot plantācijām tuvumā augošās attiecīgo koku audzes, iespējams noskaidrot putekšņu fonu, kas var palielināt ģenētisko daudzveidību, bet var arī samazināt selekcijas efektu, nelabvēlīgi ietekmējot pēcnācēju kvalitāti un ātraudzību, bet, atsevišķos gadījumos, arī samazinot to adaptācijas spēju klimatiskiem apstākļiem.

Svarīgi arī raksturot meža koku sēklu plantāciju reproduktīvo materiālu un kontrolēt tā izmantošanu meža atjaunošanā. Arī šo iespēju dod molekulāro marķieru izmantošana. No plantācijām iegūto sēklu analīze balstās uz faktu, ka katrā pēcnācējā obligāti jābūt ar katru marķieri atrastai vismaz vienai mātes koka alēlei. Obligāta ir prasība, ka visiem plantācijas mātes kloniem ir jābūt genotipētiem. Nezināmas izcelsmes sēklu partijai ar lielāku ticamību var noteikt, ka tā nav iegūta no attiecīgās plantācijas, ja analizējamajā sēklu partijā var identificēt tādus indivīdus, kuri noteikti nevarētu būt šīs sēklu plantācijas pēcnācēji, t.i., tiem ar noteiktiem marķieriem netiek atrasta neviena mātes klona alēle. Papildus iespējams arī ņemt vērā alēļu sastopamības biežumu – frekvences.

Meža koku sēklu plantāciju sēklu ģenētiskā kvalitāte nav atkarīga tikai no klonu skaita attiecīgajās plantācijās, bet to var būtiski ietekmēt vides apstākļi ziedēšanas laikā. Sagaidāms arī, ka jau notiekošās un prognozētās klimatiskās izmaiņas var atsaukties uz sēklu ieguvī un plantāciju pēcnācēju ģenētiskajām īpašībām, tajā skaitā, adaptācijas spējām. Kā jau minēts, viens no nozīmīgākajiem audzes adaptācijas potenciālu raksturojošajiem rādītājiem ir ģenētiskā daudzveidība, kuras noteikšanai izmanto molekulāros marķierus. Ģenētiskās daudzveidības izmaiņas izpētītas dažādu sēklu ražas gadu – Sāvienas (1999., 2006., 2011. gg.) un Dravas (2010., 2011. gg.) priežu sēklu plantāciju vidējos sēklu paraugos (Baumanis *et al.*, 2012). Priežu sēklu plantācijās, kurās ir vienādu klonu sastāvs, bet kuras atrodas ģeogrāfiski un klimatiski atšķirīgās vietās, būtiska ģenētiskās daudzveidības samazināšanās nav novērota. Ģenētiskās daudzveidības rādītāji ir līdzīgāki sēklu partijām, kas ievāktas vienā ražas gadā (2011. g.) dažādās plantācijās. Ģenētiskās daudzveidības rādītāji ir atšķirīgāki sēklu partijām, kas ievāktas no

vienas plantācijas dažādos gados. Meteoroloģiskie apstākļi ziedēšanas laikā var būtiski ietekmēt nākamā gada sēklu ražu. No molekulāro marķieru datiem var aprēķināt arī iegūto sēklu partiju novērotās heterozigotātes parametrus, kas raksturo pašapputes īpatsvaru, kura ir dažāda atšķirīgos laika apstākļos. Analoga izpēte tiek veikta arī ar egļu sēklu plantāciju dažādu gadu sēklu partijām, jo tām raksturīgi neregulāri sēklu ražas gadi ar būtiski atšķirīgu ražas apjomu.

Selekcijas programmās no pēcnācēju pārbaudes rezultātiem turpmākam darbam tiek atlasīta augstvērtīgāko klonu grupa. Starp šiem kloniem paredzēts veikt krustošanu, nodrošinot ģenētiskā materiāla rekombināciju un bāzi turpmākai atlasei. Ir būtiski pārliecināties, ka krustošanai izvēlētais ramets tiešām ir no atlasītā klona. Ja šajā posmā tiek pieļauta kļūda, tad tiek zaudēts iepriekšējā selekcijas darba (pēcnācēju pārbaužu ierīkošanas, uzmērīšanas, analīzes) rezultāts, un otrajā selekcijas ciklā tiek iekļauts klons ar zemāku selekcijas vērtību. Šim mērķim vislabāk piemēroti molekulārie marķieri, jo tie dod nekļūdīgu informāciju par katra indivīda unikalitāti. Atsevišķos gadījumos krustošanai atlasītās selekcijas grupās tiek ietverti kloni no vienas populācijas. Ņemot vērā putekšņu un sēklu izplatību, šie kloni var būt savstarpēji radniecīgi, tādējādi negatīvi ietekmējot nākamās paaudzes (to savstarpējo krustojumu pēcnācēju) produktivitāti un vitalitāti. Analizējot ar ģenētiskajiem marķieriem iegūtos rezultātus, iespējams atlasīt neradniecīgos vai ļoti attāli radniecīgos klonus, nodrošinot augstāku sēklu plantāciju pēcnācēju vitalitāti, kā arī paaugstinot selekcijas darba efektivitāti, vai nu radniecīgus klonus selekcijas grupā neiekļaujot, vai arī krustojamo pāru izvēlē ņemot vērā to savstarpējo radniecību. Tāpēc krustošanai izvēlētās grupas visi kloni tiek genotipēti, nosakot ģenētiskos attālumus starp tiem, konstruējot dendogrammas jeb sastādot matrices.

Mūsdienās meža koku sugu selekcijas metodēs, lai pilnīgāk izvērtētu vecākus un pēcnācējus, izmanto ciltsrakstu informāciju. Parasti to iegūst, izmantojot kontrolētus krustojumus, kur abi vecāki ir zināmi. Daudzām meža koku sugām šādi kontrolēti krustojumi ir ļoti laika un citu resursu ietilpīgi, un to samazināšanai tiek izstrādāta jauna metodika. BwB (*Breeding without Breeding*) pamata ideja ir, izmantojot DNS marķierus, noteikt pēcnācēju pilnas ģimenes struktūru, lai varētu precīzāk izrēķināt selekcijas vērtības no nekontrolētu vai nezināmu krustojumu populāciju fenotipiskajiem datiem (El-Kassaby *et al.*, 2007). DNS marķieri

tiek izmantoti, pasportizējot tikai daļu no kopējās pēcnācēju populācijas – to, kas izveidota no ierobežota skaita mātes koku sēklām. Pasportizējot šo mazo populācijas daļu, ir iespējams rekonstruēt tās ģimenes struktūrā ģimeņu tēvus. Šo informāciju var izmantot, lai atrastu visus vecākus (arī ja tie nav iekļauti atlasīto mātes koku kopumā), jo tiek pasportizēti to pēcnācēji, kas dod iespēju izmantot klasiskās kvantitatīvās ģenētikas analīžu metodes. BwB ir tehniski un loģistiski iespējams risinājums dažādām meža koku sugām, un to var ieviest ar mazākiem ieguldījumiem nekā parastās selekcijas programmas. Tomēr šī metode nav izdevīgā sugām, kurām jau ir uzsāktas plašas selekcijas programmas. BwB varētu būt izdevīgi izmantot tādām sugām, kurām tiek no jauna uzsākta selekcija vai arī tām, kuru selekcijā tiek prognozēti mazi finansiālie ieguldījumi.

Meža atjaunošanas reproduktīvā materiāla izvēlei ir svarīgi noskaidrot meža audžu ģenētisko izcelsmi dažādos Latvijas reģionos, kā arī salīdzināt tās ar tuvākām ārvalstu mežaudzēm, no kurām nepieciešamības gadījumā varētu būt iespējams papildināt iztrūkstošo materiālu. Ar kodola, mitohondriju un hloroplastu DNS molekulārajiem marķieriem analizētas sekojošas priežu audzes (populācijas) – Saldus, Misas, Maltas, Sēlijas, Smiltenes, Bārtas, Ugāles, Tukuma, kā arī Vitebskas apgabala priežu audzes Baltkrievijā. Analizētas arī Rēzeknes, Ludzas, Kuldīgas, Saldus, Rīgas, Apes, Limbažu, Zaubes, kā arī Polijas Istebna un Krievijas Ļeņingradas apgabala egļu audzes, kā arī bērzu audzes no trim Latvijā pēc agroklīmatiskajiem apstākļiem izdalītiem izcelsmes apgabaliem – Dienvidu, Ziemeļu, Centra. No katra apgabala analizētas 5 audzes. Analīzē iekļautas arī Igaunijas Viru apgabala, Lietuvas Šauļu apgabala, Krievijas Tveras apgabala bērzu audzes.

Kodola DNS molekulārie marķieri nedod iespēju noskaidrot Latvijas mežaudžu (populāciju) ģenētisko atšķirību dažādos Latvijas reģionos, kā arī no tām tuvākajās aizrobežu valstīs. Galvenokārt ģenētiskā variācija atrodama katras audzes iekšienē un starp populācijām variācija nepārsniedz 1 % gan Latvijas priežu, gan egļu audzēs. Bērzu audžu molekulārās variācijas analīzē atrasts, ka 94 % variācijas atrodas populācijas iekšienē, un tikai 3 % variācijas novērojama starp reģioniem, kā arī starp populācijām atsevišķos rajonos. To visu varētu izskaidrot ar putekšņu pārceļošanu lielos attālumos, jo šīs mežaudzes aizņem lielas platības un ir mazstrukturētas. Latvijas teritorija ir neliela, un putekšņu

plūsmu netraucē nekādi dabas ierobežojumi, piem., kalnu grēdas.

Tātad kodola DNS marķieri ir nepiemēroti populāciju ģenētiskās struktūras un to izcelsmes noteikšanai galvenajām meža koku sugām Latvijā. Pētījumi pasaulē ir pierādījuši, ka ģenētisko materiālu, kas tiek nodots nākamajai paaudzei, skuju kokos var efektīvi izsekot, izmantojot hloroplastu vai mitohondriju DNS marķierus. Šie marķieri precīzāk atklāj populācijas ģenētisko struktūru, jo tiek izsekota ģenētiskā mainība tikai pa tēva vai mātes līniju. Analizējot augstāk minētās priežu audzes ar trim hloroplastu DNS marķieriem, tika atrastas 13 haplogrupas, un atrastā ģenētiskā diferenciācija ir lielāka nekā ar kodola DNS molekulāriem marķieriem noteiktā, 89 % daudzveidības atrodas populācijas robežās, 5 % starp populācijām reģionos, un 6 % starp reģioniem. Pēc ģenētiskajām distancēm konstruētajā dendrogrammā gandrīz visas Latvijas populācijas sagrupējās kopā. Atšķirīga bija tikai Liepājas rajona Bārtas populācija.

Arī egļu audžu analizē ar hloroplastu marķieriem atrastā ģenētiskā diferenciācija starp populācijām ir lielāka nekā tā, kura tika atrasta ar DNS kodola marķieriem, 97 % daudzveidība atrodas populācijas robežās un tikai 2 % starp populācijām reģionos, bet 1 % starp reģioniem.

Ar hloroplastu DNS molekulārajiem marķieriem, kuri tiek pārmantoti lapu kokos pa mātes līniju, izanalizēti arī Latvijas un Baltkrievijas ozoli. Ozols ir sena kokaugu suga, kas agrāk plaši augusi Latvijas teritorijā, aizņemot apmēram 10 % no kopējās mežu platības. Patlaban mūsu valstī ir reģistrētas tikai dažas saglabājušās ozolu audzes, kas sastāda nedaudz vairāk par 0,1 % no kopējās mežu platības. Ozolu audzes tika izcirstas 18.-19. gs., galvenokārt Krievijas cara Pētera I laikā, kuģu būves vajadzībām. Rezultātā pat nedaudzajās saglabājušajās audzēs, izcērtot taisnākos un bezzarainākos ozolus, praktiski ir notikusi negatīvā selekcija. Latvijā ir arī vairākas ozolu audzes, kuras stādītas ar ievestu sēklu materiālu (piem., Skrīveros), bet diemžēl to ģenētiskā izcelsme nav zināma. Lai atjaunotu Latvijas ozolu audzes, saglabājot bioloģisko un ģenētisko daudzveidību, kas nodrošinātu to ilglaicīgu attīstību, ir sevišķi mainīgajos klimatiskos apstākļos, nepieciešams apzināt labākās saglabājušās ozolu audzes, noteikt to ģenētisko daudzveidību un izcelsmi. Ir svarīgi novērtēt arī agrāk introducēto ozolu adaptāciju Latvijas klimatiskajiem apstākļiem un noteikt to ģenētisko izcelsmi. Baltkrievijā ir saglabājušās samērā lielas ozolu audzes. Abu valstu kopējā robeža un kopējās upju sistēmas varētu būt par iemeslu ģenētiski

radniecīgu ozolu populāciju izplatībai abās valstīs, no kurām varētu identificēt vispiemērotākās Latvijas ozolu atjaunošanai. Latvijas un Baltkrievijas ozolos tika atrastas 7 kopējas ozolu haplogrupas, kuru reproduktīvo materiālu varētu izmantot Latvijā. Visdaudzsoļākais materiāls ir no Baltkrievijas rietumu un ziemeļu reģioniem. Analīzē tika ietverti arī Latvijas dižozoli, to haplotipi nebija atšķirīgi no citiem atrastajiem haplotipiem, un nebija iespējams ģenētiski diferencēt dižozolus no citiem Latvijas ozolu indivīdiem un audzēm. Izmantojot dažāda veida DNS molekulāros marķierus, iespējams arī izsekot pēcledus laikmeta meža koku rekolonizācijas ceļiem. Eiropas mērogā šādus pētījumus veic daudzām koku sugām. Diemžēl Latvijas materiāls tajos nav ietverts vai arī analizēts ļoti mazs indivīdu skaits. Salīdzinot iegūtos datus ar pētījumu par ozola haplotipiem visā Eiropas mērogā, Latvijas ozolu haplotipi sadalās divās izcelsmes grupās, kuras ir saistītas ar pēcledus laikmeta ozola kolonizācijas ceļiem. Lielākā Latvijas haplotipu grupa pieder A izcelsmes grupai, kura vairāk atrasta Eiropas austrumos, un mazākā – C izcelsmes grupai, kura atbilst Eiropas centrālajai daļai un Skandināvijai. A izcelsmes grupas haplotipi dominē Latvijas austrumu daļā un C izcelsmes haplotipi dominē Latvijas rietumos, galvenokārt Kurzemē.

Skuju kokos lielāku populācijas diferenciāciju uzrāda mitohondriālās DNS marķieri, jo mitohondriji tiek mantoti pa mātes līniju (t.i. caur sēklām), un sēklu kustības attālumi ir ierobežoti. Ar šiem marķieriem ir noskaidrots, ka Ziemeļaustrumeiropā ir tikai divas priedes izcelsmes grupas (A un B). A (Dienvidu) grupa ir izplatīta visā Eiropā, bet B grupa (Ziemeļu) ir biežāk sastopama Eiropas ziemeļaustrumos. Tiek pieņemts, ka priedes ar B grupas izcelsmi ir no ledus neskartā apgabala (angl. *refugia*) apm. 300 km uz austrumiem no Maskavas pie Urālu kalniem un tās ir izplatītas Baltijā, Karēlijā (Krievijas Ziemeļrietumu daļā) un Somijā. Izanalizējot Latvijas augstāk minētās priežu audzes ar mitohondriju DNS molekulārajiem marķieriem, atrasts, ka tikai Rēzeknes apgabala Maltas priežu audzē visi 25 analizētie indivīdi pieder Ziemeļu grupai. Pārējās audzēs ar dažādu biežuma pakāpi satopami abu grupu pārstāvji. Varētu teikt, ka Latvija ir tā ģeogrāfiskā vieta, kur abi šie rekolonizācijas ceļi ir sastapušies, kā rezultātā izveidojusies no citām Eiropas zemēm atšķirīga priežu subpopulācija. Kā jau bija sagaidāms, diferenciācijas pakāpe starp populācijām ir ievērojami lielāka, tā sastāda 16 %. Populāciju iekšienē atrodama 84 % variācija. Arī eglu rekolonizācijas ceļi Latvijas

teritorijā ir krustojošies un ar mitohondriju DNS marķieriem tiek noskaidrotas izveidojušos populāciju struktūras dažādos ģeogrāfiskajos reģionos. Ir izveidota egļu DNS kolekcija no egļu audzēm, kuras ir pašatjaunojušās ilgstošā laika periodā (tajās nav veikta saimnieciskā darbība). Analīzē ir iekļautas arī Moricālas rezervāta egles. Interesanti, ka jau ar kodola mikrosatelītu marķieriem tajās atrastas unikālas alēles, kādas nav sastopamas citās Latvijas egļu audzēs.

Ar molekulārajiem marķieriem var analizēt ne tikai sēkļu plantācijas, audžu diferenciaciju, bet arī noskaidrot atsevišķu dabīgas izcelsmes audžu ģenētisko struktūru. Tā ar 9 kodola DNS marķieriem ir analizēti 358 Liču priežu audzes indivīdi. Liču priežu audze tika izvēlēta analīzei, jo tā ir tipiska reģionam, un tajā nav liela vides apstākļu variācija, kas atvieglina parauglūkumu ierīkošanu un salīdzinošo datu analīzi. Atrasts liels daudzums atšķirīgu alēļu, kas atkārtoti apliecina Latvijas priežu audžu augsto ģenētisko daudzveidību. Audzi iespējams sadalīt grupās. Vispirms ar mitohondriālajiem DNS marķieriem sadala divās haplogrupās pēc mātes kokiem, pēc tam katru no tām, tēva haplogrupās, analizējot ar hloroplastu DNS marķieriem un tālāk, izmantojot ar kodola DNS marķieriem iegūtos datus, katrā noskaidrot radniecību.

Analizēta arī apses dabiski atjaunojošos ģenētisko resursu audžu struktūra dažādos Latvijas reģionos. Izdalīto ģenētisko resursu audzēm jānodrošina sugas ģenētiskā daudzveidība, kura nepieciešama ilglaicīgai attīstībai. Parastajai apsei ir saimnieciskā vērtība enerģētiskās koksnes ieguvē, un tai ir specifiska niša koka izstrādājumu ražošanā. Apses vairojas vai nu ar sēklām, kuras pēc izmēriem ir mazas un spēj pārvietoties lielos attālumos, vai arī veģetatīvi ar atvasēm, kuras ir ģenētiski identiskas mātes kokam un ļoti intensīvi veidojas pēc koku nociršanas. Atjaunojoties tikai ar atvasēm, ģenētiskā daudzveidība audzē pakāpeniski samazinās, jo atvasēja veidošanās kavē jaunu genotipu sēkļu nokļūšanu platībā un samazina dīgstu izdzīvošanas iespējas. Ar analīzē izmantotajiem kodola DNS molekulārajiem marķieriem konstatēts, ka atšķirības starp atsevišķām dažādu Latvijas reģionu audzēm ir nozīmīgas – klonu skaits ir robežās no 5,3 līdz 22 uz ha. Lielāko daļu klonu (79 %) paraugkopā, kas iegūta, izvēloties paraugkokus 10-15 m attālumā vienu no otra, pārstāv tikai 1 ramets. Analizētajās 18 apšu jaunaudzēs konstatēti vidēji $9,4 \pm 2,65$ kloni uz ha. Tas liecina, ka analizētajās apšu audzēs neviens no kloniem nav guvis būtisku pārsvaru un saglabājas

salīdzinoši augsta ģenētiskā daudzveidība. Tā kā sākotnējo daudzveidību nodrošina atjaunošanās ar sēklām, tās saglabāšanās liecina, ka pētījumā aptvertajās platībās apses bijušas relatīvi nesenas (nelielā skaitā paaudzē) un/vai papildus atvasēm platībā ar sēklām regulāri nonāk un labvēlīgos apstākļos izdzīvo jauni genotipi.

Vēl ļoti plaši molekulāros marķierus izmanto augu, patogēno sēņu, dzīvnieku un citu dabas objektu sistemātikā. Tiek izstrādāti sugu specifiski marķieri, ar kuriem iespējams viennozīmīgi atšķirt sugas, kuras pēc morfoloģiskajām īpašībām grūti nosakāmas vai arī to pieskaitīšana vienai vai otrai sugai ir apšaubāma. Patogēno sēņu sugu specifiskos marķierus plaši izmanto arī mežsaimniecībā. Kā zināms, priežu skuju brūno skujbiri, kas ir ļoti bīstama jauniem priežu stādiem kokaudzētavās, izraisa *Lophodermium* ģints sēnes, no kurām tikai viena suga (*Lophodermium seditosum*) ir agresīva, un to ar šīs sugas specifisko marķieri ir iespējams identificēt pat pirms inficēšanās ārējo pazīmju parādīšanās. Tāpat ar sēņu sugas *Heterobasidion annosum* (sakņu trapes izraisītājs) specifisko molekulāro marķieri iespējams noteikt tās klātbūtni priežu kokos, ko vizuāli noteikt nav iespējams (Šķipars, Ruņģis, 2011).

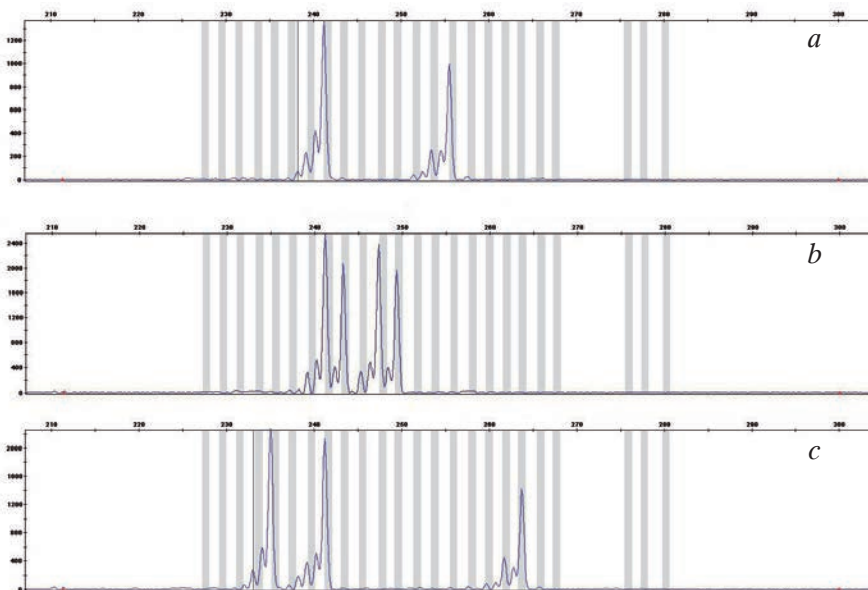
Ar molekulārajiem marķieriem iespējams identificēt dažādu sugu hibrīdus. Latvijas mežsaimniecībā ir izstrādāta un ieviesta ražošanā ātraudzīgu apšu hibrīdu audzēšanas tehnoloģija. Latvijas klimatiskajiem apstākļiem piemērotākais ir Amerikas apses (*Populus tremuloides*) un parastās apses (*Populus tremula*) krustojums, kura pēcnācējiem pirmajā paaudzē novērots heterozes efekts – starpsugu krustojuma pēcnācēji augšanā ir pārāki salīdzinājumā ar katru no vecāku sugām. Heterozes efekts saglabājas tikai pirmajā paaudzē, tādēļ apšu hibrīdu pavairošana notiek veģetatīvi, tos mikroklonāli pavairojot. Katra klona ģenētisko identitāti apstiprina analizē ar molekulārajiem marķieriem. Tā kā kloniem ir komerciāla vērtība, tie tiek reģistrēti Latvijas Valsts meža dienestā, un katram klonam ar molekulārajiem marķieriem tiek noteikta tā ģenētiskā identitāte – izstrādāta ģenētiskā pase. Perspektīvā analogas klonu ģenētiskās pases paredzēts izstrādāt arī citai ātraudzīgai sugai, kura tiek veģetatīvi pavairota – kārkliem.

Latvijā sastopami arī dabīgie lapu koku starpsugu hibrīdi. Melnalksnis un baltalksnis ir sastopami dabiskās audzēs visā Latvijas teritorijā. Baltalksnis aizņem vairāk nekā 10 % no visas Latvijas meža kopplatības, bet melnalksnis – aptuveni 5 %. Kaut gan šo sugu ziedēšanas

laiks atšķiras par divām nedēļām, tomēr ir periodi, kad to ziedēšana notiek vienlaicīgi, kā rezultātā veidojas hibrīdi. Pēc morfoloģiskajām īpašībām šos hibrīdus ir ļoti grūti atšķirt no pamatsugām, bet tos ir iespējams atšķirt, izmantojot molekulāros marķierus. Hibrīdu identificēšanai nepieciešami tādi DNS marķieri, kas uzrāda atšķirīgas alēles starp sugām (Zhuk *et al.*, 2008). Pirmās paaudzes hibrīdiem katrs sugu specifiskais marķieris uzrāda savas sugas alēli. Iespējama arī tālāka hibrīdo alkšņu krustošanās ar baltalksni, melnalksni vai arī citu šo sugu hibrīdu, un, izmantojot lielu marķieru skaitu, iespējams noteikt katras sugas alēļu proporciju potenciālajos hibrīdos (Ruņģis *et al.*, 2010).

