



LATVIJAS LAUKSAIMNIECĪBAS UNIVERSITĀTE
LATVIAN UNIVERSITY OF AGRICULTURE

LVMI „SILAVA”
LFRI „SILAVA”

Mg. silv. Āris Jansons

**PARASTĀS PRIEDES (*PINUS SYLVESTRIS* L.)
SELEKCIJAS TEORĒTISKIE PAMATI UN ATTĪSTĪBAS
PERSPEKTĪVAS LATVIJĀ**

**THEORETICAL BASIS AND PERSPECTIVES OF SCOTS PINE
(*PINUS SYLVESTRIS* L.) BREEDING IN LATVIA**

PROMOCIJAS DARBA KOPSAVILKUMS

Dr. silv. zinātniskā grāda iegūšanai

SUMMARY OF ACADEMIC DISSERTATION

for acquiring the Doctor's degree of Forest sciences

JELGAVA 2008



Promocijas darba zinātniskais vadītājs:
Supervisor:

Andrejs Dreimanis
prof., *Dr. silv.*

Konsultanti:
Consultants:

Dr. Matti Haapanen
Dr. Johan Westin

Darbs izstrādāts Latvijas Valsts Mežzinātnes institūtā „Silava”
Research was carried out in Latvian State Forest Research Institute „Silava”

Oficiālie recenzenti / Official reviewers

- prof., Dr. habil. silv. **Pēteris Zālītis** – Latvijas Valsts Mežzinātnes institūts “Silava”, vadošais pētnieks, Latvija. / Latvian State Forest Research Institute “Silava”, senior research scientist, Latvia.
- prof., Dr. habil. biol. **Īzaks Rašals** – Latvijas Universitāte, Bioloģijas fakultāte, Molekulārās bioloģijas katedra, Latvija / Department of Molecular Biology, Biology Faculty, University of Latvia, Latvia.
- doc., Dr. **Darius Danusevičius** – Lietuvas Mežzinātnes institūts, vadošais pētnieks, Lietuva. / Lithuanian Forest Research Institute, senior research scientist, Lithuania.

Darba izstrāde veikta ar ESF grantu atbalstu.
Doctoral thesis has been worked out by financial support of ESF



Promocijas darba aizstāvēšana notiks LLU Mežzinātņu un Materiālzinātņu nozares promocijas padomes atklātā sēdē 2008. gada 12. decembrī plkst. 14.00 Jelgavā, Dobeles ielā 41, sēžu zālē.

To be presented for public criticism in an open session of the Promotion Council of Forest Sciences and Material Sciences of Latvian University of Agriculture held on December 12, 2008 at 14 o'clock in LUA Department of Wood Processing, Jelgava, Dobeles street 41.

Ar promocijas darbu un kopsavilkumu var iepazīties LLU Fundamentālajā bibliotēkā, Lielā iela 2, Jelgava, LV-3001 vai <http://llufb.llu.lv/llu-theses.htm>.

Atsauksmes sūtīt LLU Mežzinātņu un Materiālzinātņu nozares promocijas padomes sekretāram, LLU Meža fakultātes profesoram *Dr. sc. ing. A. Drēskam* Akadēmijas ielā 11, Jelgava, LV-3001, Latvija vai mfdek@llu.lv

The thesis and resume are available at the Fundamental Library of Latvian University of Agriculture, Lielā iela 2, Jelgava, LV-3001 or <http://llufb.llu.lv/llu-theses.htm>

References are welcome to be sent to professor *Dr. sc. ing. A. Drēska*, the Secretary of the Promotion Council of Forest Sciences and Material Sciences of Latvian University of Agriculture Akadēmijas ielā 11, Jelgava, LV-3001, Latvia or mfdek@llu.lv