Latvijā galvenokārt sastopamas divas bērza sugas – āra jeb kārpainais (*Betula pendula*) un purva jeb pūkainais (*Betula pubescens*) bērzs. Atšķiras šo bērzu augšanas apstākļi. Āra bērzs labāk aug irdenā trūdvielām bagātā augsnē, bet purva aug mitrākās, purvainās vietās un krūmainās pļavās. Atšķirīga ir arī šo bērzu sugu ploiditāte. Āra bērzs ir diploīds, bet purva bērzs ir tetraploīds. Abas bērzu sugas var atšķirt morfoloģiski pēc lapu formas un dzinumu veida. Tomēr, it sevišķi nosusinātos purvos vai abu bērzu augšanas zonu saskarsmes vietās, ir sastopami bērzi, kuros ir daļēji pārstāvētas abas morfoloģiskās formas un kuri, iespējams, ir starpsugu hibrīdi. Šādus starpsugu hibrīdus ar molekulāro marķieru palīdzību izdevās identificēt trijās Latvijas bērzu audzēs. Kā redzams 7. attēlā, atrastās alēles sniedz nepārprotamu informāciju par piederību konkrētam bērza taksonam.

Ir izveidoti priedes retrotranspozonu specifiskie DNS marķieri un ar tiem izpētītas priedes DNS dabīgajās audzēs, tajās konstatējot augstu ģenētisko daudzveidību. Iegūtie rezultāti neatšķiras no augstāk aprakstīto neitrālo DNS marķieru analīzes. Retrotranspozonu marķieri sniedz iespēju arī atšķirt viena indivīda klonu rametus, jo, kā minēts iepriekš, tie var izraisīt izmaiņas genomā, reaģējot uz stresa apstākļiem. Tāpēc tie ir jūtīgāki nekā citas DNS marķieru metodes. Analizējot Latvijas austrumu un rietumu pusēs atšķirīgos klimatiskajos apstākļos esošās plantācijās augošus 26 gadus vecus priedes viena klona indivīdus (rametus) ar 10 retrotranspozonu specifiskiem marķieriem, viens no tiem uzrādīja variāciju starp viena klona indivīdiem, ko ar SSR DNS marķieriem nav iespējams konstatēt. Iespējams arī atšķirt audzes, kuras augušas dažādos apstākļos. Izanalizējot ģenētisko daudzveidību dabiski atjaunojušajā priežu audzē, kas atrodas regulāru mitruma



7. attēls. Bērzu ģenētiskā pasportizācija: a – *Betula pendula*, b – *Betula pubescens*, c – *Betula pendula* × *Betula pubescens*.

atšķirību ietekmē, kur vienas audzes indivīdi aug paugurā (30,4 m), bet citi nogāzē un pārpuvotumā, izrādījās, ka iespējams nodalīt krasi atšķirīgos topogrāfiskos apstākļos augošās priedes (Voronova, Ruņģis, 2013).

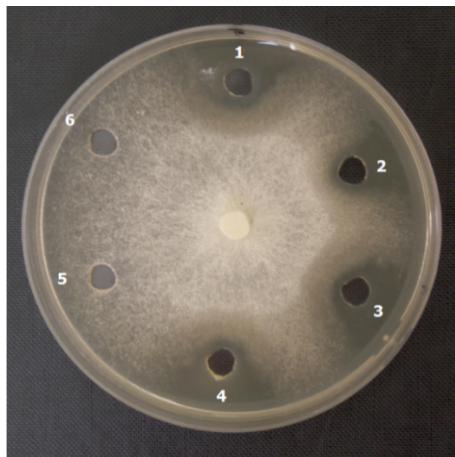
Tomēr visbūtiskākā ir retrotranspozonu aktivēšanās nelabvēlīgos apstākļos, kas dod iespēju izpētīt augu adaptācijas spējas, kas ir ļoti svarīgi saistībā ar sagaidāmajām klimata izmaiņām. Līdz šim valdīja uzskats, ka neskatoties uz to, ka skuju koku DNS atrodas ļoti liels skaits retrotranspozonu, tie ir neaktīvi. Tomēr, pētot Latvijā augošo parasto priedi, noskaidrots, ka dažas no retrotranspozoniem līdzīgām sekvencēm aktivējas (tās tiek ekspresētas) karstuma, kaitēkļa – priežu hermesa invāzijas – un hormonu apstrādes rezultātā. Tas viss kopumā norāda, ka retrotranspozonu izmantošanai meža koku selekcijā klonu atlasei būs liela nozīme tālākā nākotnē (Voronova *et al.*, 2014).

Ģēnu ekspresijas atšķirības ir būtiskas fenotipiskajai variabilitātei sugas ietvaros. Ģēnu ekspresijas līmenis atšķiras starp dažādiem indivīdiem un šūnu veidiem. Ģēnu ekspresija ir pētīta dažādiem organismiem,

kas pakļauti dažādiem apstākļiem, tomēr gēnu ekspresijas variācija un atšķirības dabiskos apstākļos augošām populācijām pētītas salīdzinoši maz. Lai selekcijas darbā iekļautu gēnu ekspresiju kā molekulāro marķieri, nepieciešams plašāks priekšstats par meža koku dzīvības procesos iesaistītajiem gēniem.

Parastā priede ir ekonomiski nozīmīgākā koku suga Latvijā. Koksnes veidošanos ietekmē gan eksogēnie, gan endogēnie faktori, to mijiedarbība, kā arī iesaistīto gēnu ekspresija. Viens no galvenajiem koksnes kvalitāti raksturojošiem parametriem ir koksnes blīvums. Sugas ietvaros to būtiski ietekmē ģenētiskie faktori. Līdz šim parastās priedes gēni, kas iesaistīti koksnes veidošanās procesos, ir maz pētīti. Izpētot parastās priedes brīvapputes ģimenes, kas augušas dabiskos apstākļos ar atlasītiem kandidātģēniem, kuri piedalās atšķirīgos koksnes veidošanās ciklos un varētu būt saistīti ar koksnes blīvumu – 3 lignīna biosintēzes, ūdens transporta nodrošināšanā starp šūnām, un saharozes biosintēzes gēnus, noskaidrots, ka pastāv noteiktas sakarības starp kandidātģēnu ekspresiju un relatīvo koksnes blīvumu. Šo gēnu ekspresija agrīnās un vēlinās koksnes veidošanās laikā ir atšķirīga (Kānberga-Siliņa *et al.*, 2012).

Priežu audzēs izplatīta ir sakņu trupe, ko izraisa sakņu piepe *Heterobasidion annosum*. Šī slimība samazina koksnes pieaugumu un izraisa koku nokalšanu, turklāt inficētās mežaudzes ir nenoturīgas pret vējgāzēm. Priežu sakņu trupe ir grūti konstatējama, novērtējot tikai koka vainaga stāvokli, jo var neizraisīt redzamas izmaiņas pat gadījumā, ja tā ir skārusi pusi no koka sakņu sistēmas. Izskaut sakņu trupi inficētā mežaudzē praktiski ir neiespējami, jo tad būtu nepieciešama visu bojāto priežu sakņu izvākšana, un tomēr augsnē paliktu atsevišķi sakņu fragmenti. Latvijā *H. annosum* izraisītie ekonomiskie zaudējumi ir būtiski, tāpēc nepieciešams atrast marķierus rezistentāko klonu atlasei. Šī mērķa realizācijai tiek pētīta priedes rezistences kandidātģēnu ekspresija dažādos priedes klonos un indivīdos. Tā, mākslīgi inficējot priedes klonus ar sakņu trupi izraisīto sēni *Heterobasidion annosum* rezistences kandidātģēnu, taumatīnam līdzīgā proteīna, pinosilvīna sintāzes, defenzīna-2, to ekspresijas ir savstarpēji atšķirīgas un atšķirīgas arī starp kloniem. Diviem pirmajiem kandidātģēniem tā palielinās, bet defenzīnam-2 ekspresija samazinās (Šķipars *et al.*, 2011). Tas nozīmē, ka *Heterobasidion annosum* sēne ierosina pinosilvīna un antimikrobiāla



8. attēls. Taumatīnam līdzīgā proteīna pretsēnīšu aktivitāte:
1-4 – ievietots taumatīnam līdzīgais proteīns, 5, 6 – kontrole.

proteīna veidošanos, kuri palielina priedes rezistences spēju. Tika pierādīta taumatīnam līdzīgā proteīna gēna sintezētā produkta antimikrobiālā īpašība. Produkts tika bioķīmiski sintezēts laboratorijas apstākļos un tam bija pretsēnīšu aktivitāte. Kā redzams 8. attēlā, 1-4 bedrītēs ievietotais gēna sintezētais taumatīnam līdzīgais proteīns inhibē *Heterobasidion annosum* sēnes augšanu.

Gēnu ekspresiju kā molekulāro marķieri var izmantot arī inducētās rezistences pētījumos. Inducētā rezistence ir aktīvs process, kurā tiek izmantota auga dabīgā aizsardzība, kas palielina augu izturību, kura saglabājas īsāku vai garāku augšanas laika periodu pret otrreizēju nelabvēlīgā faktora iedarbību. Inducētās rezistences noturīgums meža kokos joprojām nav zināms un tajos varētu būt iespējams inducēt aizsargreakcijas pret abiotisko stresu, kukaiņiem vai patogēniem. Inducēšanai varētu izmantot specifiskas vielas, tādas kā absēcizskābi, salilcilskābi, metiljasmonātu, kā arī inficēt ar slimību izraisošo patogēnu, palielinot rezistenci pret atkārtotu infekciju. Piemēram, tiek novērtētas rezistences kandidātģēnu ekspresijas izmaiņas, starp inficētiem ar brūnās skujbires izraisītāju *L. seditiosum* un neinficētiem priedes stādiem. Izmantojot ekspresiju kā marķieri pārbauda inducēto stādu izturību pret *L. seditiosum* dažādos laika periodos, lai noskaidrotu rezistences noturīgumu.

Gēnu ekspresiju var palielināt arī lielāks to kopiju skaits DNS molekulā. Līdz šim gēnu kopiju skaits pētīts galvenokārt medicīnā. Tomēr, salīdzinot parastās priedes atsevišķus individuus, noskaidrots, ka arī tajos novērojama gēnu kopiju skaita variācija. Gēnu kopiju skaita variācija konstatēta kandidātģēniem, kas iesaistīti parastās priedes rezistencē pret sakņu trupi un skujbiri. Tātad arī gēnu kopiju skaitu kā molekulāro marķieri varētu izmantot selekcijā rezistentāko klonu atlasei.

Ir uzsākta Latvijas egļu populācijas izpēte sadarbībā ar Norvēģijas meža un ainavu pētnieciskā institūta un Zviedrijas Umea universitātes zinātniekiem.

Sekvenēšanai tika nodoti Latvijas egļu DNS paraugi, kurus ievākti, domājams, saimnieciskās darbības neskartās egļu audzēs Latvijas austrumu un rietumu reģionos, kā arī Moricsalā. Lai noskaidrotu to izcelsmes atšķirības, paraugi tika izanalizēti ar kodola, hloroplastu un mitohondriālajiem SSR molekulārajiem marķieriem. No sadarbības partnera Umea "*Plant science Centre*" zinātniekiem saņemta Latvijas egļu indivīdu SNP (*Single Nucleotide Polymorphism*) analīzes dati un 384 egles gēnu anotācija. 252 SNP marķieri uzrādīja ģenētisko daudzveidību Latvijas egļu paraugos. Ģenētiskās daudzveidības sadalījuma analīze uzrādīja, ka 97 % ģenētiskās daudzveidības atrodas populāciju iekšienē un ka nav liela ģenētiskā diferenciācija starp populācijām. Rezultāti analizēti par atsevišķiem ģēniem, atlasot tos gēnus, kuri uzrādīja vislielākās atšķirības no sagaidāmās heterozigotātes. Ģēni, kuriem ir zemāka heterozigotāte, varētu būt pakļauti dabīgai selekcijai, tie varētu būt svarīgi egles pamatfunkciju nodrošināšanā, vai arī iesaistīti tādos procesos, kas ir līdzīgi dažādās populācijās. Savukārt, tādi ģēni, kuriem ir augstāka heterozigotāte, varētu būt iesaistīti tādos procesos, kas ir būtiski tikai daļai no analizētajām populācijām. Moricsalas populācijā atrastas unikālas alēles 3 ģēniem, no kuriem vienam funkcija nav zināma, bet pārējie divi ģēni ir iesaistīti ekspresijas regulēšanas procesos un kodē proteīnus, kuriem ir mijiedarbība ar citiem proteīniem. Lielākajai šo analizēto gēnu daļai nav zināmas to funkcijas, bet šis pētījums dos iespēju atlasīt tādu gēnus, kurus varētu izmantot turpmākajos pētījumos gan nosakot to daudzveidību plašākā paraugu kopā, gan izpētot to funkcionālās īpašības.

Mežsaimniecība ir nozīmīga tautsaimniecības nozare Latvijā, un mežu izpēte molekulārā līmenī ir viens no mežzinātnes uzdevumiem,

lai arī nākotnē saglabātu mežaudžu kvalitāti un daudzveidību. Latvijā lielāko mežaudžu daļu veido skuju koki. Tā kā 2013. gadā tika pilnībā noskaidrota Eiropas egles (*Picea abies*) genoma sekvenca un tuvākajā laikā prognozēta arī parastās priedes (*Pinus sylvestris*) genoma sekvenca noskaidrošana, sagaidāms kvalitatīvs lēciens abu šo meža koku sugu ģenētiskajā izpētē. Saistībā ar klimata izmaiņām sagaidāms lapu koku īpatsvara pieaugums Latvijas teritorijā, tāpēc ne mazāk svarīga būs šo sugu izpēte. Izmantojot molekulāri ģenētiskās metodes, būs iespējams veikt gan fundamentālus, gan praktiski pielietojamus pētījumus par visām Latvijas meža koku sugām.

Šajā publikācijā aprakstīto pētījumu rezultātu iegūšanā piedalījušies Latvijas Valsts mežzinātnes institūta "Silava" zinātniskie darbinieki Ilze Veinberga, Ilze Šņepste, Baiba Krivmane, Viktorija Beļēviča, Vilnis Šķipars, Angelika Voronova, Agnese Gailīte, Anita Gaile, Anna Korica, Linards Ļubinskis, Krišs Bitenijs un Krista Kānberga-Siliņa.

Pateicamies Latvijas Valsts mežzinātnes institūta "Silava" meža selekcijas pētījumu virziena kolēģiem par analizējamo paraugu sagādi un konsultācijām!

LITERATŪRA

1. Bartlett, J.M., & Stirling, D. (2003). A short history of the polymerase chain reaction. In PCR protocols (pp. 3–6). Humana Press.
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 26, 74–87.
3. Botstein, D., White, R.L., Skolnick, M., Davies, R.W. (1980). Construction of a genetic linkage map in man using restriction fragment length polymorphisms. Am J Hum Genet 32, 314–331.
4. Bruford, M.W., Wayne, R.K. (1993). Microsatellites and their application to population genetic studies. Curr Opin Genet Dev 3: 939–943.
5. Crick, F. (1970). Central dogma of molecular biology. Nature 227(5258), 561–563.

6. El-Kassaby, Y., Lstibůrek, M., Liewlaksaneeyanawin, C., Slavov, G.T., Howe, G.T. (2007). Breeding without breeding: approach, example, and proof of concept. In: Isik, F. (ed.) Proceedings of the IUFRO division 2 joint conference: low input breeding and conservation of forest genetic resources. Antalya, Turkey, pp. 43–54.
7. Eriksson, G., & Jonsson, A. (1986). A review of the genetics of *Betula*. Scandinavian Journal of Forest Research, 1(1–4), 421–434.
8. Falkenhagen, E.R. (1985). Isozyme studies in provenance research of forest trees. Theoretical and Applied Genetics 69, 335–347.
9. Geburek, T. (1997). Isozymes and DNA markers in gene conservation of forest trees. Biodiversity & Conservation 6, 1639–1654.
10. González-Martínez, S.C., Krutovsky, K.V., & Neale, D.B. (2006). Forest-tree population genomics and adaptive evolution. New Phytologist 170(2), 227–238.
11. Jones, C.J., Edwards, K.J., Castaglione, S., Winfield, M.O., Sala, F., Van De Wiel, C., Bredemeijer, G., Vosman, B., Matthes, M., Daly, A., Brettschneider, R., Bettini, P., Buiatti, M., Maestri, E., Malcevski, A., Marmioli, N., Aert, R., Volckaert, G., Rueda, J., Linacero, R., Vazquez, A., Karp, A. (1997). Reproducibility testing of RAPD, AFLP and SSR markers in plants by a network of European laboratories. Molecular breeding 3(5), 381–390.
12. Kānberga-Siliņa, K., Jansons, Ā., Ruņģis, D. (2012) Koksnes veidošanās iesaistīto gēnu ekspresija parastās priedes (*Pinus sylvestris* L.) brīvapputes ģimenēs salīdzinājumā ar relatīvo koksnes blīvumu Mežzinātne 26, 120–133.
13. Ma, C.X., Casella, G., & Wu, R. (2002). Functional mapping of quantitative trait loci underlying the character process: a theoretical framework. Genetics 161(4), 1751–1762.
14. McClintock, B. (1984). The significance of responses of the genome to challenge. Science 226, 792–801.
15. Nathans, D., Smith, H.O. (1975). Restriction Endonucleases in the Analysis and Restructuring of DNA Molecules. Annual Review of Biochemistry 44: 273–293.
16. Neale, D.B., & Kremer, A. (2011). Forest tree genomics: growing resources and applications. Nature Reviews Genetics 12(2), 111–122.
17. Neale, D.B., Wegrzyn, J.L., Stevens, K.A., Zimin, A.V., Puiu, D., Crepeau, M.W., Cardeno, C., Koriabine, M., Holtz-Morris, A.E.,

- Liechty, J.D., Martínez-García, P.J., Vasquez-Gross, H.A., Lin, B.Y., Zieve, J.J., Dougherty, W.M., Fuentes-Soriano, S., Wu, L.S., Gilbert, D., Marçais, G., Roberts, M., Holt, C., Yandell, M., Davis, J.M., Smith, K.E., Dean, J.F., Lorenz, W.W., Whetten, R.W., Sederoff, R., Wheeler, N., McGuire, P.E., Main, D., Loopstra, C.A., Mockaitis, K., DeJong, P.J., Yorke, J.A., Salzberg, S.L., Langley, C.H. (2014). Decoding the massive genome of loblolly pine using haploid DNA and novel assembly strategies. *Genome biology* 15(3): R59.
18. Neimane, U., Veinberga, I., Ruņģis, D. (2009) Parastās priedes populāciju ģeogrāfisko atšķirību fenotipiskās un ģenētiskās īpašības Latvijas teritorijā. *Mežzinātne* 19(52), 3–15.
 19. Nystedt, B., Street, N.R., Wetterbom, A., Zuccolo, A., Lin, Y.-C., Scofield, D.G., Vezzi, F., Delhomme, N., Giacomello, S., Alexeyenko, A., Vicedomini, R., Sahlin, K., Sherwood, E., Elfstrand, M., Gramzow, L., Holmberg, K., Hällman, J., Keech, O., Klasson, L., Koriabine, M., Kucukoglu, M., Käller, M., Luthman, J., Lysholm, F., Niittylä, T., Olson, A., Rilakovic, N., Ritland, C., Rosselló, J.A., Sena, J., Svensson, T., Talavera-López, C., Theißen, G., Tuominen, H., Vanneste, K., Wu, Z.-Q., Zhang, B., Zerbe, P., Arvestad, L., Bhalerao, R., Bohlmann, J., Bousquet, J., Garcia Gil, R., Hvidsten, T.R., De Jong, P., MacKay, J., Morgante, M., Ritland, K., Sundberg, B., Thompson, S.L., Van De Peer, Y., Andersson, B., (...), Lundeberg, J., Jansson, S. (2013). The Norway spruce genome sequence and conifer genome evolution. *Nature* 497(7451), 579–584.
 20. Ritland, C., Ritland, K. (2000). DNA fragment markers in plants. In: Baker, A.J. (ed.) *Molecular methods in ecology*. Blackwell, Oxford, pp. 208–234.
 21. Ruņģis, D., Veinberga, I., Zālītis, P. (2009). Intensīvi izretināto jaunaudžu ģenētiskās savdabības briestaudžu vecumā. *Mežzinātne* 19(52): 64–81.
 22. Ruņģis, D., Veinberga, I., Voronova-Petrova, A., Daugavietis, M. (2010). Hibridizācijas pakāpes ietekme uz hibrīdalkšņu taksācijas rādītājiem. *Mežzinātne* 21(54), 56–64.
 23. Sanger, F., Nicklen, S., & Coulson, A.R. (1977). DNA sequencing with chain-terminating inhibitors. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 74(12), 5463–5467.
 24. Schulman, A.H., Flavell, A.J., Paux, E., Ellis, T.H. (2012). The application of LTR retrotransposons as molecular markers in plants.

Methods Mol. Biol. 859, 115–153.

25. Schuster, S.C. (2008). Next-generation sequencing transforms today's biology. *Nature Methods* 5(1), 16–18.
26. Šķipars, V., Krivmane, B., Ruņģis, D. (2011) Thaumatin-like protein gene copy number variation in Scots pine (*Pinus sylvestris*). *Environmental and Experimental Biology* 9: 75–81.
27. Šķipars, V., Ruņģis, D. (2011). Detection of *Heterobasidion annosum* in Scots Pine trees using a polymerase chain reaction based method. *Baltic Forestry* 17: 2–7.
28. Storz, J.F. (2002). Contrasting patterns of divergence in quantitative traits and neutral DNA markers: analysis of clinal variation. *Molecular Ecology* 11(12), 2537–2551.
29. Voronova, A., Belevich, V., Jansons, A., Rungis, D. (2014). Stress induced transcriptional activation of retrotransposon-like sequences in the Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) genome. *Tree Genetics and Genomes* (accepted).
30. Voronova, A., Ruņģis, D. (2013). Development and characterization of IRAP markers from expressed retrotransposon-like sequences in *Pinus sylvestris* L. *Proceedings of the Latvian Academy of Sciences, Section B: Natural, Exact and Applied Sciences* 67: 485–492.
31. Wagner, D.B. (1992). Nuclear, chloroplast, and mitochondrial DNA polymorphisms as biochemical markers in population genetic analyses of forest trees. *New Forests* 6(1-4), 373–390.
32. Watson, J.D., & Crick, F.H. (1953). Molecular structure of nucleic acids. *Nature* 171(4356), 737–738.
33. Wessler, S.R. (1996). Plant retrotransposons: turned on by stress. *Curr. Biol.* 6 (8), 959–961.
34. Williams, J.G.K., Kubelik, A.R., Livak, K.J., Rafalski, J.A. (1990). DNA polymorphisms amplified by arbitrary primers are useful as genetic markers. *Nucleic Acids Research* 18: 6531–6535.
35. Zhuk, A., Veinberga, I., Daugavietis, M., Rungis, D. (2008). Cross-species amplification of *Betula pendula* simple sequence repeat markers in *Alnus* spp. *Baltic Forestry* 14: 116–121.

PHLEBIOPSIS GIGANTEA (FR.) JÜL. NOZĪME HETEROBASIDION ANNOSUM S.L. IZRAIŠĪTĀS SAKŅU TRUPES IZPLATĪBAS IEROBEŽOŠANĀ

Dr. silv. TĀLIS GAITNIEKS
Latvijas Valsts mežzinātnes institūts „Silava”

IEVADS

Sakņu trupe ir ļoti izplatīta skuju koku slimība. Trupi galvenokārt izraisa sakņu piepe *Heterobasidion annosum* s.l. (1. attēls), kas apdraud augošus kokus. Sēnes micēlijs inficēto celmu saknēs var saglabāties gadu desmitiem (Woodward *et al.*, 1998). Sakņu piepes izplatība ir cieši saistīta ar mežizstrādes apjoma palielināšanos, jo koku zāģēšanas laikā ar sēnes sporām inficējas veselo skuju koku celmi. Sakņu piepes sporu infekciju iespējams būtiski samazināt, celmus apstrādājot ar lielās pergamentsēnes *Phlebiopsis gigantea* (Fr.) Jül. sporas saturošiem preparātiem (Holdenrieder, Greig, 1998). Eiropā plašāk izmantotais ir Somijā ražotais bioloģiskais preparāts *Rotstop*, kas no 2007. gadā ir reģistrēts arī Latvijā (Kenigvalde u.c., 2011). Lai efektīvi ierobežotu *H. annosum* sporu infekciju, izmantojot vietējās izcelsmes *P. gigantea*, Latvijas Valsts mežzinātnes institūtā “Silava” (turpmāk tekstā – LVMI Silava) tiek veikti pētījumi par sakņu piepes un lielās pergamentsēnes bioloģiju, savstarpējo mijiedarbību un dažādu mežsaimniecisko pasākumu ietekmi uz abu antagonisko sēņu sastopamību.