SATURS / TABLE OF CONTENT

1. DARBA VISPĀRĒJS RAKSTUROJUMS	4
TĒMAS AKTUALITĀTE	4
PĒTĪJUMA MĒRĶIS	5
PĒTNIECISKIE UZDEVUMI	5
ZINĀTNISKĀ NOVITĀTE	5
PRAKTISKĀ NOZĪME	5
PROMOCIJAS DARBA STRUKTŪRA UN APJOMS	6
ZINĀTNISKĀ DARBA APROBĀCIJA	6
2. PĒTĪJUMA MATERIĀLS UN METODIKA	8
3. REZULTĀTI	11
3.1. ATLASES KRITĒRIJI.....	11
3.2. GENOTIPA-VIDES MIJEDARBĪBA	16
3.3. EKONOMISKAIS VĒRTĒJUMS	22
SECINĀJUMI UN IETEIKUMI PRAKSEI	28
1. GENERAL DESCRIPTION	30
TOPICALITY OF THE THEME.....	30
AIM OF THE THESIS	31
RESEARCH OBJECTIVES	31
SCIENTIFIC NOVELTY	31
PRACTICAL SIGNIFICANCE.....	31
STRUCTURE AND COVERAGE OF THESIS	32
APPROBATION OF RESEARCH RESULTS	32
2. MATERIAL AND METHODS	32
3. RESULTS	35
3.1. SELECTION CRITERIA.....	35
3.2. GENOTYPE-ENVIRONMENT INTERACTION.....	39
3.3. ECONOMIC EVALUATION	42
CONCLUSIONS AND PROPOSALS	45

1. DARBA VISPĀRĒJS RAKSTUROJUMS

Tēmas aktualitāte

Iepriekšējā priedes selekcijas posmā veikta pluskoku atlase, ierīkotas sēkļu plantācijas un iedzimtības pārbažu stādījumi. Šī posma rezultāti nodrošina selekcijas materiāla un informācijas bāzi darba turpināšanai, vienlaikus demonstrējot ilgo laika periodu no selekcijas cikla sākuma līdz iespējai tā rezultātus realizēt praksē – ražojošām sēkļu plantācijām. Tādēļ ir aktuāli uzsākt nākamo selekcijas ciklu, lai nodrošinātu augstākas ģenētiskā uzlabojuma pakāpes klonu pieejamību jaunu sēkļu plantāciju ierīkošanai tad, kad būs nepieciešams aizstāt šobrīd ražojošās. Skandināvijā, kur meža sektora nozīme ir īpaši svarīga tās valstu (Zviedrijas, Somijas) ekonomikā, jau uzsākts 2. selekcijas cikls. Svarīgi šos darbus uzsākt arī Latvijā, lai nākotnē nezaudētu konkurētspēju stādāmā materiāla tirgū – varētu piedāvāt atbilstoša ģenētiskā uzlabojuma pakāpes stādus – kā arī ilgtermiņā nodrošinātu koksnes resursu palielināšanos. Koksnes resursu nodrošināšanā nākotnē selekcijas darba loma tikai pieaugs. Minētais secinājums saistīts ar vispārējām tendencēm – palielinoties cilvēku skaitam pieaug patērētās koksnes apjoms, kā arī vienlaikus palielinās rekreācijai un dabas aizsardzībai atvēlētās platības un samazinās koksnes ražošanai atvēlētās.

Nākamajam selekcijas ciklam materiālu jāizvēlas, analizējot 21-36 gadus vecus iedzimtības pārbažu stādījumus, kas ierīkoti ar augtu sākotnējo biežumu, tātad tajos ir augsta koku savstarpējā konkurence un zema saglabāšanās. Līdz ar to ir aktuāli izstrādāt pamatotos atlasē kritērijus brīvapputes pēcnācēju ģimeņu ranžēšanai šajos stādījumos. Pēc atlasītā augstvērtīgākā materiāla kontrolētās krustošanas nepieciešama iedzimtības pārbažu stādījumus ierīkošana, kas ir darbietilpīgs un dārgs process. Nosakāms arī optimālais iedzimtības pārbažu stādījumu vietu skaits, kas nodrošina iespēju atlasīt gan specifiskiem apstākļiem, gan plašai klimatisko un augsnes apstākļu variācijai piemērotus kokus.

Globālo klimata izmaiņu kontekstā jāņem vērā, ka tikai aktīvs selekcijas darbs nodrošina iespēju atlasīt materiālu ar: 1) augstāku izturību pret sagaidāmajiem, produktivitāti nelabvēlīgi ietekmējošajiem, faktoriem (piemēram, sausumu); 2) augstākām adaptācijas spējām dažādos, saskaņā ar klimata scenārijiem sagaidāmos, apstākļos. Tādējādi iespējams nodrošināt augstu mākslīgi atjaunotu mežaudžu produktivitāti arī nākotnē.

Selekcijas cikla izpildei nepieciešami ilgstoši un ievērojami finansiālie ieguldījumi. Turklāt maksimālo atdevi (augstu selekcijas efektu īsā laika posmā) iespējams sasniegt tikai tad, ja tiek nodrošināta visu nepieciešamo pasākumu plānveidīga izpilde. Tādēļ vēl pirms nākamā selekcijas cikla uzsākšanas no ekonomiskā viedokļa aktuāli ir salīdzināt atšķirīgas tā izpildes alternatīvas, izvēloties piemērotāko, kā arī definēt turpmākos pētniecības virzienus ekonomiskās efektivitātes paaugstināšanai.

Pētījuma mērķis

Izvērtēt un rekomendēt metodes precīzai un ekonomiski izdevīgai parastās priedes nākamā selekcijas cikla izpildei Latvijā.

Pētnieciskie uzdevumi

1. Noteikt kritērijus koku produktivitātes un kvalitātes novērtējumam, veicot labāko ģimeņu atlasī selekcijas darba turpināšanai.
2. Noteikt nepieciešamo eksperimentu vietu skaitu precīzai ģenētisko parametru novērtēšanai un konkrētam reģionam piemērotāko ģimeņu atasei.
3. Novērtēt selekcijas darba ekonomisko efektivitāti un rekomendēt ekonomiski izdevīgāko selekcijas alternatīvu nākamā selekcijas cikla izpildei.

Zinātniskā novitāte

Līdz šim nav publicēti dati par tik liela skaita kvantitatīvi uzmērītu zarojumu raksturojošo pazīmju ģenētisko parametru vērtībām, kuras kompleksi analizētas vairākos relatīvi vecos (vidēji 30 gadi) iedzimtības pārbaūžu stādījumos. Jauna informācija ir dati par genotipa-vides mijiedarbības ietekmi uz kvantitatīvi vērtētām (uzmērītām) zarojumu raksturojošām pazīmēm šāda vecuma priedes iedzimtības pārbaūžu stādījumos. Priedes selekcijas ekonomiskā analīze veikta Somijā (Ahtikoski, 2000), taču tajā nav iekļauts atšķirīgu selekcijas darbu izpildes alternatīvu salīdzinājums.

Latvijā līdz šim nav veikta kompleksa visu priedes pluskoku un kvalitatīvu audžu koku brīvapputes pēcnācēju ģimeņu analīze, ar ģenētisko parametru vērtībām un ģenētiskajām korelācijām pamatojot atlasē pazīmju izvēli, kā arī atlasē veidu, kvalitatīva un produktīva materiāla izvēlei nākamajam selekcijas ciklam un sēkļu plantācijām. Latvijā līdz šim nav veikta arī genotipa-vides mijiedarbības rādītāju analīze, novērtējot nepieciešamo pēcnācēju pārbaūžu eksperimentu skaitu. Šī pētījuma ietvaros pirmo reizi Latvijā veikta ekonomiskā analīze, vienotā sistēmā ietverot selekcijas darbu, sēkļu plantāciju ierīkošanu, apsaimniekošanu, kā arī gala produktu – mežaūdi, ar mērķi savstarpēji salīdzināt dažādas selekcijas alternatīvas un rekomendēt izdevīgāko nākamā selekcijas cikla izpildei.

Praktiskā nozīme

Promocijas darbā izklāstītās atziņas tiks izmantotas selekcijas programmas izstrādei a/s „Latvijas valsts meži” vajadzībām, nodrošinot augstāka ģenētiskā uzlabojuma pakāpes meža reproduktīvā materiāla pieejamību un reizē ar to – meža kapitāla vērtības paaugstināšanu.