1. attēls. *Heterobasidion annosum* s.l. – augļķermeņos bieži ieaugušas skuju, zari un zāļu stiebri; sēnes raksturīga pazīme ir cepurītes baltā apmale.

HETEROBASIDION ANNOSUM IZPLATĪBA UN IEROBEŽOŠANAS IESPĒJAS

Sakņu piepe *Heterobasidion annosum* s.l. (*sensu lato* – latīniski „plašākā nozīmē”) nav viena sēņu suga, bet sēņu sugu komplekss. Latvijā sastopamas divas sugas: *H. parviporum* (Niemalä & Korhonen) un *H. annosum* (Fr.) Bref. s.s. (*sensu stricto* – latīniski „šaurākā nozīmē”). Agrāk šīs sugas apzīmēja kā S un P grupas. Egļu audzēs pārsvarā sastopama *H. parviporum*, bet *H. annosum* saimniekaugu spektrs ir daudz plašāks – sēne inficē parasto priedi *Pinus sylvestris* L., parasto egli *Picea abies* (L.) Karst. (2.–3. attēls), kā arī lapu kokus (Korhonen *et al.*, 1998).

Heterobasidion spp. konstatēta vismaz 150 dažādām koku sugām (Vollbrecht *et al.*, 1995b). Sēne izplatās ar bazīdijsporām (primārā infekcija) un ar micēliju, inficētām saknēm saskaroties ar veselo koku saknēm (sekundārā infekcija). Bazīdijsporas ir dzimumsporas, un tās izdala sēnes augļķermeņi, kas attīstās uz trupējušas skuju koku koksnes (Piri, 2003). Ļoti daudz augļķermeņu veidojas uz trupējušas egles koksnes, kas inficēta ar *H. annosum* (Korhonen, Piri, 2003).



2. attēls. Heterobasidion trupes ligzda priežu audzē. Pret sēnes infekciju uzņēmīgāki ir jaunāki koki, kas var nokalst dažu gadu laikā.



3. attēls. Ar sakņu piepi inficētas egles platlapju kūdrenī. Inficētas audzes ir vairāk pakļautas kukaiņu invāzijai.

LVMI Silava pētījumos lielākais augļķermeņu daudzums konstatēts uz 2–4 gadus vecas trupējušas koksnes, tomēr augļķermeņi atrasti arī uz 10–15 gadus mežā atstātas koksnes. Ļoti intensīvi augļķermeņi veidojas meža tipos ar spēcīgi attīstītu veģetāciju, kas trupējušai koksnei nodrošina ēnojumu un mitrumu. Uz izgāztu egļu stumbriem un mežizstrādes atliekām augļķermeņi parasti ir klājeniski, bet uz celmiem un kaltošu koku stumbra sakņu kakla augļķermeņiem ir piepēm raksturīgā forma (4.–5. attēls).



4. attēls. Klājeniskas formas *Heterobasidion* augļķermenis uz izgāztas egles stumbra.



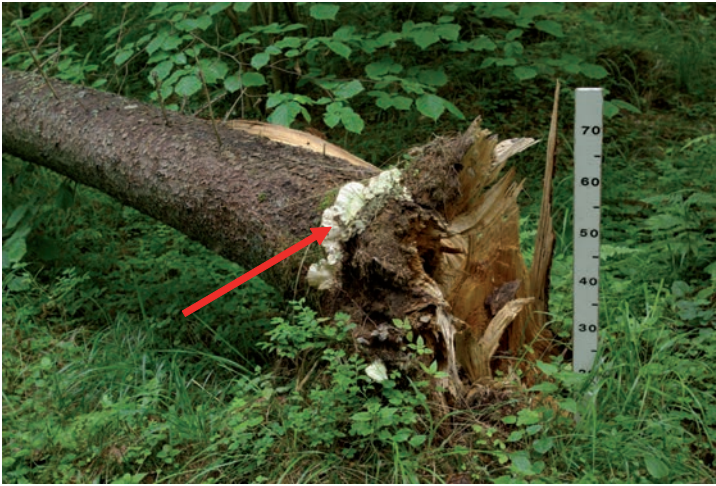
5. attēls. *Heterobasidion annosum* uz trupējušas egles celma.

Augļķermeņi ir daudzgadīgi, to krāsa variē no gaiši brūnas līdz tumši sarkanbrūnai. Jauniem augļķermeņiem sporas veidojošais slānis – himenofors – ir baltā krāsā, bet, augļķermeņiem novecojot, krāsa mainās no dzeltenīgas līdz brūnai (Герцуцкий, 1986). Labvēlīgos mitruma apstākļos, sēnei augot trupējušā koksnē, veidojas arī konīdijsporas, kas ir bezdzimumsporas. Konīdijsporu nozīme saistībā ar *H. annosum* izplatību nav pilnībā noskaidrota, bet to veidošanās ir ļoti svarīga *Heterobasidion* diagnosticēšanai (Greig, 1998; Korhonen, Stenlid, 1998). Konīdijsporu suspensijas plaši izmanto eksperimentos lauka apstākļos, analizējot *H. annosum* micēlija attīstību koksnē (Kallio, 1971; Bendz-Hellgren, Stenlid, 1998; Annesi *et al.*, 2005; Tubby *et al.*, 2008). Abu sugu (S un P grupa) veidotie augļķermeņi uz egles koksnes dabā praktiski nav atšķirami, jo to morfoloģiskie rādītāji vairumā gadījumu pārklājas (Mitchelson, Korhonen, 1998; Garbelotto, Gonthier, 2013). Lai precīzi noteiktu sugas, izmanto molekulārās metodes vai arī pārbaudāmos izolātus (sēnes micēlijs, kas izdalīts tīrkultūrā) Petri traukos krusto ar katras sugas zināmiem testeriem (Korhonen, 1978; Stenlid, 1985).

Skuju koku mežos *Heterobasidion* sakņu trupe rada ievērojamus mežsaimnieciskos zaudējumus. Eiropas Savienības valstīs tie ik gadu sasniedz 790 milj. eiro (Woodward *et al.*, 1998). Zviedrijā trupes izraisītie zaudējumi ir 54 milj. eiro gadā, bet Vācijā aptuveni 35 milj. eiro (Bendz-Hellgren *et al.*, 1998; Korhonen, Holdenrieder, 2005). Trupes izraisītais kokaudzes ekonomiskās vērtības pazeminājums Latvijā egļu audzēs galvenās cirtes aprites laikā ir 800–4790 eiro uz ha atkarībā no audzes vecuma un krājas (Gaitnieks *et al.*, 2008). Eglēm sakņu piepe izraisa stumbra-sakņu trupi, bet priedēm sēnes micēlijs parasti kolonizē tikai saknes. Pētījumi (Pratt, 1998) liecina, ka ar *H. annosum* inficētie skuju koki ir vairāk apdraudēti vējgāzēs (6. attēls). Īpaši bīstama ir sakņu piepes infekcija egļu audzēs, jo sēnes micēlijs koka stumbrā var izplatīties līdz 12 m augstumam (Stenlid, Redfern, 1998), sabojājot vērtīgākos sortimentus (7. attēls).

H. annosum micēlijs no trupējušiem celmiem inficē veselus kokus sakņu saaugumu un kontaktu vietās (8. attēls). Micēlija augšanas ātrums dzīvu koku saknēs ir apmēram 10 cm gadā, bet celmos un kaltsu koku saknēs tas aug ievērojami ātrāk: 25–40 cm gadā.

Tā kā infekcijas avots parasti ir viens koks vai celms, tad kaltsušie, trupējušie skuju koki ir koncentrēti grupās. Šādu infekcijas centru



6. attēls. *H. annosum* augļķermeņi (norāde ar bultu) uz nolauztas egles sakņu kakla. Uz augošām eglēm augļķermeņi sastopami ļoti reti (micēlijs var izplatīties egles stumbrā bez jebkādām ārējām pazīmēm).



7. attēls. Ar sakņu piepi inficēta egle – Latvijā 80–100 gadus vecās audzēs sēnes micēlijs stumbrā izplatās vidēji līdz 6,9 m augstumam.



8. attēls. Egļu saknes 45 gadus vecā egļu audzē šaurlapju ārenī– no inficēto koku celmiem (1, 2, 3) izdalīts ģenētiski viendabīgs micēlijs, kas liecina, ka sēne izplatījusies sakņu kontaktu ceļā.

diametrs egļu audzēs palielinās par 0,2 līdz 0,5 m gadā, bet priežu audzēs līdz pat 1 m (Korhonen, Holdenrieder, 2005). Sēnes micēlijs celmos var saglabāties vairākus desmitus gadu un tādējādi apdraudēt nākošās paaudzes kokus. Somijā dzīvotspējīgs micēlijs izdalīts no 46 gadus veca egļu celma (Piri, 1996).

Baltijas valstīs egļu audzēs konstatēti 20–50 % trupējušu koku (Korhonen, Holdenrieder, 2005). Latvijā trupējušo egļu īpatsvars vidēji ir 21,8 %, bet atsevišķās audzēs tas sasniedz pat 83 % (Arhipova *et al.*, 2011a). Lai gan trupi izraisa dažādas sēnes, 80 % gadījumu primārais patogēns ir sakņu piepe (Korhonen, Piri, 2003).

Sakņu trupi izraisa arī celmene *Armillaria* spp. (9. attēls). Somijā celmene atrasta 10 % trupējušu egļu (Korhonen, Piri, 2003). Atšķirībā no sakņu piepes egles stumbrā celmenes micēlijs reti izplatās augstāk par vienu metru (Zycha, 1970). Celmene augsnē izplatās ar rizomorfām – cietiem micēlija pinumiem, ko bieži var atrast uz celmiem un trupējušas koksnes (Shaw, Kile, 1991; Lygis, 2005). *Armillaria* spp. infekcija ir ļoti bīstama stādītās skuju koku jaunaudzēs. Mūsu pētījumos atsevišķos objektos (7–12 gadus vecas priežu jaunaudzes) 1,4–2 ha lielā platībā atlas-

ti līdz pat 300 kaltuši, ar *Armillaria* inficēti kociņi. Trupējušu egļu koks nē sastopama arī asinssarkanā sīkpiepe *Stereum sanguinolentum* (Alb. & Schw.: Fr.) Fr. (Korhonen, Piri, 2003). Atšķirībā no sakņu piepes *S. sanguinolentum* attīstās tikai egļu stumbrā – sēne inficē kokus mizas bojājumu vietās (arī veicot atzarošanu) (Vasiliauskas, 1998). Uz priedēm šī sēne sastopama tikai kā saprofīts (10. attēls)



9. attēls. *Armillaria* sp. augļķermeni uz egles celma šaurlapju kūdrenī (kaltušais koks nozāgēts pirms pusotra mēneša).

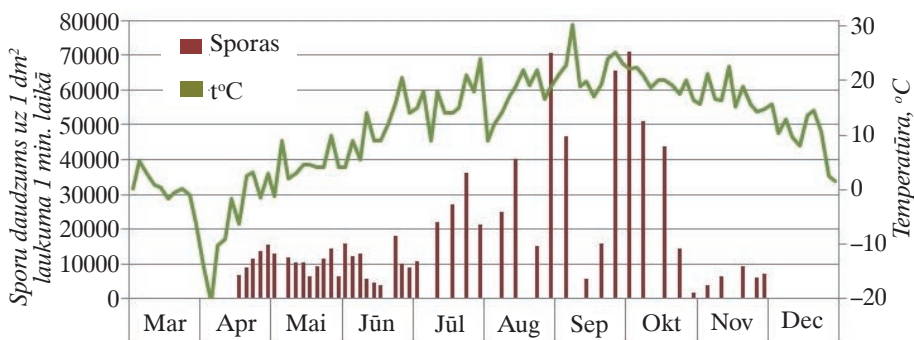


10. attēls. *Stereum sanguinolentum* uz nozāgētas priedes jaunaudžu kopšanas cirtē.

Heterobasidion annosum izplatību ietekmē saimnieciskā darbība, jo primārā infekcija pamatā ir saistīta ar skuju koku celmiem. Ja mežizstrāde notiek veģetācijas perioda laikā, tad svaigi celmi ir pakļauti *H. annosum* sporu infekcijai. Somijā 5–26 % svaigi zāģēto (maijs–oktobris) egļu celmu ir inficēti ar *H. annosum* (Piri, 2003). Zviedrijā noskaidrots, ka atsevišķās audzēs ar sakņu piepes sporām var būt inficēti 100 % egļu celmu (Berglund *et al.*, 2005). No 1 cm² sakņu piepes augļķermeņa diennaktī var izdalīties līdz 50 milj. sporu (Rosnev, 1976). Tāpēc ar *H. annosum* inficēta koksne veicina meža veselības pasliktināšanos. Lai gan pētījumi liecina, ka 99,9 % sporu paliek dažu desmitu metru attālumā no sporu avota – augļķermeņa – un vairāk veicina infekcijas izplatību konkrētā audzē, tomēr daļa sporu ar vēja palīdzību tiek aiznestas 50 līdz 500 km (Kallio, 1970; Stenlid, 1994; Redfern, Stenlid, 1998).

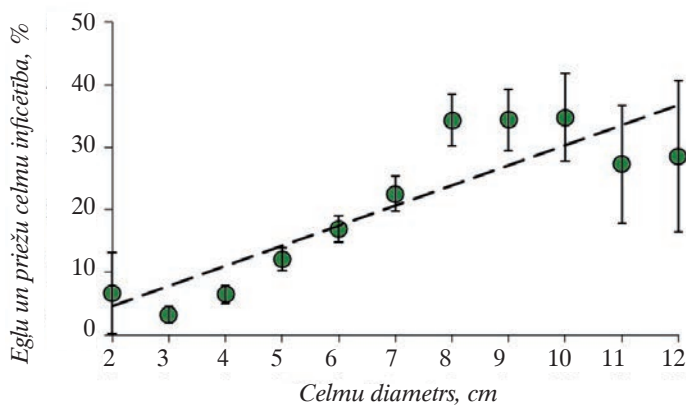
LVMI Silava veiktie *H. annosum* sporulācijas pētījumi (L. Brūna, npublicēti dati) liecina, ka izdalīto sporu daudzums ir atkarīgs no gaisa temperatūras (11. attēls).

Tādējādi, ja mežizstrādi veic no maija līdz oktobrim, pastāv risks svaigiem skuju koku celmiem inficēties ar *H. annosum* sporām. Protams, ne visos inficētajos celmos micēlijs attīstās dziļāk koksnē, jo micēlija augšanu ietekmē citas ar sakņu piepi konkurējošas sēnes (Dimitri *et al.*, 1971). Celmu kolonizāciju ar sakņu piepes sporām ietekmē arī gaisa



11. attēls. *Heterobasidion parviporum* augļķermeņu sporulācijas dinamika 2012. gadā (dati par pieciem augļķermeņiem no aprīļa līdz decembrim).

mitrums, veģetācija un sporu dīgtspēja. Ilgstoša sausuma periodā, kad celmu virsma ir izžuvusi, sporu dīgtspēja samazinās. Vislielākā infekcijas iespēja ir pirmajās dienās pēc koku nozāģēšanas, bet atkarībā no laika apstākļiem svaigi celmi ir uzņēmīgi pret *H. annosum* divas līdz trīs nedēļas (Redfern, Stenlid, 1998). Celmu inficēšanās pieaug, palielinoties celmu diametram (Morrison, Johnson, 1999). Zviedrijā veiktajos pētījumos secināts, ka maza diametra skuju koku celmi jaunaudžu kopšanas cirtēs būtiski neietekmē *H. annosum* izplatību (Vollbrecht *et al.*, 1995a), tomēr citu autoru iegūtie rezultāti liecina, ka arī šādi celmi var sekmēt *H. annosum* primārās infekcijas izplatīšanos (Gunulf *et al.*, 2012; Gunulf *et al.*, 2013). LVMI Silava pētījumi parāda, ka 17 % no apsekotajiem 1635 jaunaudžu kopšanas cirtēs atstātajiem skuju koku celmiem (diametrs 2–12 cm) bija inficēti ar *Heterobasidion*. Egļu celmi ir uzņēmīgāki pret *H. annosum* salīdzinājumā ar priežu celmiem. Mūsu iegūtie dati, līdzīgi kā citu autoru pētījumu rezultāti, apstiprina saistību starp celmu diametru un *H. annosum* izplatību. Novērtējot sakņu piepes sastopamību egļu un priežu celmos 1–5 gadus pēc koku zāģēšanas, secināts, ka, palielinoties celmu diametram, pieaug inficēto celmu īpatsvars, kā arī palielinās datu izkliede analizētajās diametra klasēs (12. attēls).



12. attēls. Egļu un priežu celmu inficētība atkarībā no celmu diametra (\pm standartklūda).

Celmu inficēšanās ir atkarīga arī no tā, kādas *Heterobasidion* sugas ir pārstāvētas konkrētajā mežaudzē. Egļu celmi ir uzņēmīgāki pret *H. parviporum*, bet priežu celmi – pret *H. annosum* (Hanso *et al.*, 1994; Korhonen, Piri, 1994). Lai gan mūsu pētījumos dzīvotspējīgs *Heterobasidion* micēlijs tika atrasts piecus gadus vecos egļu un trīs gadus vecos priežu celmos, inficēto celmu īpatsvars būtiski samazinājās līdz ar celmu vecumu. Turpmākajā darbā, analizējot *H. annosum* micēlija izplatības dinamiku celmu saknēs, nepieciešams noskaidrot, vai sēnes micēlijs var inficēt blakus esošos mazo dimensiju kokus.

Sēnes izplatību veicina stādījumi bijušajās lauksaimniecības zemēs (Piri, 2003), kuras raksturo paaugstināts pH – labvēlīga vide *Heterobasidion* micēlija attīstībai (13.–14. attēls).



13. attēls. *Heterobasidion* augļķermeņi uz kalnušas egles stumbra. Egļu audzēs kūdras augsnēs vai bijušajās lauksaimniecības zemēs sēnes augļķermeņi sastopami līdz 2 m augstumam.

14. attēls. *H. parviporum* uz izgāztas egles stumbra. Augļķermeņi parasti attīstās uz stumbra apakšējās daļas.



Auglīgās lauksaimniecības zemēs koki aug straujāk, un, kā liecina citu autoru pētījumi, sēne vairāk inficē labi augošus kokus ar platākām gadskārtām (Bendz-Hellgren *et al.*, 1999; Piri, 2003). Turklāt lauksaimniecības zemēs bieži nav sastopama meža augsnēm raksturīgā mikroflora – *Trichoderma* un *Penicillium* ģints sēnes, kas veicina skuju koku sakņu aizsardzību pret *H. annosum* sporu infekciju (Hodges, 1969; Василяускас, 1989; Mańka, Lakomy, 1995; Sierota, Kwasna, 1998; Woodward *et al.*, 1998; Garbelotto, Gonthier, 2013).

Uzskata, ka *Heterobasidion* labāk attīstās smilts augsnēs (Korhonen, Stenlid, 1998), taču mūsu iegūtie dati liecina, ka āreņos ar humusa slāni 10–20 cm ir ļoti labvēlīgi apstākļi *Heterobasidion* attīstībai. Literatūrā atzīmēta mazāka inficētība ar *H. annosum* kūdras augsnēs (Korhonen, Stenlid, 1998; Redfern *et al.*, 1994; Redfern *et al.*, 2010). Tomēr Latvijā egļu audzēs uz nosusinātām kūdras augsnēm atsevišķās vietās konstatēta ļoti intensīva *H. annosum* attīstība (15. attēls).

Heterobasidion annosum izplatību ietekmē sakņu bojājumi mežizstrādes laikā (Rönnberg, 2000). Bojājumu vietas var inficēt sēnes sporas, bet egļu sakņu atsegšana un izlaušana kūdras augsnēs stimulē *H. annosum* auglķermeņu attīstību (16. attēls).

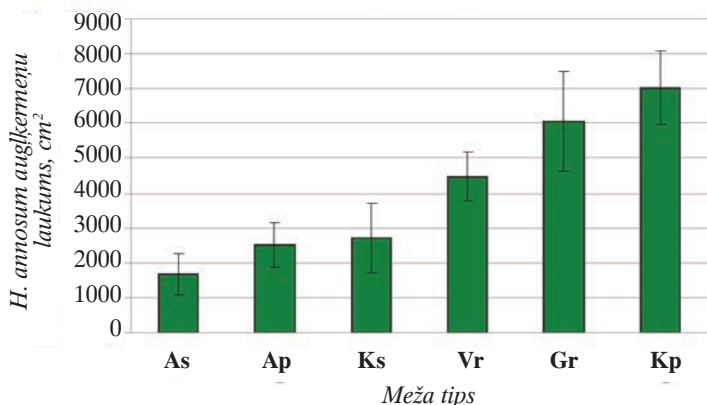
Kā jau minēts, sakņu trupes izplatību egļu audzēs būtiski veicina ar *H. annosum* inficētu mežizstrādes atlieku un izgāztu vai nolauztu koku atstāšana mežā. Latvijā egļu mežos kopējais sēnes auglķermeņu laukums uz 1 m³ trupējušas koksnes dažādos meža tipos svārstās no 1672–7018 cm², vidēji 4072 cm² (17. attēls).



15. attēls. Divus gadus veci *H. parviporum* auglķermeņi uz trupējušas egles platlapju kūdrenī. Egle izgāzta 2005. gada vētrā un sazāģēta 3 m garos balķos.

16. attēls. *H. parviporum* augļķermeņi uz atsegtas egles saknes platlapju kūdrenī.

Zāgējuma vietā sēnes augļķermeņi izveidojušies 3 mēnešu laikā.



17. attēls. Kopējais *H. annosum* augļķermeņu laukums uz vienu kubikmetru 4 gadus vecām mežizstrādes atliekām

(As – šaurlapju ārenis, Ap – platlapju ārenis, Ks – šaurlapju kūdrenis, Vr – vēris, Gr – gārša, Kp – platlapju kūdrenis).

Mūsu pētījumi liecina, ka platlapju kūdrenī uz lielu dimensiju mežizstrādes atliekām augļķermeņi visintensīvāk attīstās otrajā gadā pēc atlieku ekspozīcijas mežā, bet damaksnī – trešajā gadā. Ļoti daudz augļķermeņu veidojas uz atlieku zāgējuma virsmas (18. attēls), tāpēc nav pieļaujama prakse, ka stumbra trupējusi daļa tiek sazāģēta īsākos nogriežņos un atstāta mežā.



a

b



18. attēls. Sakņu piepes attīstība uz zāgējuma virsmas (egle nozāģēta 2009. gadā):
a – sēnes augļķermeņi 2010. gadā; b – sēnes augļķermeņi 2011. gadā.

Tomēr daudz vairāk augļķermeņu veidojas uz izgāztām vai nolauztām trupējušām eglēm. Uz izgāztas egles ir atrasti 410 augļķermeņi ar kopējo virsmas laukumu 2435 cm² (19. attēls). Mūsu pētījumi (Stivriņa u.c., 2010) apstiprina somu un vācu kolēģu secinājumu, ka trupējušas egles koksnes atstāšana mežā palielina inficēšanās risku ar *H. annosum* (Schütt *et al.*, 1979; Müller *et al.*, 2007).

Arī trupējuši celmi sekmē sēnes augļķermeņu attīstību. Turklāt īpaši daudz augļķermeņu veidojas zem daļēji izgāztiem un izcilātiem celmiem, bet labvēlīgos apstākļos (spēcīgi attīstīta veģetācija, lauksaimniecības zemes) novērota intensīva augļķermeņu attīstība arī uz celmu sānu virsmas (20.–21. attēls). Tomēr augļķermeņu veidošanās uz trupējušiem celmiem ir tikai viens no aspektiem, kas saistīts ar celmu nozīmi *Heterobasidion*



19. attēls. *H. annosum* s.s. attīstība damakšņa meža tipā. Mūsu pētījumi liecina, ka uz izgāztu egļu stumbra veidojas apmēram divas reizes vairāk augļķermeņu nekā uz koku saknēm.



20. attēls. *Heterobasidion* augļķermeņi uz izcilāta celma saknēm (meža tips – gārša).



21. attēls. Sakņu piepes augļķermeņu attīstība uz egles celma platlapju kūdrēnī.

infekcijas izplatībā (Vasaitis *et al.*, 2008). Trupējuši celmi nodrošina *Heterobasidion* sekundāro izplatību, sakņu saskares vietās inficējot jaunus iestādītos kociņus. Savukārt svaigi celmi ir galvenais infekcijas avots *Heterobasidion* neskartās audzēs.

Sakņu trupes ierobežošanas pasākumi galvenokārt vērsti uz patogēna radīto zaudējumu un celmu primārās infekcijas samazināšanu. Ja sēne ir inficējusi audzi, tad tikai celmu izstrāde un koku sugu maiņa var nodrošināt platības „atveseļošanu” (Korhonen, Holdenrieder, 2005). Šie pasākumi ir samērā efektīvi, tomēr praksē to realizēšana ir darbietilpīga un prasa ievērojamus līdzekļus. Sakņu trupes ierobežošanai tiek izmantoti mežsaimnieciskie paņēmieni, kā arī ķīmiskās un bioloģiskās metodes, kas nodrošina svaigu celmu aizsardzību mežizstrādes laikā (Asiegbu *et al.*, 2005). Dažādām *Heterobasidion* sugām ir dažādi saimniekaugi, tāpēc jau minētā koku sugu maiņa ir pamatota. Tomēr, tā kā *H. annosum* (P grupa) inficē gan priedi, gan egli, priežu stādīšana inficētās platībās, kur iepriekš augusi egle, negarantē, ka sēnes micēlijs neizplatīsies iestādīto koku saknēs. Somijā ar *H. annosum* s.s. inficēto egļu īpatsvars ir 10 % (Korhonen, Piri, 2003). Mūsu pētījumi liecina, ka P grupa – *H. annosum* s.s. – pārstāvēta 12 % inficēto egļu (pārbaudīti 227 koki). Neraugoties uz to, ka egles inficē abas *Heterobasidion* sugas, priežu piemistrojums (vismaz 50 %) egļu audzēs samazina *Heterobasidion* infekciju sakņu kontaktu vietās (Lindén, Vollbrecht, 2002). *Heterobasidion annosum* izplatību samazina arī lapu koku piemistrojums, lai gan dažādu autoru iegūtie pētījumu rezultāti ir pretrunīgi (Arhipova u.c., 2010).

Ja atjaunotajās mežaudzēs koki ir stādīti tuvu viens otram, palielinās sakņu kontaktu skaits, kas savukārt veicina sēnes izplatību. Egļu stādīšana mazāk nekā 2500 stādu uz ha ļauj novērst sakņu saaugumus, kas ir viens no infekciju veicinošiem faktoriem (Küllä, Löhmus, 1999). Saskaņā ar Somijas mežsaimniecības praksi egles iesaka stādīt 2,2 m attālumā (2000 stādu uz ha), lai ierobežotu *Heterobasidion* sekundāro izplatību ar veģetatīvo micēliju (Piri, 2003).

Ļoti svarīgi ir izmantot rezistentu – pret *Heterobasidion* mazāk uzņēmīgu, vietējiem apstākļiem piemērotu stādmateriālu (Garbelotto, Gonthier, 2013). Vairākos pētījumos LVMI Silava Meža fitopatoloģijas un mikoloģijas laboratorijā atzīmēta baltalkšņa *Alnus incana* (L.) Moench rezistence pret *Heterobasidion* un baltalkšņa piemistrojuma loma egļu

sakņu vitalitātes paaugstināšanā (Gaitnieks *et al.*, 2000; Arhipova u.c., 2008; Arhipova *et al.*, 2011b). Baltalkšņu sakņu rizosfērā (līdz 3 mm bieža augsnes kārtiņa, kas apņem saknes) arī sastopama pret *H. annosum* antagonistiska mikroflora (Johansson, Marklund, 1980).

Egļu audzēs ieteicams samazināt galvenās cirtes aprites laiku, bet, ja audze ir ļoti stipri inficēta, jāapsver celmu izstrādes lietderība. Ierobežojot krājas starpciršu skaitu un mežizstrādi veicot tikai aukstajā gada laikā, arī iespējams samazināt *H. annosum* primāro izplatību ar sporām (Korhonen, Piri, 2003). Celmu izstrāde būtiski samazina sakņu trupi izraisīto sēņu *Heterobasidion* un *Armillaria* spp. sastopamību, jo tiek samazināts gan sēņu attīstībai pieejamā, gan jau inficētā substrāta daudzums. Atcelmošanu praktizē vairākās valstīs (Cleary *et al.*, 2013), un 2012. gadā arī Latvijā valsts apsaimniekotajos mežos uzsākti ilgtermiņa eksperimenti, lai noskaidrotu celmu izstrādes lietderību sakņu trupes izplatības ierobežošanai (22. attēls).

Atsevišķos pētījumos ir pierādīts, ka slāpekli nesaturošs mēslojums paaugstina kokaugu rezistenci pret *H. annosum*. Tomēr mēslojums veicina koku straujāku augšanu, tajā skaitā sakņu sistēmas attīstību, palielinot kontaktu skaitu ar blakus augošajiem kokiem (Piri, 2003).



22. attēls. Celmu izstrādei Latvijā var izmantot LVMI Silava un SIA „ORVI” konstruētu kausu.

Daļa no iepriekš minētajām sakņu piepes izplatības ierobežošanas metodēm ir vērstas pret primāro, bet daļa – pret sēnes sekundāro izplatību. Kā jau uzsvērts, micēlija sekundāro izplatību iespējams efektīvi ierobežot, inficētā platībā izstrādājot celmus vai mainot koku sugu. Tomēr ne vienmēr un ne visās vietās tas ir iespējams saistībā ar konkrētās koku sugas augšanas apstākļiem, tāpēc īpaši jāizvērtē sakņu piepes primārās infekcijas samazināšanas paņēmieni.

CELMU APSTRĀDE AR ĶĪMISKIEM VAI BIOLOĢISKIEM PREPARĀTIEM MEŽIZSTRĀDES LAIKĀ

H. annosum sastopamība mežaudzē lielā mērā ir saistīta ar audzes apsaimniekošanas „vēsturi” – ja starpcirte vai galvenā cirte ir veiktas veģetācijas perioda laikā, tad visticamāk daļa audzē palikušo koku vai izcirtumā stādīto jauno kociņu būs inficēti ar sakņu piepi. Tāpēc, kā jau minēts, mežistrādi ieteicams veikt ziemas mēnešos, bet, tā kā intensīvas mežsaimniecības apstākļos darbi mežā tiek veikti visu gadu, tad nepieciešams nodrošināt celmu aizsardzību pret *H. annosum* infekciju.

Ideja par celmu aizsardzību pret sakņu piepi radās Anglijā, vairāk nekā pirms 60 gadiem, kad noskaidroja svaigi zāgētu celmu lomu *Heterobasidion* infekcijas attīstībā priežu audzēs. Celmu virsmas apstrādei izmēģināja dažādus ķīmiskos preparātus, taču *J. Rishbeth* novēroja, ka arī dažas celmus kolonizējošās sēnes, piemēram, *Trichoderma* sugas un lielā pergamentsēne *Phlebiopsis gigantea* (Fr.) Jül. var konkurēt ar sakņu piepi. Galvenokārt šī konkurence ir par substrātu – svaigu koksni (Rishbeth, 1951; Holdenrieder, Greig, 1998).

Ķīmisko preparātu pielietošana saistīta ar substrāta jeb koksnes īpašību izmaiņām, padarot to nepiemērotu *H. annosum* bazīdijsporu attīstībai. Preparāti, kurus arī šobrīd izmanto celmu apstrādei, ir urīnviela (20–35 %) un borāti (Garbelotto, Gonthier, 2013). Boru saturošus preparātus izmanto Ziemeļamerikā (Pratt, 1998), bet Eiropā to izmantošana nav atļauta (Pratt, 1998; Korhonen, Holdenrieder, 2005). Urīnviela paaugstina celma virsmas pH līdz tas kļūst toksisks sakņu piepes sporu attīstībai (Johansson *et al.*, 2002). Urīnviela ir reģistrēta un tiek izmantota celmu apstrādei Somijā un Lielbritānijā. Tomēr ir pierādīts, ka

urīnviela ietekmē veģetāciju un augsnes pH (Westlund, Nohrstedt, 2000), tāpēc, izvērtējot celmu apstrādes iespējas, priekšroka, protams, dodama apkārtējo vidi mazāk ietekmējošiem bioloģiskajiem preparātiem. Videi draudzīgāko bioloģisko preparātu lietošana saistīta ar jau iepriekš minēto sēņu savstarpējo konkurenci. Ir veikti pētījumi, lai pārbaudītu dažādu sēņu – lielās pergamentsēnes *Phlebiopsis gigantea* (Fr.) Jül., parastās apmalpiepes *Fomitopsis pinicola* (Sw.:Fr.) P. Karst., svekšēnes *Resinicium bicolor* (Alb. & Schw. ex Fr.) Parm., Brinkmaņa sistotremas *Sistotrema brinkmannii* (Bres.) J. Erikss., pelēkās dūmaines *Bjerkandera adusta* (Willd.) P. Karst., *Trichoderma* sugu – ietekmi uz *Heterobasidion* sastopamību celmos. Taču iegūtie rezultāti ir atšķirīgi, un ir samērā maz pētījumu lauka apstākļos, izņemot par *P. gigantea* nozīmi celmu bioloģiskajā aizsardzībā (Holdenrieder, Greig, 1998). Līdz šim *P. gigantea* ir vienīgā sēne, kuru komerciāli pielieto skuju koku celmu aizsardzībā pret *Heterobasidion* infekciju.

PHLEBIOPSIS GIGANTEA BIOĻĢIJA

Lielā pergamentsēne *Phlebiopsis gigantea* ir koksni noārdoša bazīdijsēne, kas, līdzīgi kā *H. annosum*, izraisa skuju koku balto trupi. Lielā pergamentsēne plaši sastopama boreālajos mežos uz nozāģētu vai izgāztu skuju koku stumbriem, celmiem un ciršanas atliekām (Holdenrieder, Greig, 1998). Kā liecina sēnes sugas nosaukums latīņu valodā, sēne veido lielus klājeniskus auglķermeņus, kas veģetācijas periodā izveidojas 3–4 mēnešu laikā pēc koku nozāģēšanas. Lai gan *P. gigantea* primāri kolonizē priedes koksni, meža tipos ar bagātīgi attīstītu veģetāciju, ja ir piemērots substrāts (izgāzti koki, ciršanas atliekas) un labvēlīgi mitruma apstākļi, novērota ļoti intensīva sēnes auglķermeņu veidošanās arī uz egles koksnes (23. attēls).



23. attēls. Lielās pergamentsēnes augļķermeņi uz 3 m gara egles balķa.

Latvijā samērā bieži var atrast lielus, aptuveni 70 cm garus un 15 cm platus augļķermeņus. Lielākais uz izgāztas egles stumbra atrastais augļķermenis bija 235 × 35 cm. *P. gigantea* augļķermeņi, līdzīgi kā *H. annosum* augļķermeņi, parasti ir sastopami izgāzto koku stumbru un lielu dimensiju mežizstrādes atlieku apakšpusē. Ļoti bieži vairāku ģenētiski atšķirīgu *P. gigantea* augļķermeņi saaug kopā, pārklājot samērā lielu koksnes laukumu (24. attēls). Atsevišķu augļķermeņu robežas iezīmē demarkācijas zonas (25. attēls). Arī no viena skuju koku celma var izdalīt vairākus ģenētiski atšķirīgus *P. gigantea* izolātus (Vainio *et al.*, 2001).

Vairāk augļķermeņu veidojas mitrās, ēnainās vietās grāvju, ieplaku utt. tuvumā. Augļķermeņu veidošanās turpinās 3–4 gadus. Jauni augļķermeņi ir zilganpelēki (26. attēls), vecāki – balti pelēki vai dzeltenbrūni (27.–28. attēls). Augļķermeņu krāsu ietekmē, piemēram, sūnas, uz kurām atrodas mežizstrādes atliekas. Augļķermeņiem kļūstot vecākiem, to malas izzūst un atlokās (Holdenrieder, Greig, 1998) (29. attēls). Vecāki augļķermeņi atgādina pergamenta papīru, kas atspoguļojas sēnes latviskajā nosaukumā.

Sēne veido bazīdijsporas un veģetatīvās sporas – oīdijas, kas izplatās vairāku simtu kilometru attālumā (Rishbeth, 1959). *P. gigantea* izdalītās oīdijas var pārnēsāt kukaiņi. Augsta un zema temperatūra samazina



24. attēls. *P. gigantea* uz izgāztas priedes.
Sēne pārklājusi lielu stumbra daļu, tomēr gandrīz visi attēlā redzami
augļķermeņi attīstījušies stumbra apakšpusē.



25. attēls. Ģenētiski atšķirīgi *P. gigantea* augļķermeņi –
demarkācijas zonas ļauj izdalīt atsevišķu augļķermeņu robežas.



26. attēls. *P. gigantea*
augļķermeņi uz priedes
koksnes.



27.–28. attēli. *P. gigantea* vecie,
izžuvušie augļķermeņi uz
priedes ciršanas atliekām.



29. attēls. *P. gigantea*
augļķermeņi uz izgāztas
egles stumbra.



sporulāciju, bet sēnes micēlija attīstību koksnē ļoti ietekmē mitrums – micēlijs ir jutīgs pret izžūšanu (Holdenrieder, Greig, 1998; Sun *et al.*, 2009). Gan *H. annosum*, gan *P. gigantea* ir sastopamas mežos, kur veic saimniecisko darbību (30.–31. attēls), un arī abu sēņu bioloģija daudzos aspektos ir ļoti līdzīga. Lai gan egles koksnē sakņu piepe aug nedaudz ātrāk, tomēr *P. gigantea* un *H. annosum* augšanas ātrums visumā ir ļoti līdzīgs. Abas sēnes kolonizē svaigi zāgētus skuju koku celmus, pārsvarā aplievu. Gan *P. gigantea*, gan *H. annosum* veido bezdzimumsporas, kas bazīdijsēnēm ir samērā netipiski. Taču *P. gigantea* bezdzimumsporu – oīdiju veidošanās ir ļoti svarīga īpašība, lai sēni izmantotu bioloģisko preparātu ražošanā.

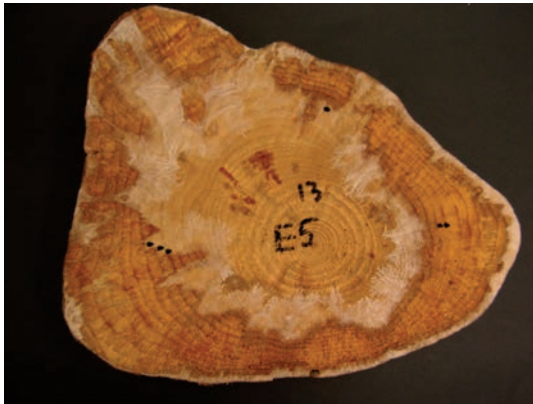
30. attēls. *P. gigantea*
augļķermeņi uz *Veimuta*
priedes *Pinus strobus* L.
nogriežņa.





31. attēls. Lielās pergamentsēnes auglķermeņi uz priedes celma zāgējuma virsmas.

Tomēr jāatzīmē arī būtiskas atšķirības šo sēņu bioloģijā – *P. gigantea*, salīdzinot ar *H. annosum*, kolonizē nedzīvu koksni, un *P. gigantea* celmos mazāk nekā 10 gadu laikā aizstāj citas sēnes (Vainio *et al.*, 2001), kamēr *H. annosum* micēlijs koksnē saglabājas gadu desmitiem (Piri, 2003). Dažkārt *P. gigantea* var bojāt mežā atstātus kokmateriālus – micēlija attīstības vietā koksnē veidojas oranži-brūns krāsojums (32. attēls). Parasti *P. gigantea* kolonizē priedes kokmateriālus, jo sēne ir labāk adaptējusies attīstībai priedes koksnē (Korhonen, 2001).



32. attēls. *P. gigantea* raksturīgais oranži-brūnais krāsojums koksnē; pēc celmu apstrādes ar *P. gigantea* izolātu suspensiju arī egles koksnē sēnes micēlijs kolonizē lielāko daļu aplievas.

Laboratorijas apstākļos *P. gigantea* micēlijs pāraug *H. annosum* micēliju, respektīvi, starp abām sēnēm pastāv ļoti izteikts antagonisms (Sun *et al.*, 2009). Atsevišķos pētījumos ir pierādīta *H. annosum* un *P. gigantea* micēlija hifu interference – *H. annosum* hifas abu sēņu micēlija saskares vietās tiek noārdītas (Mgbeahuruike *et al.*, 2011). Tomēr antagonisms dabā ir vairāk saistīts ar jau minēto abu sēņu bioloģiju, jo tās aizņem vienu un to pašu ekoloģisko nišu. Kura sēne pirmā nonāks uz celma, tā tur ieaugs ātrāk un spēs „izkonkurēt” otru sēni. Ja ķīmiskie preparāti nodrošina tikai celmu virsmas aizsardzību pret *H. annosum* sporām, tad *P. gigantea*, ieaugot celmos un saknēs, veicina arī sakņu aizsardzību pret *H. annosum* micēliju.

PREPARĀTA ROTSTOP IZVEIDE UN PIELIETOJUMS CELMU AIZSARDZĪBĀ

Jau pagājušā gadsimta piecdesmito gadu beigās veiktajos pētījumos pierādīts, ka tikai divas sēnes – *P. gigantea* un *Trichoderma* var veiksmīgi konkurēt ar *H. annosum* uz *Pinus echinata* Mill. svaigu celmu virsmas (Kuhlman, Hendrix, 1964). Turpinot iesāktos darbus, *J. Rishbeth* 1961. gadā ieteica celmu aizsardzībai kā inokulātu (inficējamo materiālu) izmantot ar *P. gigantea* micēliju pāraugušus nelielus priedes koksnes gabaliņus. Turpmākajos eksperimentos Lielbritānijā *P. gigantea* inokulāts tika izveidots gan ūdenī šķīstošas tabletes veidā, gan kā *P. gigantea* sporu suspensija eļļas emulsijā dažāda tilpuma fasējumos (Holdenrieder, Greig, 1998). Līdzīgos eksperimentos Somijā profesors *Tauno Kallio* noskaidroja, ka *P. gigantea* nodrošina egļu celmu aizsardzību pret *H. annosum*, ja preparāta sporu koncentrācija ir 5–10 reizes augstāka nekā suspensijā, ar kuru apstrādā priežu celmus (Kallio, Hallaksela, 1979). Interese par bioloģisko preparātu Somijā īpaši pieauga, kad celmu manuālās apstrādes vietā suspensiju bija iespējams izsmidzināt, izmantojot speciālu harvesteru aprīkojumu. Preparāta Rotstop autors ir somu zinātnieks *Kari Korhonen*. Šis preparāts izveidots, sākotnēji laboratorijā pārbaudot 16 dažādās Somijas vietās ievāktos *P. gigantea* izolātus. Pēc tam egles un priedes koksnē pārbaudīja piecu labāko izolātu antagonismu pret *Heterobasidion* spp. un izolātu, kas uzrādīja augstāko efektivitāti, izmantoja preparāta *Rotstop* ražošanai (Korhonen *et al.*, 1994). Šobrīd *Rotstop* ir Eiropā plašāk pielietotais bioloģiskais preparāts, kura

sastāvā ir *P. gigantea*. Preparātu ražo no 1991. gada *Kemira Agro Oy*, un preparāts ir reģistrēts lietošanai vismaz 10 valstīs. Katru gadu Eiropā ar *Rotstop* tiek apstrādāti vairāk kā 200 000 ha mežu (Thor, 2001). No 2004. gada *Rotstop* ir reģistrēts lietošanai Igaunijā (Drenkhan *et al.*, 2008), bet kopš 2007. gada ar nosaukumu „Augu aizsardzības līdzeklis Rotstops p.s.” arī Latvijā (Kenigšvalde *u.c.*, 2011). Vēl *P. gigantea* saturošus preparātus celmu apstrādei ražo Lielbritānija ar nosaukumu „PG suspension”, Polija – „PG IBL” (Pratt *et al.*, 2000). Polijā ražotā preparātā *P. gigantea* micēlijs tiek iestrādāts zāģu skaidās, un celmus ar šo preparātu 100 % apstrādā manuāli. Arī Lielbritānijā 20 % celmu apstrādā manuāli, bet citās valstīs suspensiju galvenokārt izsmidzina celmu zāģēšanas brīdī caur zāģa sliedē izveidotām atverēm (Thor, 2001; Korhonen, Holdenrieder, 2005). Tieši šī preparāta pielietošana, to izsmidzinot caur urbumiem zāģa sliedē, arī noteica izmaiņas preparāta ražošanas tehnoloģijā. Ja sākotnēji tas bija pulverveida, tad pēdējos gados šķidrā veidā, izslēdzot nogulšņu veidošanos. Celmus apstrādā, kad diennakts vidējā temperatūra pārsniedz +5°C. Preparāta efektivitāte ir atkarīga no celma apstrādātās virsmas laukuma. Optimāli 85 % no celma virsmas jābūt apstrādātai ar preparātu. Sevišķi svarīgi tas ir egļu celmu apstrādē, jo priedes koksni *P. gigantea* kolonizē daudz efektīvāk. Lai kontrolētu celmu apstrādes kvalitāti, preparāta darba šķīdumam pievieno zilu krāsvielu (tās pagatavošanā izmantoti dabiski minerāli, un dažu dienu laikā krāsa sadalās). Savukārt harvesteru operatori var sekot, cik vienmērīgi darba šķīdums nokļāz zāģētos celmus. Dānijā, Polijā un Anglijā celmu apstrāde valsts mežos ir obligāta, bet Polijā privāto mežu īpašnieki saņem subsīdijas, ja, veicot mežizstrādi, nodrošina celmu aizsardzību pret *H. annosum* infekciju. Manuālā celmu apstrāde samazina *H. annosum* sporu infekciju par 79–98 %, bet mehanizētā – 53–83 % (Thor, Stenlid, 2005). Preparāta efektivitāte Latvijā pārbaudīta 6 eksperimentos laika posmā no 2005. līdz 2010. gadam. Eksperimenti ierīkoti dažādās vietās, atšķirīgos meža tipos pavasara, vasaras un rudens mēnešos. Arī eksperimenta ilgums bija atšķirīgs – *Rotstop* efektivitāti analizēja 1–12 mēnešus pēc celmu apstrādes. Preparāta efektivitāti iespējams izteikt kā inficēto celmu īpatsvaru pret kopējo apstrādāto celmu skaitu, bet daudzi autori tomēr uzskata, ka objektīvāku informāciju sniedz *H. annosum* aizņemtā laukuma novērtējums inficētajos celmos (Thor, 2005). Aprēķinot *H. annosum* aizņemto laukumu, *Rotstop* efektivitāte

mūsu eksperimentos egļu celmos bija 82–100 %, bet priežu celmos 86–100 %.

Zviedrijā veiktie pētījumi liecina, ka apstrādes izmaksas ir 1,2 eiro uz 1 m³ starpcirtē un 0,4 eiro uz 1 m³ galvenajā cirtē (Thor, 2001). Latvijā celmu apstrādes izmaksas, pielietojot *Rotstop*, ir 0,41–1,49 eiro uz sagatavoto koksnes m³, un apmēram pusi no summas veido paša preparāta izmaksas. Zviedru zinātnieki noskaidrojuši, ka ekonomiskais ieguvums uz 1 ha meža ir vidēji 25,5 tūkst. Zviedrijas kronas salīdzinājumā ar audzēm, kur celmu apstrāde nav veikta (Thor *et al.*, 2006). Arī Polijā veiktos pētījumos secināts, ka celmu apstrāde palielina mežizstrādes izmaksas par 10 %, taču ieguvums gan no ekonomiskā, gan ekoloģiskā aspekta ir daudz lielāks (Sierota, 2001). Citos Polijā veiktos pētījumos konstatēts, ka priežu celmu apstrāde ar *P. gigantea* preparātu ierobežo ne tikai patogēnās sēnes, bet arī lielā priežu smecernieka *Hyllobius abietis* L. attīstību (Skrzecz, 1996). Ir atšķirīgi viedokļi par *P. gigantea* preparātu lietošanu jau stipri inficētās platībās. Parasti *H. annosum* micēlijs inficē tikai atsevišķas saknes, un arī trupējušos celmos daļa koksnes ir vesela. Tāpēc *K. Korhonen* uzskata, ka ir lietderīgi apstrādāt jau ar sakņu piepi inficētus celmus. *P. gigantea*, kolonizējot celma/sakņu veselo – *H. annosum* infekcijas neskarto koksni, ierobežo sakņu piepes tālāku izplatību, un līdz ar to samazinās ar *H. annosum* inficētās koksnes daudzums.