Promocijas darba struktūra un apjoms

Promocijas darba **pirmajā** nodaļā galvenokārt apkopotas teorētiskās atziņas, kas vitāli svarīgas selekcijas cikla izpildes plānošanai. Ietverti galvenokārt tie aspekti, par kuriem nav iespējams iegūt empīrisku informāciju no Latvijas parastās priedes iedzimtības pārbaužu stādījumiem. Pirmajā apakšnodaļā raksturots pieejamais materiāls nākamā selekcijas cikla uzsākšanai; otrajā – analizētas iespējamās selekcijas shēmas kontekstā ar to pielietojumu citās valstīs; trešajā – pamatots nepieciešamais koku skaits selekcijas populācijā; ceturtajā – veikts salīdzinājums starp krustošanas shēmām un atlasēs metodēm, izvēloties Latvijas situācijai piemērotāko un rekomendējot tās izmantošanu; piektajā – analizēti ar pēcnācēju pārbaužu ierīkošanu saistītie aspekti; sestajā – novērtēts atlasēs laiks, rekomendējot optimālo priecēi Latvijā; septītajā – analizēts selekcijas indekss, norādot uz nepieciešamajiem papildinājumiem atlasēs pazīmju izvēlē.

Otrajā nodaļā detalizēti aprakstīts pētījumiem izmantotais materiāls, lauku darbu un kamerālo darbu metodika.

Trešajā nodaļā atspoguļoti analīzes rezultāti. Pirmajā apakšnodaļā, analizējot produktivitāti un kvalitāti raksturojošo pazīmju ģenētisko parametru vērtības un to korelācijas, rekomendēti atlasēs kritēriji augstvērtīgākā materiāla izvēlei otrajam selekcijas ciklam. Otrajā apakšnodaļā analizēti genotipa-vides mijiedarbību raksturojošie rādītāji, kā arī no viena vai vairāku eksperimentu kompleksas analīzes iegūtās ģenētisko parametru vērtības, rekomendējot nepieciešamo pēcnācēju pārbaužu vietu skaitu. Trešajā apakšnodaļā veikta teorētisko un empīrisku atziņu apkopošana, plānojot nākamā selekcijas cikla izpildes alternatīvas un vērtējot selekcijas darba ekonomiskos aspektus.

Promocijas darba apjomu veido ir 110 lappuses; informācija apkopota 22 tabulās un 26 attēlos; izmantoti 270 literatūras avoti.

Zinātniskā darba aprobācija

Pētījuma rezultāti apkopoti 8 publikācijās, no kurām 4 ievietotas starptautiskos un 4 vietējos zinātniskajos izdevumos.

1. Baumanis, I, Jansons, Ā. (2004) Priežu klonu hibrīdo pēcnācēju novērtējums. *Mežzinātne*, Nr. 14, 28.-37. lpp.
2. Jansons, Ā. (2005) Distinguish between the effect of of seed material and forest type on Scots pine stand productivity. In: *Proceeding of international scientific conference Research for Rural Development 2005*, 17-20 of May LLU, Jelgava, Latvija, pp. 227-233.
3. Janons Ā. (2005) Scots Pine Breeding Strategy in Latvia: abstract. In: Status, monitoring and targets for breeding programs: *Proceeding of the meeting of Nordic tree breeders and forest geneticists, 2005*, 13-15 of September, Syktyivkar, Russia., pp. 104.

4. Jansons, Ā., Baumanis, I., Dreimanis, A., Gailis, A. (2006) Variability and Genetic Determination of Scots Pine Quantitative Traits at the Age of 32 Years. In: *Proceeding of international scientific conference Research for Rural Development 2006*, LLU, 17-20 of May, Jelgava, Latvia, pp. 289-295.
5. Jansons Ā. (2006) Augstumliknes izmantošana parastās priedes pēcnācēju pārbaudes stādījumos, *Mežzinātne*, Nr. 16, 91. – 101. lpp.
6. Jansons, Ā., Džeriņš, A. (2008) Parastās priedes (*Pinus sylvestris* L.) fenotipiskie parametri atkarībā no audzes biežuma juvenīlā vecumā. *LLU Raksti*, Nr. 20, 66.-75.lpp.
7. Jansons, Ā., Baumanis, I., Haapanen, M. (2008) Klonu atlase parastās priedes 2. kārtas plantācijai Kurzemes zonai un sagaidāmais ģenētiskais ieguvums. *Mežzinātne*, Nr. 17, 88.-116. lpp.
8. Jansons, Ā. (2008) Genotype-environment interaction in Latvian Scots pine growth and quality traits and its impact to progeny testing (akceptēts publicēšanai starptautiskās zinātniskās konferences „*Research for Rural Development 2008*” rakstu krājumā).