P. GIGANTEA LATVIJAS IZOLĀTU PĀRBAUDE

Atšķirībā no ķīmiskajiem preparātiem, bioloģiskais augu aizsardzības līdzeklis *Rotstop* būtiski neietekmē apkārtējo vidi (Westlund, Nohrstedt, 2000). Tomēr arī bioloģisko preparātu lietošana ilgtermiņā saistīta ar iespējamajiem riskiem. Preparāta *Rotstop* sastāvā ir viena *P. gigantea* izolāta sporas, un meža ekosistēmā nonāk liels daudzums ģenētiski viendabīgas sēnes, kas var negatīvi ietekmēt *P. gigantea* vietējās populācijas. Līdzšinējie pētījumi liecina, ka preparāts *Rotstop* būtiski ietekmē tikai sakņu piepes sastopamību egļu celmos (Vasiliauskas *et al.*, 2004; Vasiliauskas *et al.*, 2005a), bet lielo pergamentsēni celmos aizstāj citas koksni kolonizējošas sēnes. Piemēram, priežu celmos 6 gadus pēc celmu apstrādes ar *Rotstop* vairs neatrada preparāta sastāvā esošo *P. gigantea* izolātu. Tomēr pastāv iespēja, ka *Rotstop* izolāts var hibridizēties ar

vietējiem *P. gigantea* izolātiem un ietekmēt *P. gigantea* dabisko populāciju daudzveidību (Vainio *et al.*, 2001). Tāpēc, lai ilgtermiņā samazinātu bioloģiskā preparāta ietekmi uz vidi, celmu apstrādei ir lietderīgi izmantot bioloģiskos preparātus, kuru sastāvā ir *P. gigantea* vietējie izolāti. Kā liecina Zviedrijā veiktie pētījumi, dažkārt vietējie izolāti celmu apstrādē ir efektīvāki nekā Somijā ražotais preparāts *Rotstop* (Berglund, Rönnberg, 2004). Bioloģisko preparātu efektivitāte laika gaitā varētu arī samazināties, tāpēc atsevišķās valstīs preparātu sastāvā esošie izolāti periodiski tiek aizstāti ar citiem izolātiem. Tiek veikti arī pētījumi, lai atrastu jaunus *P. gigantea* izolātus, kurus varētu izmantot bioloģisko preparātu ražošanai. Līdzšinējie iegūtie rezultāti ļauj secināt, ka:

- svarīgi noteikt *P. gigantea* oīdiju produkciju, jo šis rādītājs ir būtisks preparāta rūpnieciskai ražošanai;
- *P. gigantea* augšanas ātrums eksperimentos blukšos *in vivo* (īpaši egles koksne) korelē ar izolātu antagonismu pret *H. annosum* (Pratt *et al.*, 2000; Korhonen, 2001; Sun *et al.*, 2009).

Arī LVMI Silava veic pētījumus, lai atrastu efektīvākos Latvijas izcelsmes *P. gigantea* izolātus. Laika posmā no 2005. līdz 2013. gadam dažādās Latvijas vietās ievākti 140 izolāti (72 no egles un 68 no priedes koksnes). Citu autoru pētījumos, analizējot *P. gigantea* antagonismu pret *H. annosum*, izolātu īpašības netiek saistītas ar koka sugu, no kuras izdalīta lielā pergamentsēne. Tomēr, tā kā *H. parvaporum* micēlijs ir labāk adaptējies attīstībai egles koksne (Vasiliauskas, Stenlid, 1998), bet *P. gigantea* labāk pielāgojusies attīstībai priedes koksne (Korhonen, 2001), tika izvirzīta hipotēze – vai no priedes un egles koksnes izdalīto *P. gigantea* izolātu īpašības nav atšķirīgas?

Salīdzinot nozīmīgākos *P. gigantea* izolātus raksturojošos rādītājus laboratorijas apstākļos – micēlija augšanas ātrumu mm dienā, antagonismu pret *H. annosum* (micēliju pāraugumu zonas vidējo pieaugumu mm dienā) un sporu daudzumu milj. uz barotnes Petri traukā, secināts, ka augstākas vērtības ir *P. gigantea* izolātiem, kas iegūti no priedes koksnes, un attiecībā uz sporu produkciju, šī atšķirība ir būtiska.

Četrdesmit vienu Latvijas izolātu raksturo lielāka sporu produkcija salīdzinājumā ar preparāta *Rotstop* izolātu. Mūsu iegūtie dati liecina, ka septiņiem Latvijas *P. gigantea* izolātiem ir būtiski augstāka sporu produkcija 153,5–184,8 milj. Petri traukā, salīdzinot ar *Rotstop* (44,5 milj.). Somijā, analizējot 64 dažādus *P. gigantea* izolātus, noskaidrots, ka sporu

produkcija variēja no 2,0 līdz 271,0 milj. (vidēji 34,2 milj.), bet *Rotstop* sporu produkcija bija 21,9 milj. sporu Petri traukā (Sun *et al.*, 2009). Laboratorijas pētījumi ne vienmēr adekvāti raksturo sēnes bioloģiju koksnē – tas attiecas ne tikai uz *P. gigantea*, bet arī uz *Trichoderma* sugām (Schubert *et al.*, 2008). Taču, kā jau uzsvērts iepriekš, sporu produkcija ir ļoti nozīmīgs rādītājs, lai sēni izmantotu bioloģisko preparātu ražošanai. *P. gigantea* Latvijas izolāti uz iesala agara barotnes aug ātrāk nekā preparāta *Rotstop* sastāvā esošais izolāts. Pieciem Latvijas *P. gigantea* izolātiem ir būtiski augstāks augšanas ātrums: 8,0–8,6 mm dienā salīdzinājumā ar *Rotstop* – 7,8 mm dienā. Jau iepriekš minētajā pētījumā Somijā, kas veikts Meža pētīšanas institūtā „Metla”, secināts, ka micēlija augšanas ātrums uz iesala agara barotnes pozitīvi korelē ar micēlija augšanas ātrumu egles koksnē (Sun *et al.*, 2009). Lai gan šobrīd nav izstrādāti noteikti kritēriji efektīvāko *P. gigantea* izolātu atlasei, pētījumi ļauj secināt, ka sēnes īpašību izvērtēšana laboratorijas apstākļos ir pirmais etaps, lai turpmākajiem eksperimentiem izvēlētos piemērotākos izolātus, kas potenciāli varētu būt *H. annosum* antagonisti (Sun *et al.*, 2009; Pratt *et al.*, 2000).

P. GIGANTEA AUGŠANAS ĀTRUMS SKUJU KOKU KOKSNĒ

P. gigantea izolātu augšanas ātrums pārbaudīts gan egles, gan priedes koksnē. Kopā 8 eksperimentos noteikts 93 izolātu (56 iegūti no egles, 27 no priedes) augšanas ātrums. Katrā eksperimentā izmantotas 2–3 egles un/vai priedes (koki sazāģēti 18–24 aptuveni 30 cm garos nogriežņos). Šāda veida eksperimenti ir saistīti ar metodoloģiska rakstura problēmām, jo izolātu attīstību koksnē būtiski ietekmē koka specifiskās īpašības (Sun *et al.*, 2009). Piemēram, barības vielu daudzums var būt atšķirīgs blūķšos, kas nozāģēti pie stumbra pamata vai tuvāk galotnei (Helmisaari, Siltala, 1989). Tāpēc ir ļoti svarīgi salīdzināt pēc iespējas vairāk izolātu uz viena un tā paša blūķīša. Līdzšinējos citu autoru eksperimentos blūķīša virsmu sadala sektoros, kurus apstrādā ar attiecīgo izolātu, izmantojot otiņu vai izolātu izsmidzinot. Strādājot pēc šīs metodikas, uz viena blūķīša var salīdzināt 4 līdz 8 izolātu augšanas ātrumu (Sun *et al.*, 2009). LVMI Silava Meža fitopatoloģijas un mikoloģijas laboratorijā ir izstrādāta jauna

metode, kas ļauj uz viena blukīša vienlaicīgi analizēt līdz 15 *P. gigantea* izolātu. Pēc mūsu aprobētās metodikas izolāta suspensiju ar pipeti iepilina uz blukīša virsmas izurbtā bedrītē (diametrs 1,5 cm, dziļums 5 mm). Bedrītes izurbtas 2–3 cm attālumā viena no otras aplievas koksne. Katrā bedrītē iepilina vienādu suspensijas daudzumu, ko nevar nodrošināt, izmantojot smidzināšanas metodi. Tiek samazināta arī blukīšu sānu virsmas infekcija ar *P. gigantea* suspensiju, kā arī ierobežota oīdiju nokļūšana gaisā, kas savukārt novērš blakus esošo blukīšu infekciju. Blukīšus pēc apstrādes vairākas nedēļas inkubē lauka apstākļos. Svarīgi ir nepieļaut koksnes izžušanu, tāpēc eksperimenta laikā blukīši regulāri jālaista. Pēc inkubācijas katru blukīti sazāgē 6–8 trīs centimetrus biezās ripās, un ripas 5 dienas inkubē laboratorijā istabas temperatūrā, ripas ievietojot plastmasas maisos, kuros tiek nodrošināta gaisa cirkulācija. *P. gigantea* micēlija attīstību uz ripām attiecīgajā dziļumā konstatē pēc raksturīgā oranži-brūnā krāsojuma (33. attēls).



a



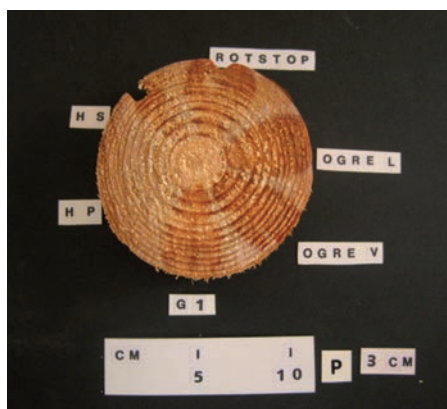
b

33. attēls. *Phlebiopsis gigantea* izolātu augšanas ātruma salīdzinājums egles koksne:

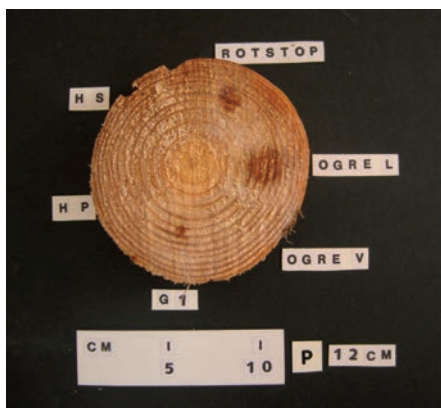
a – blukīša virsma, sagatavota apstrādei ar *P. gigantea* izolātu suspensijām;

b – atsevišķu izolātu aizņemtā laukums (apvilkt ar sarkanu līniju) 3 cm dziļumā.

Iegūtie rezultāti liecina, ka 93 *P. gigantea* Latvijas izolātu vidējais augšanas ātrums egles koksnē ir 1,9 mm dienā (no 0,7 līdz 3,0 mm dienā), bet priedes koksnē – 2,9 mm dienā (no 1,0 līdz 4,4 mm dienā). Preparāta *Rotstop* sastāvā esošā izolāta vidējais augšanas ātrums 8 dažādos eksperimentos egles un priedes koksnē bija attiecīgi 1,8 un 2,2 mm dienā. Līdzīgā eksperimentā Somijā (izmantojot smidzināšanas metodi) konstatēts, ka *P. gigantea* vidējais augšanas ātrums egles koksnē ir 2,3 mm dienā (0,1–3,9 mm dienā) (Sun *et al.*, 2009). Augšanas ātrums ir atkarīgs ne tikai no koksnes īpašībām, bet arī no temperatūras, mitruma, sezonālītātes utt. Turklāt dažādos eksperimentos iegūtie rezultāti var būt atšķirīgi, piemēram, *Rotstop* izolāta augšanas ātrums 4 dažādos eksperimentos egles koksnē svārstījās no 0,9 mm līdz 3,0 mm dienā, priedes koksnē no 1,3 mm līdz 3,3 mm dienā. Pavisam tika atrasti 17 Latvijas izolāti, kuru augšanas ātrums egles koksnē bija būtiski lielāks, salīdzinot ar preparāta *Rotstop* sastāvā esošā izolāta augšanas ātrumu (34. attēls).



a



b

34. attēls. *Rotstop* izolāta un Latvijas izolātu *Ogre L*, *Ogre V* un *G1* attīstība priedes koksnē (*Hs* un *Hp* – blukīšu sektori, kas apstrādāti ar *Heterobasidion spp.*):

a – 3 cm dziļumā;
b – 12 cm dziļumā.

Lai pārbaudītu *P. gigantea* izolātu antagonismu pret *H. annosum*, salīdzināts *H. annosum* aizņemtais laukums kontroles un ar *P. gigantea* apstrādātajos sektoros. Šajos eksperimentos izmantota smidzināšanas metode, sākotnēji blukšus apstrādājot ar *P. gigantea* un pēc vienas stundas ar *H. annosum*. Smidzināšanas metode izmantota, lai preparāta pielietojums būtu identisks celmu apstrādei, izmantojot mežizstrādes tehniku. Darba rezultātā secināts, ka 22 Latvijas *P. gigantea* izolātu vidējā efektivitāte 3 cm dziļumā priedes un egles koksnē ir 85 % (no 12 % līdz 100 %) un 9 cm dziļumā: 87 % (no 32 % līdz 100 %). Gan no priedes, gan no egles izdalītiem izolātiem augstāka efektivitāte ir priedes koksnē (1. tabula). Kopumā augstāki rādītāji ir izolātiem, kas iegūti no egles, bet atšķirības nav būtiskas.

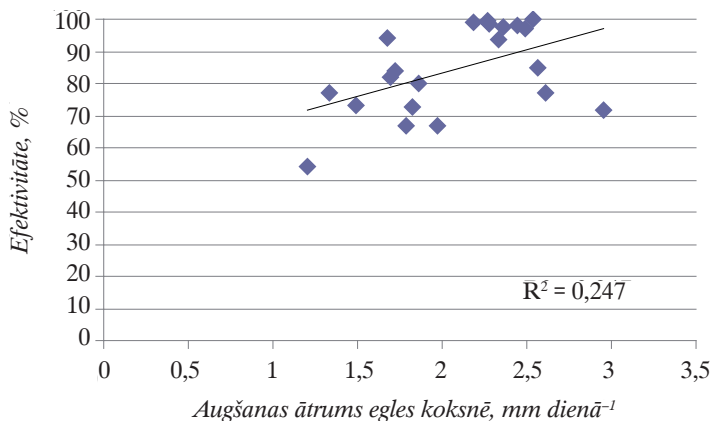
1. tabula. Izolātu efektivitāte (%) 3 cm un 9 cm dziļumā egles un priedes koksnē

Izolāta izcelsme	Izolātu efektivitāte, %			
	Egle		Priede	
	3 cm	9 cm	3 cm	9 cm
Egle (N = 18)	85	84	98	100
Priede (N = 4)	61	87	94	88

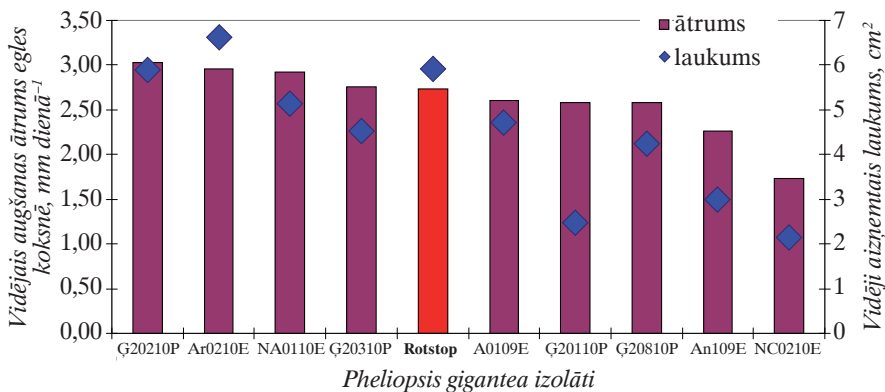
Vidējā *Rotstop* izolāta efektivitāte analizētajos dziļumos skuju koku koksnē bija attiecīgi 86 ± 4 % un 83 ± 5 %. Iegūtie rezultāti liecina, ka izolātu efektivitāte gan 3 cm, gan 9 cm dziļumā, ir atkarīga no micēlija augšanas ātruma koksnē (35. attēls).

Mūsu iegūtie dati pilnībā saskan ar citu autoru pētījumu rezultātiem – Somijā veiktajā eksperimentā atzīmēta pozitīva korelācija starp *P. gigantea* izolātu augšanas ātrumu egles koksnē un izolātu efektivitāti (Sun *et al.*, 2009). Turklāt minētajā eksperimentā 20 Somijas un 2 Zviedrijas izolātiem (no pavisam analizētajiem 64 izolātiem) bija lielāks augšanas ātrums nekā *Rotstop* izolātam. Tātad gan Somijā, gan Latvijā iegūtie dati apstiprina, ka ir potenciāli samērā daudz vietējo *P. gigantea* izolātu, kurus perspektīvā varētu izmantot celmu apstrādei pret *H. annosum* sporu infekciju. Taču līdz šim *Rotstop* nav aizstāts ar citiem izolātiem, tāpēc ir svarīgi noskaidrot, kas nosaka preparāta augsto efektivitāti. Salīdzinot 9 Latvijas *P. gigantea* izolātu augšanas ātrumu 2011. gadā ierīkotajā

eksperimentā (36. attēls), konstatēts, ka 7 Latvijas *P. gigantea* izolātu augšanas ātrums ir ļoti līdzīgs *Rotstop* augšanas ātrumam, bet tikai viena izolāta aizņemtais laukums koksnē ir lielāks par *Rotstop* izolāta aizņemto laukumu.



35. attēls. *P. gigantea* izolātu efektivitāte egles koksnē 3 cm dziļumā.



36. attēls. *P. gigantea* izolātu augšanas ātrums un aizņemtais laukums egles koksnē (izolāti saraņžēti dīlstošā secībā atkarībā no izolāta augšanas ātruma koksnē).

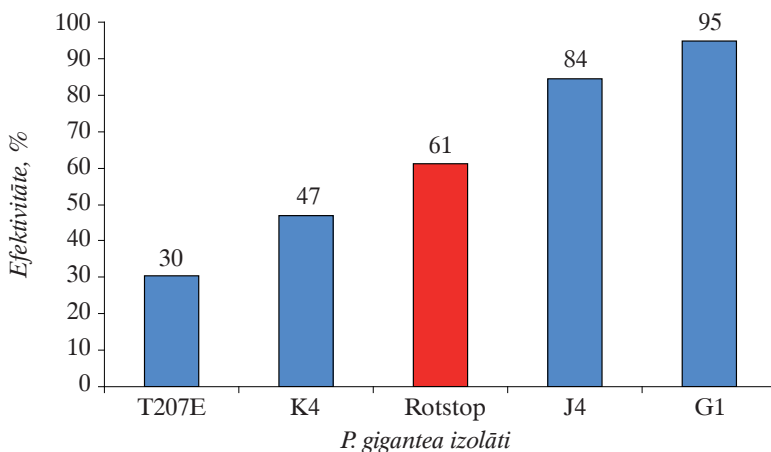
P. gigantea micēlija augšana ne tikai dziļumā, bet arī radiāli koksņē lielā mērā nosaka izolātu efektivitāti. Īpaši svarīgi tas ir egles koksņē, kā arī, ja pēc celmu apstrādes preparāta suspensija pilnībā nepārklāj celma virsmu. Ir pierādīts (Berglund, Rönnerberg, 2004), ka *H. annosum* micēlijs spēj ieaukt egles koksņē pat, ja celma virsma ir apstrādāta ar *P. gigantea*. Turklāt zviedru zinātnieku pētījumā konstatēts, ka *H. annosum* micēlijs celmos 12 cm dziļumā aizņem lielāku laukumu nekā uz pirmās ripas 2 cm dziļumā. Tāpēc svarīgi, lai, apstrādājot celmus ar bioloģiskajiem preparātiem, *P. gigantea* micēlijs ne tikai efektīvi kolonizētu celma virsmu, bet varētu konkurēt ar *H. annosum* arī dziļāk koksņē.

Vairākos eksperimentos *P. gigantea* Latvijas izolātam G1 bija lielāks augšanas ātrums koksņē, kā arī aizņemtais laukums salīdzinājumā ar preparāta *Rotstop* sastāvā esošo izolātu. Izolāta G1 augšanas ātrums egles koksņē, piemēram, 2009. gada eksperimentā bija lielāks nekā *Rotstop* izolātam – pēc 4 nedēļu inkubācijas, attiecīgi 11,7 cm un 8,5 cm. Priedes koksņē pēc 4 nedēļu inkubācijas G1 un *Rotstop* augšanas ātrumi praktiski neatšķirās: 16,5 cm un 16,4 cm. Šajā eksperimentā arī konstatēts, ka gan egles, gan priedes koksņē 9–14 cm dziļumā Latvijas izolāts kolonizē lielāku koksnes daļu salīdzinājumā ar preparāta *Rotstop* sastāvā esošo izolātu.

Kā jau minēts, pat salīdzinot vienus un tos pašus rādītājus dažādos eksperimentos, iegūtie rezultāti var būt atšķirīgi. Kā papildu kritēriji izolātu efektivitātes raksturošanai var kalpot izolātu pārbaude, izmantojot dažādas *H. annosum* sporu koncentrācijas. Mūsu eksperimentā salīdzināta Latvijas izolāta G1 un *Rotstop* izolāta efektivitāte pie 3 atšķirīgām konīdijsporu koncentrācijām: 500, 1000 un 1500 sporu mL⁻¹. Salīdzinot *P. gigantea* aizņemto laukumu priedes un egles koksņē ar dažādām *H. annosum* sporu koncentrācijām, secināts, ka izolāts G1 atšķirībā no *Rotstop* ļoti efektīvi kolonizē egles koksni.

Izolāta G1 augšanas ātruma amplitūda egles koksņē pie minētajām sporu koncentrācijām bija 2,9–3,1 mm dienā, bet *Rotstop* izolātam – 1,2–1,6 mm dienā. Divu Latvijas izolātu J4 un G1 efektivitāte egles koksņē 3 cm dziļumā ar *H. annosum* sporu koncentrāciju 500 sporas mL⁻¹ bija attiecīgi 84 un 95 %, bet *Rotstop* efektivitāte pie tādas pašas *H. annosum* sporu koncentrācijas – 61 %, kas būtiski atšķirās no Latvijas izolātu efektivitātes (37. attēls). Apstrādājot blukņišus ar *H. annosum* sporu koncentrāciju 1000 un 1500 sporu mL⁻¹, Latvijas izolātu G1 un J4 efektivitāte bija 81–98 %, bet *Rotstop* efektivitāte

77–80 %. Arī, analizējot izolātu efektivitāti 9 cm dziļumā, pie visām pārbaudītajām *H. annosum* sporu koncentrācijām Latvijas izolātiem G1 un J4 bija augstāka efektivitāte salīdzinājumā ar *Rotstop*.



37. attēls. *P. gigantea* efektivitāte egles koksnē ar *H. annosum* sporu koncentrāciju 500 sporas mL⁻¹.

P. GIGANTEA ISOLĀTU EFEKTIVITĀTES NOVĒRTĒJUMS PRET H. ANNOSUM BAZĪDIJSPORU INFEKCIJU

Lielās pergamentsēnes dažādu izolātu antagonismu pret *H. annosum* novērtē, izmantojot mākslīgo infekciju ar sakņu piepes konīdijsporu suspensiju (Thomsen, 2001; Roy *et al.*, 2003; Berglund *et al.*, 2005; Oliva *et al.*, 2011), vai pakļaujot substrātu, respektīvi, koksnī dabiskai infekcijai ar bazīdijsporām (Rishbeth, 1951; Kallio, Hallaksela, 1979; Berglund, Rönnerberg 2004). Izmantojot konīdijsporu suspensiju, iespējams sagatavot dažādas koncentrācijas inficējamo materiālu. Uz blukūša suspensiju var izsmidzināt vai uznest ar otiņu. Eksperimentu iespējams veikt ar lielu atkārtojumu skaitu, kas nodrošina augstu iegūto rezultātu ticamību. *Heterobasidion* suspensiju iespējams pagatavot no ģenētiski atšķirīgiem

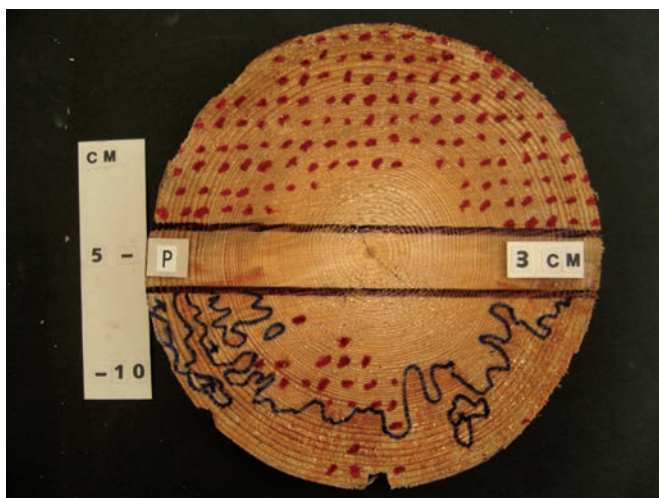
izolātiem, kas reprezentē dažādas šīs sēnes sugas. Kā šīs metodes mīnusu jāatzīmē augstā sporu koncentrācija, kas nav salīdzināma ar celmu inficēšanos mežizstrādes laikā.

P. gigantea izolātu salīdzināšana uz svaigi zāgētiem celmiem, pakļaujot tos dabiskai *H. annosum* infekcijai, protams, sniedz visobjektīvāko informāciju, bet eksperimentus būtiski ietekmē *H. annosum* infekcijas fons. Dažkārt tikai atsevišķi celmi ir inficēti ar *H. annosum* sporām, bet, ja nav inficēts neviens kontroles celms, tad izolāta efektivitāti nav iespējams aprēķināt. Minētie eksperimenti ir ilglaicīgi, turklāt tie prasa ievērojamus resursus, tāpēc bija vajadzīgs cits risinājums, kas ļautu kontrolētā (maksimāli dabiskiem apstākļiem tuvinātā) eksperimentā salīdzināt dažādu *P. gigantea* izolātu efektivitāti.

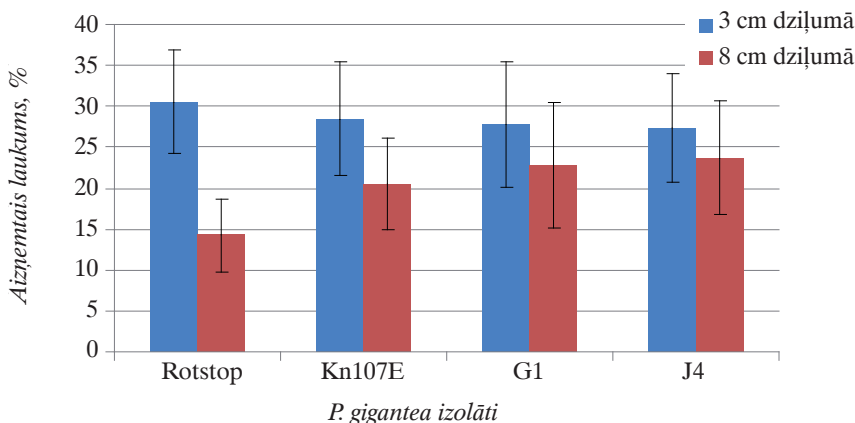
E.G. Kuhlman & F.F. Hendrix (1964) pētījumā, analizējot *Pinus echinata* celmu inficēšanos ar *Heterobasidion annosum* bazīdijsporām un konīdijsporām, noskaidrots, ka inficēto celmu īpatsvars ir lielāks apstrādes variantā ar bazīdijsporām. Pēc celmu apstrādes ar bazīdijsporu suspensiju *H. annosum* micēlija augšanas ātrums un celmu inficētās koksnes tilpums ir lielāks, tomēr atšķirības iezīmējas tikai 6 un 9 mēnešus pēc inficēšanas, bet pirmajos 3 mēnešos *Heterobasidion* micēlija attīstība abos variantos ir līdzīga. Metodes trūkums – eksperimentos izmantotā bazīdijsporu koncentrācija atšķiras no bazīdijsporu daudzuma gaisā. Turklāt, iepriekš minētajā eksperimentā secināts, ka, izmantojot gan bazīdijsporu, gan konīdijsporu suspensiju, eksperimenta rezultātus būtiski ietekmē *Heterobasidion* suspensijas sporu koncentrācija. Izmantojot bazīdijsporu suspensiju, jāņem vērā, ka starp *H. annosum* sporām uz koksnes virsmas var būt ļoti spēcīga konkurence sugas ietvaros, kas savukārt var veicināt *P. gigantea* izolātu attīstību, nodrošinot šiem izolātiem zināmas „priekšrocības”. Itālijas Alpos, analizējot trīs dažādu *P. gigantea* izolātu efektivitāti (tajā skaitā *Rotstop*), izmantoti ar *P. gigantea* apstrādāti bluķīši, kurus trīs nedēļas atstāja mežā, pakļaujot dabiskai *H. annosum* bazīdijsporu infekcijai (La Porta *et al.*, 2001). Eksperimentā tikai 4–5 % no bluķīšu virsmas laukuma kontroles sektorā bija inficēti ar *H. annosum* sporām. Mūsu eksperimentos iepriekš minētā metodika tika modificēta, daļu bluķīšu novietojot ar *H. annosum* stipri inficētā egļu audzē, bet daļu bluķīšu – priežu audzē. Egļu audzē bluķīši novietoti netālu no egļu celmiem un lielu dimensiju mežizstrādes atliekām ar *H. annosum* auglķermeņiem, bet priežu audzē – dažu

metru attālumā no kaltsiem kokiem, uz kuriem arī atrasti *H. annosum* augļķermeņi. Tā kā egļu audzē no visiem pārbaudītajiem celmiem izdalīts *H. parviporum* (S grupa), tad eksperimentā bija iespējams novērtēt *P. gigantea* izolātu antagonismu pret abām Latvijā sastopamajām *Heterobasidion* sugām (priežu audzē sakņu piepi reprezentē P grupa). Līdzīgi kā Itālijā veiktajā eksperimentā, katra blūķīša virsma sadalīta divās daļās: vienu pusi apstrādāja ar attiecīgo *P. gigantea* izolātu, bet otra puse reprezentēja kontroli.

Pēc 5 dienu ekspozīcijas mežā blūķīšus lauka apstākļos inkubēja vēl 3–4 nedēļas. Pēc tam blūķīšus sazāgēja ripās, kuras 7 dienas tika inkubētas laboratorijā. Lai novērtētu ripu inficētību ar *H. annosum*, analizētajām ripām piestiprināja plastmasas režģi ar rūtiņas lielumu 7×7 mm un katrā rūtiņā pārbaudīja konīdijsporu sastopamību. Ja rūtiņā tika atrasts kaut viens konīdijnesējs (sugai specifiska struktūra, uz kuras veidojas konīdijsporas), rūtiņa tika atzīmēta ar sarkanu punktu (38. attēls). Iegūtie dati liecina, ka abās audzēs blūķīšu kontroles sektori bija gandrīz 100 % inficēti ar *Heterobasidion*. Egļu audzē analizēti trīs Latvijas izolāti un *Rotstop*. Novērtējot *H. parviporum* ietekmi, secināts, ka *P. gigantea* izolātu aizņemtais laukums 3 un 8 cm dziļumā būtiski neatšķīrās (39. attēls).



38. attēls. *Heterobasidion* sp. (sarkani punkti) un *P. gigantea* (ar tumšu līniju apvilktis oranži-brūnais krāsojums) attīstība priedes koksne – analizēta pirmās ripas apakšpuse aptuveni 3 cm dziļumā.



39. attēls. *P. gigantea* aizņemtais laukums (3 un 8 cm dziļumā) egles koksnē.

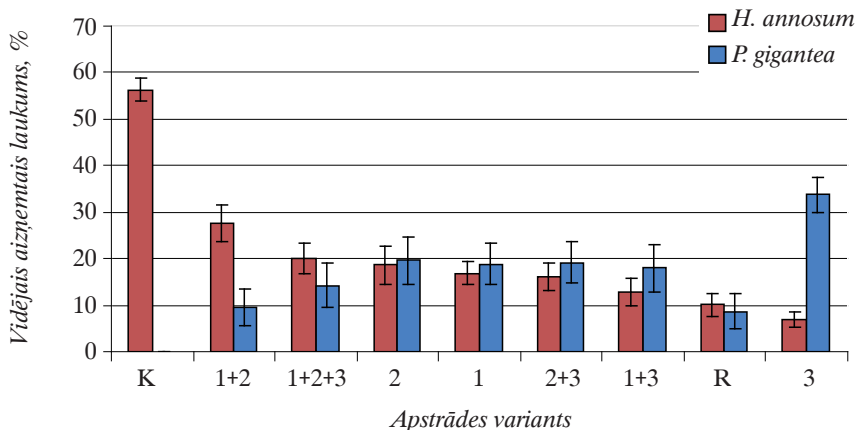
Būtiski neatšķirās arī izolātu efektivitāte pret *Heterobasidion*. Latvijas izolātu efektivitāte 3 cm dziļumā bija 88–93 %, bet *Rotstop* efektivitāte – 96 %. Savukārt 8 cm dziļumā efektivitātes rādītāji bija 91–95 % (Latvijas izolāti) un 97% (*Rotstop*). Priežu audzē tika pārbaudīts Latvijas izolāts G1 un *Rotstop*. Pēc apstrādes ar Somijā ražoto bioloģisko preparātu konstatēts procentuāli mazāk ar *H. annosum* inficēto blūķišu. Tomēr, rēķinot gan pēc inficēto blūķišu kopējā skaita, gan pēc *Heterobasidion* aizņemtā laukuma analizētajos dziļumos, starp abu izolātu efektivitātes rādītājiem būtiskas atšķirības priedes un egles koksnē netika konstatētas. Turklāt *P. gigantea* aizņemtais laukums egles koksnē bija lielāks sektorā, kas apstrādāts ar izolātu G1.

Izolāta G1 efektivitāti pret *H. annosum* pārbaudīja ne tikai lauka eksperimentā egles un priedes blūķīšos, bet arī apstrādājot 31 svaigi zāgētu egļu un 27 svaigi zāgētus priežu celmus. Lai izslēgtu atsevišķu koku īpašību ietekmi uz eksperimenta rezultātiem, izolāti G1 un *Rotstop* pārbaudīti uz katra celma, tā virsmu sadalot 2 daļās (līdzīgi kā eksperimentā, izvietojot inficētā audzē ar *P. gigantea* apstrādātus blūķīšus) un katru pusi apsmidzinot ar attiecīgo izolātu. Iegūtie rezultāti liecina, ka priežu celmos abu izolātu efektivitāte bija 70 %, bet egļu celmos G1 un *Rotstop* efektivitāte bija attiecīgi 71 % un 79 %. Izolāts G1 tika salīdzināts ar bioloģisko preparātu *Rotstop* gan laboratorijas, gan lauka eksperimentos. Visos eksperimentos G1 rādītāji bija augstāki, salīdzinot ar *Rotstop* (antagonisms

in vitro, sporu produkcija, aizņemtais laukums egles koksnē) vai arī izolāta G1 īpašības būtiski neatšķirās no preparāta *Rotstop* sastāvā esošā izolāta īpašībām. Tādējādi iegūtie rezultāti liecina, ka Latvijas izolātu G1 (LR patents Nr. 14608) perspektīvā varētu izmantot bioloģisko preparātu ražošanai. Patents ir saņemts arī vēl par vienu Latvijas izolātu – O5 (LR patents Nr. 14791).

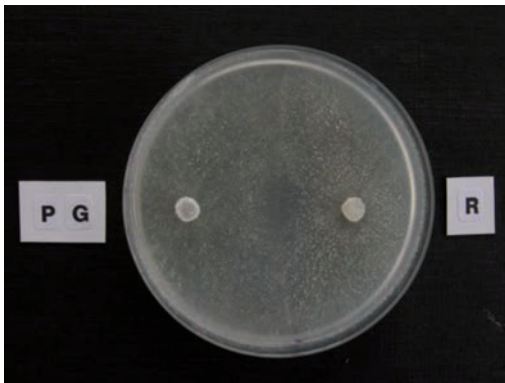
P. GIGANTEA IZOLĀTU MAISIJUMU IETEKME UZ H. ANNOSUM ATTĪSTĪBU

Lai perspektīvā samazinātu bioloģisko preparātu ietekmi uz sēņu bioloģisko daudzveidību, celmu apstrādē lietderīgi izmantot nevis preparātu, kura sastāvā ir viens *P. gigantea* izolāts, bet gan suspensiju, kas sastāv no vairākiem izolātiem (Pratt *et al.*, 2000). Meža pētīšanas stacijas (MPS) izmēģinājumu kokaudzētavā veikts eksperiments, lai analizētu *P. gigantea* izolātu maisījumus salīdzinājumā ar atsevišķiem izolātiem. Iegūtie rezultāti liecina, ka *H. annosum* aizņemtais laukums egles koksnē 3 cm dziļumā ir lielāks variantos, kur izmantots dažādu *P. gigantea* izolātu maisījums: 13–27 % (40. attēls). Turpretī koksnē, kas apstrādāta ar atsevišķiem izolātiem, *H. annosum* aizņemtais laukums ir 7–19 % no kopējā rīpas laukuma.



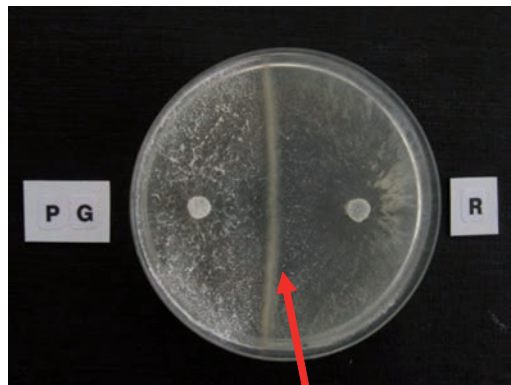
40. attēls. *P. gigantea* un *H. annosum* aizņemtais laukums 3 cm dziļumā (K – kontrole, R – *Rotstop*, 1–3 – *P. gigantea* izolāti).

Savukārt 8 cm dziļumā *H. annosum* aizņemtais laukums abos apstrādes variantos būtiski neatšķiras: 2–5 % atsevišķiem izolātiem un 3–7 % izolātu maisījumiem. Latvijas izolāta G1 aizņemtais laukums 3 cm dziļumā būtiski atšķiras salīdzinājumā ar pārējiem izolātiem, tajā skaitā *Rotstop*. Novērtējot izolātu maisījumu un atsevišķu izolātu efektivitāti pret *H. annosum*, secināts, ka efektivitāte nepasliktinās, ja izmanto vairāku izolātu maisījumu. Piemēram, 8 cm dziļumā atsevišķu Latvijas izolātu G1, L107E un Kn107E efektivitāte ir 76–78 %, bet izolātu maisījumu efektivitāte: 60–75 %. Gan 3 cm, gan 8 cm dziļumā augstākas efektivitātes vērtības ir izolātam G1, kas varētu būt izskaidrojams ar izolāta augstāku sporu produkciju: $47,2 \times 10^6$ sporas Petri traukā. Izolātu L107E un Kn107E sporu produkcija ir attiecīgi: $18,5 \times 10^6$ un $23,7 \times 10^6$ sporu Petri traukā. Arī Somijā veiktos līdzīgos pētījumos secināts, ka izolātu maisījums, kura sastāvā ir 2–5 dažādi *P. gigantea* genotipi, neskatoties uz genotipu savstarpējo konkurenci, nodrošina tādu pašu koksnes aizsardzību pret *Heterobasidion* infekciju kā atsevišķi izolāti (Korhonen, 2001). Bioloģisko preparātu ietekme uz vidi samazinātos arī, ja celmu apstrādei ik pēc dažiem gadiem izmantotu citus izolātus. Kā zināms, preparātu *Rotstop* pielieto jau vairāk nekā 20 gadu. Teorētiski izolātu īpašības laika gaitā varētu pasliktināties, tāpēc Somijā katru gadu veic *Rotstop* efektivitātes monitoringu. Arī Latvijā valsts apsaimniekotajos mežos katru gadu 20–25 audzēs ievāc koksnes paraugus, lai novērtētu celmu apstrādes kvalitāti. Lai noteiktu, vai no koksnes izdalītais *P. gigantea* micēlijs pieder *Rotstop* izolātam, vai celmu ir kolonizējusi dabiskā *P. gigantea*, izmanto profesora *Jan Stenlid* ieteikto metodi (Stenlid, 1985). Salīdzināmos sēnes paraugus ievieto Petri traukā, un, ja micēliji ir ģenētiski atšķirīgi, starp tiem veidojas demarkācijas zona (41. attēls). Atkārtoti paņemot paraugus vienās un tajās pašās audzēs, ir iespējams novērtēt *Rotstop* izolāta ietekmi uz *P. gigantea* vietējām populācijām.



a

b



Demarkācijas zona

41. attēls. *P. gigantea* kultūru
 genotipa salīdzinājums ar
 Rotstop izolātu (PG – no
 koksnes izdalītā *P. gigantea*,
 R – Rotstop izolāts):
 a – izdalītā *P. gigantea* pieder
 Rotstop genotipam;
 b – izdalītā *P. gigantea* nepieder
 Rotstop genotipam.

HETEROBASIDION UN PHLEBIOPSIS GIGANTEA MIJIEDARBĪBA

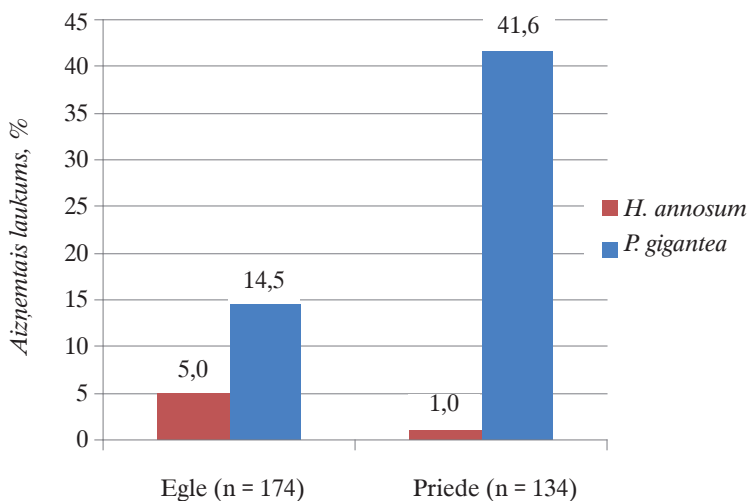
Kā jau vairākkārt uzsvērts, *H. annosum* un *P. gigantea* primāri kolonizē svaigus skuju koku celmus, un abas sēnes konkurē par substrātu – koksni. Pagājušā gadsimta 50.–60. gados noskaidroja, ka *P. gigantea* dabiskā infekcija ietekmē *H. annosum* attīstību (Meredith, 1959). Angļu zinātnieka *J. Rishbeth* laboratorijas pētījumos pierādīts, ka *P. gigantea* spēj „aizvietot” *H. annosum* skuju koku celmu saknēs (Rishbeth, 1950). Citā pētījumā atzīmēts, ka, palielinoties celmu kolonizācijai ar lielo pergamentsēni (darbā analizēta *P. echinata*), samazinās *H. annosum* infekcija (Kuhlman,

Hendrix, 1964). Tomēr vairāki autori uzskata, ka *P. gigantea* dabiskā infekcija ir nepietiekama, lai nodrošinātu celmu aizsardzību pret sakņu piepes sporām (Anessi *et al.*, 2005; Rönnerberg *et al.*, 2006b; Drenkhan *et al.*, 2008). LVMI Silava Meža fitopatoloģijas un mikoloģijas laboratorijā, analizējot datus par 174 egļu un 134 priežu celmiem, secināts, ka vidējais *H. annosum* aizņemtais laukums egļu celmos ir 5,0 cm², bet *P. gigantea* aizņemtais laukums – 14,5 cm². Priežu celmos *Heterobasidion* un *P. gigantea* vidējais aizņemtais laukums ir attiecīgi: 1,0 cm² un 41,6 cm² (42. attēls).

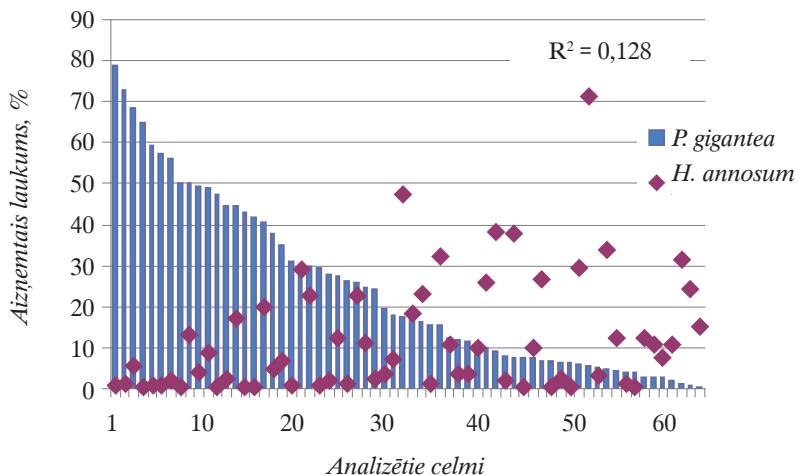
Mūsu pētījumos konstatēts, ka 37 % analizēto egļu celmu *P. gigantea* sastopama kopā ar *H. annosum*, un starp abu sēņu aizņemtajiem laukumiem pastāv statistiski būtiska sakarība (43. attēls).

Kā redzams, lielākajā daļā egļu celmu *P. gigantea* aizņemtais laukums >15–20 % no celma kopējās virsmas ietekmē celma kolonizāciju ar *H. annosum*. Turklāt jāatzīmē, ka lielākā daļa no pārbaudītajiem celmiem bija pakļauta ļoti stiprai *H. annosum* dabiskai infekcijai.

Apsēkotajos priežu celmos konstatēta līdzīga tendence, bet abas sēnes vienlaicīgi konstatētas 12 % celmu. *H. annosum* maksimāli aizņemtais laukums priežu celmos bija 32 %.



42. attēls. *P. gigantea* un *H. annosum* aizņemtais laukums egles un priedes koksnē.



43. attēls. *H. annosum* un *P. gigantea* aizņemtais laukums egļu celmos (celmi saraņžēti dilstošā secībā, atkarībā no *P. gigantea* aizņemtā laukuma).

Zviedrijā veiktā pētījumā 9 priežu audzēs no katrā audzē analizētajiem 30 celmiem šādu celmu īpatsvars, kur abas sēnes sastopamas vienlaicīgi, svārstījās no 0 līdz 27 %, vidēji 10 % (Rönnerberg *et al.*, 2006a).

Līdzīgi arī jaunaudzū kopšanas cirtēs, novērtējot mazo dimensiju celmu inficēšanos ar *H. annosum*, secināts, ka lielāks *Heterobasidion* aizņemtais laukums ir egļu celmos (2. tabula). Arī kopējais ar sakņu piepi inficēto celmu īpatsvars egļu audzēs ir 9 reizes lielāks, salīdzinot ar priežu audzēm, turpretī *P. gigantea* kolonizēto celmu īpatsvars priežu audzēs – gandrīz 3 reizes lielāks nekā egļu audzēs.

2. tabula. *H. annosum* un *P. gigantea* inficēto celmu īpatsvars (%) un sēņu vidējais aizņemtais celma laukums (%)

Koku suga	Inficēto celmu īpatsvars, %		Vidējais aizņemtais laukums, %	
	<i>H. annosum</i>	<i>P. gigantea</i>	<i>H. annosum</i>	<i>P. gigantea</i>
Egļe (N = 142)	63	23	18	12
Priede (N = 204)	7	61	5	71

Iespējams, ka celmu kolonizācija ar *P. gigantea* (dabiskā infekcija) arī ierobežo celmu inficēšanos ar *H. annosum*.

Lai samazinātu *Heterobasidion* infekciju, veicinot celmu dabisko aizsardzību (celmu kolonizācija ar *P. gigantea*), nepieciešams novērtēt bioloģisko faktoru un mežsaimniecisko pasākumu ietekmi uz *P. gigantea* augļķermeņu attīstību.