Pētījuma rezultāti apkopoti 3 zinātnisko projektu pārskatos, kā arī prezentēti 6 starptautiskajās un 2 vietējās zinātniskajās konferencēs.

1. 17.-20.05.2005., LLU, Jelgava, Latvija. Referāts: „Distinguish between the effect of of seed material and forest type on Scots pine stand productivity” starptautiskā konferencē „*Research for Rural Development 2005*”.
2. 13.-15.09.2005. Siktivkara, Krievija. Stenda referāts: „Scots Pine Breeding Strategy in Latvia” starptautiskā konferencē „*Status, monitoring and targets for breeding programs*”.
3. 16.03.2006. LLU, Jelgava, Latvija. Referāts: „Parastās priedes mežsaimnieciski nozīmīgo pazīmju variācija un ģenētiskā nosacītība 15 gadu vecumā” LLU Meža fakultātes zinātniski praktiskajā konferencē „*Zinātne un prakse nozares attīstībai*”.
4. 06.-10.04.2006. Brno, Čehijā. Stenda referāts: „Improvement of Scots Pine (*Pinus sylvestris* L.) in Latvia” starptautiskā mežsaimniecības izstādē „*Silva Regina*”.
5. 17.-20.05. 2006. LLU, Jelgava, Latvija. Referāts „Variability and Genetic Determination of Scots Pine Quantitative Traits at the Age of 32 Years” starptautiskā konferencē „*Research for Rural Development 2006*”.
6. 26.-28.09.2007. Umeå, Zviedrija. Stenda referāts: „Pollen contamination effect on growth of Scots pine clone progenies” starptautiskā konferencē “*Seed Orchard Conference*”.
7. 16.-17.04.2008. LLU, Jelgava. Referāts „Priedes zarojuma kvalitātes uzlabošana selekcijas procesā” LLU Meža fakultātes zinātniski praktiskajā konferencē „*Zinātne un prakse nozares attīstībai*”.
8. 21.-23.05.2008. LLU, Jelgava, Latvija. Referāts: “Genotype-environment interaction in Latvian Scots pine growth and quality traits and its impact to progeny testing” starptautiskā zinātniskā konferencē „*Research for Rural Development 2008*”.

2. PĒTĪJUMA MATERIĀLS UN METODIKA

Pētījuma ietvaros uzmērīti un analizēti 22 stādījumi, kuros iekļauti Latvijas parastās priedes pluskoku un kvalitatīvu mežaudžu koku brīvapputes pēcnācēji. Tajā skaitā 17 eksperimenti izvietoti Latvijā (vecums 21-36 gadi, vidējā koku saglabāšanās 35%) un 5 Zviedrijā (vecums 14-17 gadi, vidējā saglabāšanās 65%). Stādījumu apzīmēšanai tekstā un tabulās lietoti to numuri „Ilglaicīgo pētniecisko objektu reģistrā”, kur arī atrodama plašāka informācija par katru no eksperimentiem (Baumanis u.c., 2006), kā arī „Zviedrijas meža selekcijas objektu reģistrā”.

Eksperimenti Latvijā ierīkoti ar sākotnējo biežumu 5000 koki ha⁻¹ (stādīšanas attālums 2x1m), Zviedrijā: eksperiments Nr. 1111 ar biežumu 2500 koki ha⁻¹, pārējie stādījumi ar biežumu 6600 koki ha⁻¹. Lielākajā daļā (17 no 22) eksperimentu pirms uzmērīšanas nav veiktas kopšanas cirtes.