Kā jau minēts iepriekš, *P. gigantea* veido lielus klājeniskus augļķermeņus, kas izdala sporas, tādējādi konkurējot ar *H. annosum* sporām. Palielinoties mežizstrādes apjomam, pieaug arī celmu un ciršanas atlieku daudzums. Tas, protams, veicina kā *H. annosum*, tā arī *P. gigantea* izplatību. Arī uz celmiem, kas apstrādāti ar bioloģiskajiem preparātiem, attīstās *P. gigantea* augļķermeņi. Baltkrievijā 3 mēnešus pēc priežu celmu apstrādes ar *P. gigantea* izolātiem sēni atrada uz 87 % celmu, un augļķermeņi klāja 74 % zāgējuma virsmas (Волченкова и др., 2013). Tāpēc svarīgi noskaidrot, kā šādi celmi, kas apstrādāti ar *P. gigantea*, ietekmē vietējās *P. gigantea* populācijas. Pētījumi Somijā liecina, ka *P. gigantea* visintensīvāk sporulē no aprīļa līdz maijam (Kallio, Hallaksela, 1979). Zviedrijā *P. gigantea* netika atrasta uz oktobrī mežā izliktiem egles nogriežņiem (Vasiliauskas et al., 2005b). Arī MPS Kalsnavas mežu novadā ierīkotajā eksperimentā *P. gigantea* netika konstatēta uz septembrī zāgētām eglēm (paraugi ievākti pēc 1 mēneša). Turpretī citā eksperimentā Zemgales mežsaimniecībā *P. gigantea* atrasta uz oktobrī zāgētiem priežu un eglu celmiem – šajā gadījumā celmu koksnes paraugi analizēti pēc viena gada. Līdzīgi Zviedrijā un Serbijā veiktajos pētījumos pierādīts, ka gan dabiski inficētos celmos, gan pēc apstrādes ar bioloģiskajiem preparātiem *P. gigantea* īpatsvars koksne laikā gaitā palielinās (Berglund, Rönnberg, 2004; Keča, Keča, 2012). *P. gigantea* augļķermeņu attīstība uz ciršanas atliekām un celmiem var būt atšķirīga. Mūsu eksperimentos, novērtējot augļķermeņu sastopamību 2 parauglaukumos uz jūnijā zāgētiem eglu un priežu celmiem, kā arī uz 70 cm gariem nogriežņiem no katra nozāgētā koka, noskaidrots, ka 3 mēnešus pēc koku zāgēšanas *P. gigantea* sastopama vidēji uz 66 % priežu celmu un 98 % nogriežņu. Attiecībā uz eglu celmiem/nogriežņiem šādas atšķirības netika novērotas. Celmu zāgējumu un sānu virsmas ir vairāk pakļautas vides faktoriem salīdzinājumā ar nogriežņiem, kur veģetācija un kontakts ar augsni nodrošina labākus apstākļus *P. gigantea* attīstībai. Vairākos pētījumos

ir pierādīts, ka celmu virsmu apklāšana ar sūnām, augsni, nozāgētu celmu ripām stimulē šīs sēnes attīstību (Cech *et al.*, 2008; Волченкова и др., 2013). *P. gigantea* augļķermeņu veidošanās analizēta arī uz trupējušas, ar sakņu piepi inficētas egles koksnes. Eksperiments ierīkots MPS Kalsnavas mežu novadā damakšņa (Dm) un platlapju kūdreņa (Kp) meža tipā, izmantojot 30–100 cm garus egles nogriežņus. Trīs gadus pēc atlieku izvietošanas mežā *P. gigantea* augļķermeņi Dm konstatēti uz 73 % analizēto atlieku, bet Kp – uz 14 % analizēto atlieku. Tikai uz trīs Kp meža tipā nozāgētiem celmiem (7,5 %) atrasti *P. gigantea* augļķermeņi (pavisam nozāgētas 40 trupējušas egles). Jāatzīmē, ka arī uz veselu egļu celmu zāģējumu virsmas *P. gigantea* augļķermeņi ir atrasti samērā reti atšķirībā no priedes celmiem, kuru aplievu dažkārt gandrīz 100 % pārklāj *P. gigantea*.

Cetrus gadus pēc atlieku atstāšanas mežā Dm un Kp meža tipos *P. gigantea* augļķermeņi konstatēti vairs tikai uz attiecīgi 36 % un 10 % atlieku. Platlapju kūdreņa meža tipā bija spēcīgi attīstīta veģetācija, kas nodrošināja ēnojumu un mitrumu, tomēr *P. gigantea* labāk attīstījās uz atliekām damakšņa meža tipā – audzes sastāvā bija vairāk priežu, tajā skaitā arī nolauzti un sazāģēti koki. Tātad arī koku sugu sastāvs mežaudzē var būtiski ietekmēt gan celmu, gan atlieku kolonizāciju ar *P. gigantea*. Turpmākajos pētījumos tiks skaidrota arī mežizstrādes sezonas ietekme (pavasara–vasaras un rudens–ziemas mēnešos) uz *P. gigantea* augļķermeņu attīstību.

Kā perspektīvs pētījumu virziens jāatzīmē *P. gigantea* izolātu suspensijas efektivitātes paaugstināšana, izmantojot citas celmus kolonizējošās sēnes, piemēram, pelēko dūmaini *Bjerkandera adusta* un Brinkmaņa sistotremu *Sistotrema brinkmannii*. Lai mežizstrādes laikā ilgtermiņā nodrošinātu kvalitatīvu celmu aizsardzību pret *H. annosum* sporu infekciju, nepieciešams regulāri veikt bioloģisko preparātu efektivitātes novērtējuma monitoringu, kā arī atrast jaunus *P. gigantea* izolātus ar vēl labākām īpašībām, kurus perspektīvā varētu izmantot bioloģisko preparātu ražošanā.

SECINĀJUMI

Ievērojamus mežsaimnieciskos zaudējumus rada sakņu piepe *Heterobasidion annosum*. Īpaši aktuāli šie zaudējumi ir egļu audzēs, jo sēnes micēlijs koka stumbrā izplatās vairāku metru augstumā, bojājot vērtīgākos zāgbaļķus. Latvijā 22 % egļu ir trupējušas. Skuju koku celmiem saimnieciskajos mežos ir būtiska loma sakņu trupi izraisīto sēņu izplatībā. Sakņu piepe izplatās ar sporām mežizstrādes laikā, inficējot svaigi zāgētus celmus, vai ar micēliju – sakņu kontaktu vietās, saskaroties veselo un ar sakņu piepi inficēto koku saknēm. Inficēto celmu saknēs dzīvotspējīgs *Heterobasidion* micēlijs var saglabāties vairākus desmitus gadu un apdraudēt jaunus iestādītos kociņus. Sakņu piepes izplatība saistīta ar mežizstrādes apjomu palielināšanos, īpaši, ja koku zāgēšanu veic siltajā gadalaikā. Sēnes izplatību veicina stādījumi bijušajās lauksaimniecības zemēs, kuras raksturo paaugstināts pH un nav sastopama meža augsnēm raksturīgā augsnes mikroflora.

Sakņu trupes izplatības ierobežošanai izmanto mežsaimnieciskos paņēmienus (stādvieta skaita uz ha, krājas starpciršu skaita un galvenās cirtes aprites laika samazināšana; rezistenta, vietējiem apstākļiem piemērota stādmateriāla izmantošana; svaigas, ar sakņu piepi inficētas egles koksnes izvākšana; stumbra–sakņu bojājumu novēršana mežizstrādes laikā; mistraudžu veidošana ar lapu kokiem). Stipri inficētās platībās jāstāda lapu koki vai jāapsver celmu izstrādes lietderība.

Mežizstrādi ieteicams veikt, kad vidējā diennakts gaisa temperatūra nepārsniedz +5 grādus, bet, ja mežizstrāde notiek veģetācijas perioda laikā, celmi jāapstrādā ar bioloģiskajiem preparātiem, lai novērstu *H. annosum* bazīdijsporu infekciju.

Eiropā plašāk pielietotais līdzeklis celmu apstrādei ir Somijā ražotais bioloģiskais preparāts *Rotstop*, kura sastāvā ir lielās pergamentsēnes *Phlebiopsis gigantea* sporas. Tā efektivitāte pierādīta arī eksperimentos Latvijā – *Rotstop* atsevišķos pētījumos nodrošināja līdz par 100 % celmu aizsardzību. Ilgtermiņā viena un tā paša *P. gigantea* izolāta pielietojums var negatīvi ietekmēt sēnes vietējās populācijas, tāpēc daudzās valstīs, arī Latvijā, veic pētījumus, lai atrastu piemērotus *P. gigantea* vietējos izolātus. Izvēloties efektīvākos *P. gigantea* izolātus, respektīvi, izolātus,

kas var konkurēt ar *H. annosum*, svarīgi ir novērtēt tādas izolātu īpašības kā micēlija augšanas ātrums uz iesala agara barotnes, sporu produkcija un augšanas ātrums koksnē. No vairāk nekā 90 analizētajiem *P. gigantea* Latvijas izolātiem 7 izolātiem ir būtiski lielāka sporu produkcija, bet 17 izolātiem – lielāks augšanas ātrums un aizņemtais laukums egles koksnē salīdzinājumā ar *Rotstop* sastāvā esošo izolātu. LVMI Silava Meža fitopatoloģijas un mikoloģijas laboratorijā ir izstrādāta jauna metode, kas ļauj vienlaicīgi uz viena blukšiša salīdzināt līdz 15 *P. gigantea* izolātu augšanas ātrumu. Pētījumu rezultātā ir atrasti vairāki efektīvi Latvijas *P. gigantea* izolāti, kurus perspektīvā varētu izmantot bioloģisko preparātu ražošanā. Lai samazinātu bioloģisko preparātu ietekmi uz vidi, celmu apstrādei izmantotos izolātus ieteicams regulāri aizstāt ar citiem. Izmantojot celmu apstrādei suspensiju, kas sastāv no 2–3 dažādiem *P. gigantea* izolātiem, iespējams nodrošināt tādu pat efektivitāti pret *H. annosum* infekciju, kā lietojot atsevišķus izolātus.

P. gigantea ir koksni noārdoša bazīdijsēne, kas primāri kolonizē priedes koksni, tāpēc priežu celmi ir mazāk inficēti ar *H. annosum* sporām. Arī mazo dimensiju priežu celmi jaunaudžu kopšanas cirtēs ir mazāk inficēti ar sakņu piepes sporām, jo priežu celmos, salīdzinājumā ar egli, ir būtiski vairāk sastopama dabiskā *P. gigantea*. Lai veicinātu skuju koku celmu dabisko aizsardzību pret sakņu piepi, ieteicams piemistrojumā atstāt priedi. Turpmākajos pētījumos tiks analizēta mežizstrādes sezonālā ietekme uz lielās pergamentsēnes auglķermeņu attīstību, kā arī iespējas paaugstināt tās izolātu/izolātu maisījuma efektivitāti. Jāturpina pētnieciskais darbs, izvērtējot arī dažādu citu bioloģisko faktoru un mežsaimniecisko pasākumu (kā, piemēram, celmu izstrāde) ietekmi uz sakņu trapes izplatību.

Šajā publikācijā aprakstīto pētījumu rezultātu iegūšanā piedalījušies Latvijas Valsts mežzinātnes institūta “Silava” zinātniskie darbinieki Natālija Arhipova, Indulis Brauners, Lauma Brūna, Kristaps Gruduls, Agrita Kenigvalde, Kristīne Kenigvalde, Dārta Kļaviņa, Kari Korhonen, Dina Nitiša, Barbara Daugaviete un Astra Zaļuma.

LITERATŪRA

1. Annesi, T., Curcio, G., D'Amico, L., Motta, E. (2005). Biological control of *Heterobasidion annosum* on *Pinus pinea* by *Phlebiopsis gigantea*. *Forest Pathology* 35(2), 127–134.
2. Arhipova, N., Donis, J., Gaitnieks, T., Liepa, I. (2010). Sakņu un stumbra trupi izraisīto sēņu sastopamība egļu audzēs – lapu koku piemistrojuma ietekme uz *Heterobasidion* spp. izplatību. *Mežzinātne* 22(55), 70–87.
3. Arhipova, N., Gaitnieks, T., Donis, J., Stenlid, J., Vasaitis, R. (2011a). Butt rot incidence, causal fungi, and related yield loss in *Picea abies* stands of Latvia. *Canadian Journal of Forest Research* 41, 2337–2345.
4. Arhipova, N., Gaitnieks, T., Donis, J., Stenlid, J., Vasaitis, R. (2011b). Decay, yield loss and associated fungi in stands of grey alder (*Alnus incana*) in Latvia. *Forestry* 84(4), 337–348.
5. Arhipova, N., Gaitnieks, T., Nikolajeva, V., Vulfa, L., Mihailova, A. (2008). Baltalkšņa ietekme uz egļu sakņu rizosfēras mikrofloru un tās antagonismu pret *Heterobasidion annosum*. *Mežzinātne* 17 (50), 9–21.
6. Asiegbu, F.O., Adomas, A., Stenlid, J. (2005). Conifer root and butt rot caused by *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref. s.l. *Molecular Plant Pathology* 6(4), 395–409.
7. Bendz-Hellgren, M., Brandtberg, P.O., Johansson, M., Swedjemark, G., Stenlid, J. (1999). Growth rate of *Heterobasidion annosum* in *Picea abies* established on forest land and arable land. *Scandinavian Journal of Forest Research* 14, 402–407.
8. Bendz-Hellgren, M., Stenlid, J. (1998). Effects of clear-cutting, thinning, and wood moisture content on the susceptibility of Norway spruce stumps to *Heterobasidion annosum*. *Canadian Journal of Forest Research* 28, 759–765.
9. Bendz-Hellgren, M., Lipponen, K., Solheim, H., Thomsen, I. (1998). The Nordic countries. – In: Woodward, S., Stenlid, J., Karjalainen, R., Hütermann, A. (eds.) *Heterobasidion annosum*: biology, ecology, impact and control. CAB International, Wallingford, UK, 333–345.
10. Berglund, M., Rönnberg, J. (2004). Effectiveness of treatment of Norway spruce stumps with *Phlebiopsis gigantea* at different rates of coverage for the control of *Heterobasidion*. *Forest Pathology* 34(4), 233–243.

11. Berglund, M., Rönnerberg, J., Holmer, L., Stenlid, J. (2005). Comparison of five strains of *Phlebiopsis gigantea* and two *Trichoderma* formulations for treatment against natural *Heterobasidion* spore infections on Norway spruce stumps. *Scandinavian Journal of Forest Research* 20, 12–17.
12. Cech, T.L., Steyrer, G., Łakomy, P. (2008). Preliminary results of Norway spruce stump treatment with *Hypholoma fasciculare* and *Phlebiopsis gigantea* in an Austrian Alpine protection forest. – In: Garbelotto, M., Gonthier, P. (eds.) *Proceedings of the 12th International Conference on Root and Butt Rots of Forest Trees*. IUFRO Working Party 7.02.01. August 12–19, 2007, Berkeley, California, Medford, Oregon (USA). The University of California, Berkeley, California: 192–194.
13. Cleary, M., Arhipova, N., Morrison, D.J., Thomsen, I.M., Sturrock, R.N., Vasaitis, R., Gaitnieks, T., Stenlid, J. (2013). Stump removal to control root disease in Canada and Scandinavia: A synthesis of results from long-term trials. *Forest Ecology and Management* 290, 5–14.
14. Dimitri, L., Zycha, H., Kliefoth, R. (1971). Untersuchungen über die Bedeutung der Stubbeninfektion durch *Fomes annosus* für die Ausbreitung der Rotfäule der Fichte. *Forstwissenschaftliches Centralblatt* 90, 104–117.
15. Drenkhan, T., Hanso, S., Hanso, M. (2008). Effect of the stump treatment with *Phlebiopsis gigantea* against *Heterobasidion* root rot in Estonia. *Baltic Forestry* 14(1), 16–25.
16. Gaitnieks, T., Arhipova, N., Donis, J., Stenlid, J., Vasaitis, R. (2008). Butt rot incidence and related losses in Latvian *Picea abies* (L.) Karst. stands. – In: *Proceedings of 12th International Conference on Root and Butt Rots*, Berkeley, California Medford, Oregon, 12-19 August 2007, 177–179.
17. Gaitnieks, T., Liepa, I., Rokjānis, B., Indriksons, A. (2000). Development of Norway spruce mycorrhiza in mixed Norway spruce and grey alder stands infected by *Heterobasidion annosum*. *Metsanduslinkud uurimused XXXIV*, 44–51.
18. Garbelotto, M., Gonthier, P. (2013). Biology, epidemiology and control of *Heterobasidion* species worldwide. *Annual Review of Phytopathology* 51, 39–59.
19. Greig, B.J.W. (1998). Field recognition and diagnosis of *Heterobasidion*

- annosum*.—In: Woodward, S., Stenlid, J., Karjalainen, R., Hütermann, A. (eds.) *Heterobasidion annosum: biology, ecology, impact and control*. CAB International, Wallingford, UK, 35–41.
20. Gunulf, A., Mc Carthy, R., Rönnerberg, J. (2012). Control efficacy of stump treatment and influence of stump height on natural spore infection by *Heterobasidion* spp. of precommercial thinning stumps of Norway spruce and birch. *Silva Fennica* 46(5), 655–665.
 21. Gunulf, A., Wang, L., Englund, J.E., Rönnerberg, J. (2013). Secondary spread of *Heterobasidion parviporum* from small Norway spruce stumps to adjacent trees. *Forest Ecology and Management* 287, 1–8.
 22. Hanso, S., Korhonen, K., Hanso, M. (1994). Attack of spruce and pine by S and P groups of *Heterobasidion annosum* on forest and former agricultural soils in Estonia. In: Johansson, M., Stenlid, J. (eds.) *Root and butt rots: proceedings of the IUFRO Working Party S2.06.01, Wik, Sweden and Haikko, Finland, August 9–16, 1993*. Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala, Sweden, 254–259.
 23. Helmisaari, H.-S., Siltala, T. (1989). Variation in nutrient concentrations of *Pinus sylvestris* stems. *Scandinavian Journal of Forest Research* 4, 443–451.
 24. Hodges, C.S. (1969). Modes of infection and spread of *Fomes annosus*. *Annual Review of Phytopathology* 7, 247–266.
 25. Holdenrieder, O., Greig, B.J.W. (1998). Biological method of control. – In: Woodward, S., Stenlid, J., Karjalainen, R., Hütermann, A. (eds.) *Heterobasidion annosum: biology, ecology, impact and control*. CAB International, Wallingford, UK, 235–258.
 26. Johansson, M., Marklund, E. (1980). Antagonists of *Fomes annosus* in the rhizosphere of grey alder (*Alnus incana*) and Norway spruce (*Picea abies*). *Forest Pathology* 10(7), 385–395.
 27. Johansson, S.M., Pratt, J.E., Asiegbu, F.O. (2002). Treatment of Norway spruce and Scott pine stumps with urea against the root and butt fungus *Heterobasidion annosum* – possible modes of action. *Forest Ecology and Management* 157(1–3), 87–100.
 28. Kallio, T. (1970). Aerial distribution of the root-rot fungus *Fomes annosus* (Fr.) Cooke in Finland. *Acta Forestalia Fennica* 107, 55 pp.
 29. Kallio, T. (1971). Protection of spruce stumps against *Fomes annosus* (Fr.) Cooke by some wood inhabiting fungi. *Acta Forestalia Fennica* 117, 1–20.

30. Kallio, T., Hallaksela, A.-M. (1979). Biological control of *Heterobasidion annosum* (Fr.). Bref. (*Fomes annosus*) in Finland. European Journal of Forest Pathology 9(5), 298–308.
31. Keča, N., Keča, L. (2012). The efficiency of Rotstop and sodium borate to control primary infections of *Heterobasidion* to *Picea abies* stumps: a Serbian study. Baltic Forestry 18 (2), 247–254.
32. Kenigšvalde, K., Donis, J., Korhonen, K., Gaitnieks, T. (2011). *Phlebiopsis gigantea* skujkoku celmu bioloģiskajā aizsardzībā pret *Heterobasidion annosum* s.l. izraisīto sakņu trupi – literatūras apskats. Mežzinātne 23(56), 25–40.
33. Korhonen, K. (1978). Intersterility groups of *Heterobasidion annosum*. Metsäntutkimuslaitoksen julkaisuja 94(6), 1–25.
34. Korhonen, K. (2001). Simulated stump treatment experiments for monitoring the efficacy of *Phlebiopsis gigantea* against *Heterobasidion annosum*. – In: Laflamme, G., Berube, J. A., Bussieres, G. (eds.) Root and butt rots of forest trees. Proceedings of the 10th International Conference on Root and Butt Rots, September 16-22, 2001, IUFRO Working Party 7.02.01, Quebec City. Canadian Forest Service, Information Report LAU-X-126, 206–210.
35. Korhonen, K. Holdenrieder, O. (2005). Neue Erkenntnisse über den Wurzelschwamm (*Heterobasidion annosum* s.l.). Forst und Holz 5, 206–211.
36. Korhonen, K., Liponen, K., Bendz, M., Johansson, M., Ryen, I., Venn, K., Seiskari, P., Niemi, M. (1994). Control of *Heterobasidion annosum* by stump treatment with ‘Rotstop’, a new commercial formulation of *Phlebiopsis gigantea*. – In: Johansson, M., Stenlid, J. (eds.) Root and butt rots: proceedings of the IUFRO Working Party S2.06.01, Wik, Sweden and Haikko, Finland, August 9–16, 1993. Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala, Sweden, 675–685.
37. Korhonen, K., Piri, T. (1994). The main hosts and distribution of S and P groups of *Heterobasidion annosum* in Finland. – In: Johansson, M., Stenlid, J. (eds.) Root and butt rots: proceedings of the IUFRO Working Party S2.06.01, Wik, Sweden and Haikko, Finland, August 9–16, 1993. Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala, Sweden, 260–267.
38. Korhonen, K., Stenlid, J. (1998). Biology of *Heterobasidion annosum*. –

- In: Woodward, S., Stenlid, J., Karjalainen, R., Hütermann, A. (eds.) *Heterobasidion annosum*: biology, ecology, impact and control. CAB International, Wallingford, UK, 43–70.
39. Korhonen, K., Capretti, P., Karjalainen, R., Stenlid, J. (1998). Distribution of *Heterobasidion* intersterility groups in Europe. – In: Woodward, S., Stenlid, J., Karjalainen, R., Hütermann, A. (eds.) *Heterobasidion annosum*: biology, ecology, impact and control. CAB International, Wallingford, UK, 93–104.
 40. Korhonen, K., Piri, T. (2003). How to regenerate Norway spruce on sites infested by *Heterobasidion*? – In: Thomsen, I.M. (ed.) Forest health problems in older forest stands. Proceedings of the Nordic/Baltic forest pathology meeting, Denmark, September 2002. Danish Centre for Forest, Landscape and Planning Reports 13, 21–29.
 41. Kuhlman, E.G, Hendrix, F.F. (1964). Infection, growth rate, and competitive ability of *Fomes annosus* in inoculated *Pinus echinata* stumps. *Phytopathology* 54(5), 556–561.
 42. Külle, T., Lõhmus, K. (1999). Influence of cultivation method on root grafting in Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.). *Plant and Soil* 217, 91–100.
 43. La Porta, N., Grillo, R., Ambrosi, P., Korhonen, K. (2001). Stump treatment experiments against *Heterobasidion annosum* in the Italian Alps. – In: Laflamme, G., Berube, J.A., Bussieres, G. (eds.) Root and butt rots of forest trees. Proceedings of the 10th International Conference on Root and Butt Rots, September 16–22, 2001, IUFRO Working Party 7.02.01, Quebec City. Canadian Forest Service, Information Report LAU-X-126, 176–180.
 44. Lindén, M., Vollbrecht, G. (2002). Sensitivity of *Picea abies* to butt rot in pure stands and in mixed stands with *Pinus sylvestris* in Southern Sweden. *Silva Fennica* 36, 767–778.
 45. Lygis, V. (2005). Root rot in north-temperate forest stands: biology, management and communities of associated fungi. Doctor's dissertation. Uppsala: Sveriges lantbruksuniv., Acta Universitatis Agriculturae Sueciae 4.
 46. Mańka, M., Lakomy, P. (1995). Effect of thinning in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) stand growing on former arable land, on suppressiveness of soil to *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref. and *Armillaria obscura* (Schaeff.) Herink. *Phytopathologia Polonica* 9(21), 45–51.

47. Meredith, D.S. (1959) The infection of pine stumps by *Fomes annosus* and other fungi. *Annals of Botany* 23(3), 455–476.
48. Mgbeahuruike, A., Sun, H., Fransson, P., Kasanen, R., Daniel, G., Karlsson, M., Asiegbu, F. (2011). Differential screening of *Phlebiopsis gigantea* isolates for traits associated with biocontrol of the conifer pathogen *Heterobasidion annosum*. *Biological Control* 57(2), 118–129.
49. Mitchelson, K., Korhonen, K. (1998). Diagnosis and differentiation of intersterility groups. – In: Woodward, S., Stenlid, J., Karjalainen, R., Hütermann, A. (eds.) *Heterobasidion annosum*: biology, ecology, impact and control. CAB International, Wallingford, UK, 71–92.
50. Morrison, D.J., Johnson, A.L.S. (1999). Incidence of *Heterobasidion annosum* in precommercial thinning stumps in coastal British Columbia. *European Journal of Forest Pathology* 29, 1–16.
51. Müller, M.M., Heinonen, J., Korhonen, K. (2007). Occurrence of *Heterobasidion* basidiocarps on cull pieces of Norway spruce left on cutting areas and in mature spruce stands. *Forest Pathology* 37, 374–386.
52. Oliva, J., Bendz-Hellgren, M., Stenlid, J. (2011). Spread of *Heterobasidion annosum* s.s. and *Heterobasidion parviporum* in *Picea abies* 15 years after stump inoculation. *FEMS Microbiology Ecology* 75(3), 414–429.
53. Piri, T. (1996). The spreading of the S type of *Heterobasidion annosum* from Norway spruce stumps to the subsequent tree stand. *European Journal of Forest Pathology* 26, 193–204.
54. Piri, T. (2003). Silvicultural control of *Heterobasidion* root rot in Norway spruce forests in southern Finland. Regeneration and vitality fertilization of infected stands (väitöskirja). Metsäntutkimuslaitoksen tiedonantoja – The Finnish Forest Research Institute, Research Papers 898. 64 s. + 4 osajulk.
55. Pratt, J.E. (1998). Economic Appraisal of the Benefits of Control Treatments. – In: Woodward, S., Stenlid, J., Karjalainen, R., Hütermann, A. (eds.) *Heterobasidion annosum*: biology, ecology, impact and control. CAB International, Wallingford, UK, 315–331.
56. Pratt, J.E., Niemi, M., Sierota, Z.H. (2000). Comparison of three products based on *Phlebiopsis gigantea* for the control of *Heterobasidion annosum* in Europe. *Biocontrol Science and Technology* 10(4), 467–477.
57. Redfern, D.B., Stenlid, J. (1998). Spore dispersal and infection. – In:

- Woodward, S., Stenlid, J., Karjalainen, R., Hütermann, A. (eds.) *Heterobasidion annosum*: biology, ecology, impact and control. CAB International, Wallingford, UK, 105–113.
58. Redfern, D.B., Pratt, J.E., Hendry, S.J., Low, J.D. (2010). Development of a policy and strategy for controlling infection by *Heterobasidion annosum* in British forests: a review of supporting research. *Forestry* 83(2), 207–218.
59. Redfern, D.B., Pratt, J.E., Whiteman, A. (1994). Stump treatment against *Heterobasidion annosum*: a re-appraisal. – In: Johansson, M., Stenlid, J. (eds.) *Root and butt rots: proceedings of the IUFRO Working Party S2.06.01*, Wik, Sweden and Haikko, Finland, August 9–16, 1993. Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala, Sweden, 656–661.
60. Rishbeth, J. (1950). Observations on the biology of *Fomes annosus*, with particular reference to East Anglian pine plantations I. The outbreaks of disease and ecological status of fungus. *Annals of Botany* NS 14(55), 365–383.
61. Rishbeth, J. (1951). Observations on the biology of *Fomes annosus*, with particular reference to East Anglian pine plantations II. Spore production, stump infection, and saprophytic activity in stumps. *Annals of Botany* 15(57), 1–21.
62. Rishbeth, J. (1959). Dispersal of *Fomes annosus* Fr. and *Peniophora gigantea* (Fr.) Masee. *Transactions of the British Mycological Society* 42, 243–260.
63. Rishbeth, J. (1961). Inoculation of pine stumps against infection by *Fomes annosus*. *Nature* 191, 826–827.
64. Rosnev, B. (1976). The dynamics of sporulation of *Fomes annosus* (Fr.) Cke in Bulgaria. *Gorskostopanska Nauka* 13, 70–76.
65. Roy, G., Laflamme, G., Bussieres, G., Dessureault, M. (2003). Field tests on biological control of *Heterobasidion annosum* by *Phaeotheca dimorphospora* in comparison with *Phlebiopsis gigantea*. *Forest Pathology* 33, 127–140.
66. Rönnerberg, J. (2000). Logging operation damage to roots of clear-felled *Picea abies* and subsequent spore infection by *Heterobasidion annosum*. *Silva Fennica* 34(1), 29–36.
67. Rönnerberg, J., Petrylaite, E., Nilsson, G., Pratt, J. (2006a). Two studies to assess the risk to *Pinus sylvestris* from *Heterobasidion* spp. in southern

- Sweden. *Scandinavian Journal of Forest Research* 21(5), 405–413.
68. Rönneberg, J., Sidorov, E., Petrylaite, E. (2006b). Efficacy of different concentrations of Rostop[®] and Rostop[®] S and imperfect coverage of Rotstop[®] S against *Heterobasidion* s.l. spore infections on Norway spruce stumps. *Forest Pathology* 36(6), 422–433.
 69. Schubert, M., Fink, S., Schwarze, F.W.M.R. (2008). Field experiments to evaluate the application of *Trichoderma* strain (T-15603.1) for biological control of wood decay fungi in trees. *Arboricultural Journal* 31, 249–268.
 70. Schütt, P., Schuck, H.J. in cooperation with Lautenschlager, K., Prestle, W., Stimm, B. (1979). *Fomes annosus* sporocarps – their abundance on decayed logs left in the forest. *European Journal of Forest Pathology* 9, 57–61.
 71. Sierota, Z.H. (2001). Costs and effects of biological control of root rot in Poland. – In: Laflamme, G., Berube, J.A., Bussières, G. (eds.) *Root and butt rots of forest trees. Proceedings of the 10th International Conference on Root and Butt Rots, September 16–22, 2001, IUFRO Working Party 7.02.01, Quebec City. Canadian Forest Service, Information Report LAU-X-126, 194–196.*
 72. Sierota, Z., Kwasna, H. (1998). Changes in fungal communities in abandoned farmland soil enriched with pine sawdust. *Folia Forestalia Polonica / A-Forestry* 40, 85–94.
 73. Skrzecz, I. (1996). Impact of *Phlebia gigantea* (Fr.:Fr) Donk on the colonization of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) stumps by the large pine weevil (*Hylobius abietis* L.). *Folia Forestalia Polonica / A-Forestry* 38, 89–101.
 74. Stenlid, J. (1985). Population structure of *Heterobasidion annosum* as determined by somatic incompatibility, sexual incompatibility, and isoenzyme patterns. *Canadian Journal of Botany* 63, 2268–2273.
 75. Stenlid, J. (1994). Regional differentiation in *Heterobasidion annosum*. – In: Johansson, M., Stenlid, J. (eds.). *Root and butt rots: proceedings of the IUFRO Working Party S2.06.01, Wik, Sweden and Haikko, Finland, August 9–16, 1993. Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala, Sweden, 243–248.*
 76. Stenlid, J., Redfern, D.B. (1998). Spread within the tree and stand. – In: Woodward, S., Stenlid, J., Karjalainen, R., Hütermann, A. (eds.) *Heterobasidion annosum: biology, ecology, impact and control. CAB*

- International, Wallingford, UK, 125–141.
77. Stivriņa, B., Kenigsvalde, K., Gaitnieks, T. (2010). Lielu dimensiju ciršanas atlieku ietekme uz *Heterobasidion* spp. infekcijas izplatību. *Mežzinātne* 22(55), 88–102.
 78. Sun, H., Korhonen, K., Hantula, J., Kasanen, R. (2009). Variation in properties of *Phlebiopsis gigantea* related to biocontrol against infection by *Heterobasidion* spp. in Norway spruce stumps. *Forest Pathology* 39, 133–144.
 79. Shaw, C.G. III, Kile, G.A. (1991). *Armillaria* root disease. Agriculture Handbook No. 691, Forest Service United States Department of Agriculture, Washington, D.C., xi + 239 pp.
 80. Thomsen, I.M. (2001). Effect of stump treatment on transfer of *Heterobasidion annosum* root rot in Norway spruce. – In: Laflamme, G., Berube, J.A., Bussieres, G. (eds.) Root and butt rots of forest trees. Proceedings of the 10th International Conference on Root and Butt Rots, September 16–22, 2001, IUFRO Working Party 7.02.01, Quebec City. Canadian Forest Service, Information Report LAU-X-126, 160–169.
 81. Thor, M. (2001). Operational stump treatment against *Heterobasidion annosum* in European forestry – current situation. – In: Laflamme, G., Berube, J.A., Bussieres, G. (eds.) Root and butt rots of forest trees. Proceedings of the 10th International Conference on Root and Butt Rots, September 16–22, 2001, IUFRO Working Party 7.02.01, Quebec City. Canadian Forest Service, Information Report LAU-X-126, 170–175.
 82. Thor, M. (2005). *Heterobasidion* root rot in Norway spruce: Modelling incidence, control efficacy and economic consequences in Swedish forestry. Doctor's dissertation, Uppsala: Sveriges lantbruksuniv., Acta Universitatis Agriculturae Sueciae, 5.
 83. Thor, M., Arlinger, J., Stenlid, J. (2006). *Heterobasidion annosum* root rot in *Picea abies*: Modelling economic outcomes of stump treatment in Scandinavian coniferous forests. *Scandinavian Journal of Forest Research* 21(5), 414–423.
 84. Thor, M., Stenlid, J. (2005). *Heterobasidion annosum* infection of *Picea abies* following manual or mechanized stump treatment. *Scandinavian Journal of Forest Research* 20(2), 154–164.
 85. Tubby, K.V., Scott, D., Webber, J.F. (2008). Relationship between

- stump treatment coverage using the biological control product PG Suspension, and control of *Heterobasidion annosum* on Corsican pine, *Pinus nigra* ssp. *laricio*. Forest Pathology 38, 37–46.
86. Vainio, E.J., Lipponen, K., Hantula, J. (2001). Persistence of a biocontrol strain of *Phlebiopsis gigantea* in conifer stumps and its effects on within-species genetic diversity. Forest Pathology 31(5), 285–295.
 87. Vasaitis, R., Stenlid, J., Thomsen, I.M., Barklund, P., Dahlberg, A. (2008). Stump removal to control root rot in forest stands. A literature study. Silva Fennica 42(3), 457–483.
 88. Vasiliauskas, R. (1998). Ecology of fungi colonizing wounds of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.), with special emphasis on *Stereum sanguinolentum* (Alb. & Schw.:Fr.) Fr. Acta Universitatis Agriculturae Sueciae. Silvestria, 79. Swedish University of Agricultural Science, Uppsala, Sweden.
 89. Vasiliauskas, R., Larsson, E., Larsson, K.H., Stenlid, J. (2005a). Persistence and long-term impact of Rotstop biological control agent on mycodiversity in *Picea abies* stumps. Biological Control 32(2), 295–304.
 90. Vasiliauskas, R., Lygis, V., Larsson, K.H., Stenlid, J. (2005b). Airborne fungal colonisation of coarse woody debris in North Temperate *Picea abies* forest: impact of season and local spatial scale. Mycological Research 109(4), 487–496.
 91. Vasiliauskas, R., Lygis, V., Thor, M., Stenlid, J. (2004). Impact of biological (Rotstop) and chemical (urea) treatments on fungal community structure in freshly cut *Picea abies* stumps. Biological Control 31(3), 405–413.
 92. Vasiliauskas, R., Stenlid, J. (1998). Spread of S and P group isolates of *Heterobasidion annosum* within and among *Picea abies* trees in central Lithuania. Canadian Journal of Forest Research 28, 961–966.
 93. Vollbrecht, G., Gemmel, P., Pettersson, N. (1995a). The effect of Precommercial Thinning on the Incidence of *Heterobasidion annosum* in Planted *Picea abies*. Scandinavian Journal of Forest Research 10(1–4), 37–41.
 94. Vollbrecht, G., Johansson, U., Eriksson, H., Stenlid, J. (1995b). Butt rot incidence, yield and growth pattern in a tree species experiment in southwestern Sweden. Forest Ecology and Management 76, 87–93.

95. Westlund, A., Nohrstedt, H.Ö. (2000). Effects of stump-treatment substances for root-rot control on some ground-vegetation species and soil properties in a *Picea abies* forest in Sweden. *Scandinavian Journal of Forest Research* 15, 550–560.
96. Woodward, S., Stenlid, J., Karjalainen, R., Hütermann, A. (1998). *Heterobasidion annosum*: biology, ecology, impact and control. CAB International, Wallingford, UK, 589 pp.
97. Zycha, H. (1970). *Armillaria mellea* as a cause of butt rot in Norway Spruce. / Hallimasch (*Armillaria mellea* (Vahl ex Fr.) Kumm.) als Kernfäule-Erreger an Fichte (*Picea abies* Karst.). *Forstwiss. Centralbl.* 89, 129–135.
98. Василяускас, А. (1989). Корневая губка и устойчивость экосистем хвойных лесов. Вильнюс, 175 с.
99. Волченкова, Г.А., Звягинцев, В.Б., Савицкий, А.В. (2013). Скрининг штаммов *Phlebiopsis gigantea* (Fr.) Jülich по приживаемости на пнях сосны после рубок ухода. Труды БГТУ 2013. №1: Лесное хозяйство. – с. 219–222.
100. Негруцкий, С.Ф. (1986). Корневая губка. – М.: Агропромиздат, 196 с.

SUMMARY

FOREST SCIENCE AS A SOURCE OF NEW KNOWLEDGE FOR THE LATVIAN FORESTRY

Forest science has now become an inseparable part of the forest sector, involving both the entities concerned with forest ecosystem management and a variety of stakeholders, who use the products, services and benefits provided by forest. In forest science the number of researchers in classical forestry is decreasing, with that of other branches of knowledge increasing. Integrated interdisciplinary research in the field of forestry, which is typical for the modern times, requires also the expertise in molecular biology, microbiology, geography, botany, zoology, environmental sciences, mathematics, chemistry, engineering, and other fields. It is the forest that puts together otherwise dissimilar branches of science for a common goal of generating new knowledge for the forest sector needs.

Within the framework of the national research programmes launched in 2006 the forest scientists decided to take up in-depth research on grey alder (*Alnus incana*), one of the Latvia's six commercially important tree species. During a period of four years the researchers of the Latvian State Forest Research Institute „Silava”, the Latvian State Wood Chemistry Institute and the Latvian Agricultural University in a joint effort investigated grey alder, covering such aspects as the prospects for its cultivation and the utilization in wood processing and woodworking industries. In 2010, when attempting to formulate the tasks for a new four-year research programme NATRES, the forest sector's interests and needs were so manifold and varied that it was difficult to identify a

unifying element or a keyword for the related research work. That is why the contribution of the Latvian State Forest Research Institute „Silava” to the above programme was as a separate longer-term (four years) research consortium with an overall goal to develop and offer to the country’s forest sector new knowledge and novel technologies. Because of limited funds a number of research directions of the institute remained outside the programme, including also various topics suggested by the forest sector stakeholders.

The title of the given monograph “*Četri mežzinātņu motīvi*” (Four motives of forest science) reflects the above considerations. It refers to four ways of solving the problems essential to the forest science, which for a person unconcerned may seem detached. Still, each problem to be dealt with makes a part and parcel of what we call sustainable and long term management of wood resources. On a global scale the wood resources of Latvia are small – 647 million m³ only, yet important for the nation. According to the National Forest Monitoring data tree- or shrub-covered lands (woodlands, bogs, scrub, farmlands and abandoned farmlands), including forest infrastructure objects, account for 57% of the country’s land area. Four motives of forest science imply not only more accurate methods of wood resources assessment and development forecasts, but also offer unconventional methods for managing birch stands following the natural succession of trees and the emergence of spruce forests in the hemi-boreal forest zone. Research results in forest genetics offer new knowledge and experience in forest tree breeding. It means that we are in a position to establish ever more valuable forests for cultivation over the ensuing rotation cycles. Research in forest phytopathology provides possibilities for reducing the losses caused by root rot in managed forest ecosystems.

Site index is one of the major indices describing the potential productivity of a tree stand. Historically, the site index was determined following the standing volume, the mean increment, and other stand parameters. Today, in the majority of countries where forestry is an important branch of economy, the forest productivity is determined following the height and age of a tree stand. In Latvia, we still use the site index scale for high forest and coppice growth worked out by professor

M. Orlov in 1931. According to this scale, the tree stands following the mean height fall into seven site classes (five basic classes) with additional classes for describing especially productive and also low productivity stands, Ia and Va, respectively. However, soon after developing this system of indexing tree stands it was clear that it disregarded the actual course of stand growth. The forest management activities (thinnings, for instance) affect the tree mean height. Furthermore, the tree growth may differ from region to region. In Latvia the tables for normal stand growth were worked out in 1924 with improvements introduced later on. The site index scale, based on the dendrometric measurement data, was made following the top height for pine, spruce, birch, aspen, and grey alder at a predetermined age; the said index is less affected by management activities. However, when evaluating the methodological principles the site index scale is based on, already at the time of developing the indexing system it was clear that it was anamorphic, i. e. evenly proportional at any age of the tree stand. Actually, the course of tree growth is polymorphic, i. e. for more productive stands (higher site index) the asymptote for top height sets in before that of less productive stands (lower site index), which may result in inaccurate long-term forecasts. That is why one of the tasks of the NATRES programme was to work out new site indexing scales for pine, spruce, birch, and aspen so as to exclude inaccuracies. For this purpose in the woodlands of the Forest Research Station chosen were 35 stands of the species to be studied (pine, birch, spruce, aspen). In each stand at least two circular 500 m² sample plots were established (their total number 280) with the sample trees felled down for analyses.

Normally, the cutovers, as well as abandoned farmlands, are naturally taken over by a mix of tree species. When the emerging stand is kept mixed, we usually get birch-dominated stands with spruce in the understory, where its growth is stunted – about 2 m³ ha⁻¹ yr. Similar stands may be regarded as both a manifestation of forest self-preservation and a loss to forest managers because of no timely thinnings.

The total stock volume in mixed composition birch stands with spruce in the understory is usually higher than in pure stands of birch with no spruce. Still, the competition between the tree species may reduce the

productivity of birch by 15-25%, or it may be the opposite – the volume of birch and its current annual increment may reduce the current increment of spruce. In sample plots the competition between the two species is evaluated.

In the eight forest districts of the state joint stock company “*Latvijas valsts meži*” there are about 1,000 compartments of pure stands of birch with spruce in the understory. This brings up the question what to do about it. The previous experience in solving the conflict between two species is related by A. Zviedris in his monographs “*Egle un egļu meži Latvijas PSR*” (Spruce and spruce forests in Latvia, 1960) and „*Kopšanas cirtes Latvijas PSR mežos*” (Thinnings in Latvian forests, 1961). The author points out that it is impossible to convert birch stands with spruce in the understory into pure stands of spruce simply by thinning the birch stand. In such a situation a highly productive pure stand of spruce will develop only after thinning out all birches. The same has been observed by other researchers too, yet in the past decades no substantial research has been done in this respect.

Birch promptly appears in undrained waterlogged forests as soon as the flow of water is activated. In conifer stands the presence of birch, which excellently transpires moisture, is essential for the survival of forest ecosystem as such. That is why in undrained wetland forests there is no point in removing birch from mixed stands, when attempting to convert it into a pure stand of conifers. Ditching waterlogged forest areas activates the flow of water and improves soil aeration, substantially speeding up the growth of conifer species and altering the stand’s structure. Most often it manifests itself as a rapid emergence of spruce in the stand composition, with the admixture of birch now hindering the stand growth.

Pure stands of birch with spruce in the understory are normally considered a conflict situation, which cannot be solved by thinnings. Still, forest manager has an option of transforming the mixed stand into a pure stand of spruce by completely removing birch from it. So far inadequately studied is this peculiar stand type with birch as the dominant species and spruce in the understory, which is typical for highly productive site types. Concern of the Latvian birch plywood manufacturers about a possible raw material shortage for this industry (it needs birch logs of the diameter above 16 cm) has been an additional stimulus to investigate this problem.

The research goal is to identify the nature's ways in forming mixed birch-spruce stands with spruce in the understory and work out the theoretical basis for the related management methods, which would allow obtaining also birch assortments while converting a mixed birch-spruce stand into a highly productive pure stand of spruce. The research task was to work out a mathematical model for predicting, with the perspective of 20 years, the stock volume of the pure stand of spruce after removing birch. The compartment descriptions found in the State Register of Forests for the mixed birch-spruce stands of the DBH above 16cm were used for analysing the interdependence between stand parameters. The data were summed up for four regions, corresponding to the Ziemeļlatgale, Dienvidkurzeme, Rietumvidzeme, and Vidusdaugava forest districts of the state joint stock company "*Latvijas valsts meži*", including the respective regions of scientific research forests of the Forest Research Station. The field data collected in 60 permanent sample sites were used for working out the forecasting model.

Conventional practices in forest tree breeding and phenotypic evaluation of results is a time consuming process. By using DNA markers it is possible to speed up this process and make it more accurate. Tree seed orchard genotyping is necessary for identifying and confirming clonal identity and for seed orchard certification so as to ensure that the genetic diversity within breeding programmes is not significantly reduced compared to that of natural self-seeding stands. Seed orchard clone and ramet identification is essential for designing controlled pollinations. The analyses of genetic resources by DNA markers may be used for clarifying the origin and genetic structure of natural stands and identifying interspecies hybrids. By this method it is possible to ascertain whether the genetic diversity of the stands and trees designated as genetic resources is representative of regular stands throughout the country.

The goal of the above research effort was to analyse and describe, by using DNA markers, the forest genetic resources of Latvia and the material included in breeding programmes. This would help to confirm clonal identity within established seed orchards and to compare genetic diversity within forest genetic resources to the overall genetic diversity of Latvian forests. For the needs of current and future research, the data of

tree genetic analyses will be available in a unified database. That is why it was envisaged to analyse, by using DNA markers, the seed orchard clones and other forest genetic resources so as to obtain the reference information needed for identifying highly valuable genetic material. DNA markers have also been utilised for analysing the genetic structure of progeny families in order to identify their genetic value, as well as to create a database of Latvian forest tree genetic resources.

About 22% of trees in mature spruce stands of Latvia are infected by root and butt rot, caused mainly by the polypore *Heterobasidion annosum* s.l. The rot may rise up to 10 m in spruce stem. Economical losses caused by root rot of spruce to Latvian forestry are estimated at EUR 800 – 4,790 ha⁻¹ during rotation time.

H. annosum spreads by spores which infect fresh conifer stumps, and by fungal mycelium that grows through root contacts from infected roots to neighbouring healthy trees. To limit the spread of *H. annosum* on heavily infected sites it is advisable to remove spruce stumps after cutting, or regenerate the site with broadleaved trees. In Latvia, no *H. annosum* has so far been found on grey and common alder and rarely on pure stands of other broadleaved trees. Stump removal not only decreases the infection rate but also yields an additional amount of energy wood.

In infection-free stands, an efficient way of controlling *Heterobasidion* root rot is the treatment of fresh conifer stumps by biological preparations containing spores of the fungus *Phlebiopsis gigantea*. The result of a successful stump treatment is that *P. gigantea* quickly colonizes upper parts of the stump, restricting the spore infection by *H. annosum*. Since 2008, the biological control agent Rotstop, made in Finland, is used in Latvia for stump treatment in thinnings of spruce and pine. Rotstop contains spores of only one *P. gigantea* genotype. However, long term use of one *P. gigantea* genotype in stump treatment may affect the local populations of this fungus, as well as the biodiversity of other fungi.

Since 2005, the Latvian State Forest Research Institute „Silava” has been investigating the possibility of finding *P. gigantea* isolates of Latvian origin, to use them for stump treatment in conifer stands. The main task

in this project was to obtain *P. gigantea* isolates from spruce and pine wood, to evaluate their spore production in laboratory conditions, and to analyse their growth rates in spruce wood. These properties were compared with those of the Rotstop isolate. The isolates which showed best qualities *in vitro* were subjected to field tests where their efficiency against stump infection by *H. annosum* was analyzed. In addition, the efficiency of isolate mixtures of *P. gigantea* was tested and compared with the efficiency of single component isolates.

The given monograph includes original papers on four-year research results, prepared by the leaders of four research topics, which were included in the NATRES national research programme. We hope that every specialist working in the field of forestry will find this monograph useful for raising the level of knowledge and strengthening the vocational self-esteem of forestry professionals. The authors feel indebted to the Ministry of Education and Science and the Ministry of Agriculture for a possibility to work on this long-term research programme. Special thanks to the managers and employees of the Forest Research Station and the state joint stock company "Latvijas valsts meži" for personal contribution in finding and establishing the objects needed for this research.

Jurgis Jansons, Dr. silv.
*Coordinator within the framework of the national
research programme NATRES of the project
"Development of innovative forest cultivation technologies
for increasing the productivity and strengthening
the competitiveness of forestry production"*