Pētījumā iekļautajos stādījumos pavisam pārstāvētas 834 koku brīvapputes pēcnācēju ģimenes, kas ir 97% no visa Latvijā esošo par 5 gadiem vecāku priežu iedzimtības pārbaužu stādījumu ģimeņu skaita. Pētījuma ietvaros uzmērīti 36400 koki vecumā no 14 līdz 36 gadiem.

Eksperimentos uzmērīts katra koka augstums (**h**, m) un caurmērs 1.3 m augstumā (**d**, cm). Eksperimentos Latvijā vizuāli novērtēts stumbra taisnums (**sb**) un zaru resnums (**zb**) 3 ballu skalā, kur 1 – tievi zari, taisns stumbrs, 3 – resni zari, stumbram vairāk nekā 1 līkums. Par līkumu tiek uzskatīta novirze no iedomātas vertikālas līnijas gar stumbra malu, kas pārsniedz 5 cm. Zaru resnuma novērtējums izdarīts relatīvi – salīdzinot ar citiem līdzīga caurmēra kokiem konkrētā stādījuma ietvaros. Eksperimentos Zviedrijā koku stumbra taisnuma (**sb**) novērtēšanai izmantota 5 ballu skala, kur 1 – taisns stumbrs, 5 – stumbrs ar vairāk nekā 2 līkumiem. Zaru resnums (**zb**) novērtēts 9 ballu skalā, kur 1 – ļoti tievi, 9 – ļoti resni zari. Lielākajā daļā eksperimentu (20 no 22) uzmērīts resnākā zara līdz 2 m augstumam diametrs (**zd**, mm). Detālākai analīzei (5 eksperimentos) 1.3 m augstumam tuvākajam zaru mieturim, bez padēliem vai citiem defektiem, uzmērīti visi zaru diametri paralēli stumbra asij, 1 cm attālumā no tā (**zd1**, mm – resnākais zars mieturī, **zd2**, mm – otrs resnākais utt.), kā arī izmērīts zemākā zaļā zara augstums (**hzz**, m). No iegūtajiem datiem aprēķināts: stumbra tilpums (**tilp**, m³) pēc I. Liepas (1996) formulām, vidējais zara diametrs mieturī (**zdvid**, mm), zaru diametru summa (**zdsūm**, mm), kā arī zara diametra/stumbra caurmēra attiecība (**zdprocx**, %).

Visos aprēķinos izmantoti tikai valdaudzes (1.-3. Krafta klase) koku dati, ja nav norādīts citādi. Iedzimstamības koeficients, ko izmanto selekcijas efekta aprēķinam gadījumā, ja atlase tiek veikta pēc fenotipa kontrolētās krustošanas ģimenes ietvaros, tāpat ģimeņu iedzimstamības koeficients, ko izmanto selekcijas efekta aprēķinam, ja atlase veikta saskaņā ar pēcnācēju pārbaužu rezultātiem, kā arī citi ģenētiskie parametri aprēķināti saskaņā ar kvantitatīvās ģenētikas formulām (Falconer, Mackay, 1996; Lu et al., 2001; Roff, 2001).

Ģimenes selekcijas vērtība, kas raksturo tās novirzi no eksperimenta vidējās vērtības, aprēķināta, izmantojot SAS proc mixed/*solution* funkciju, BLUP (Best Linear Unbiased Prediction) metodiku (White, Hodge, 1989).

Dispersijas komponenti aprēķināti ar SAS proc mixed procedūru, saskaņā ar aditīvu, lineāru modeli:

$$Y_{ijk} = \mu + t_i + b(t)_{ij} + f_k + ft_{ik} + fb(t)_{ijk} + e_{ijk}, \quad (1)$$

kur

- Y_{ijk} – individuāls fenotipisks mērījums;
- μ – pazīmes vidējā vērtība visā analizētajā eksperimentā;
- t_i – stādījuma vietas (ja eksperiments ierīkots vairākās stādījuma vietās) ietekme;
- $b(t)_{ij}$ – atkārtojuma (stādījuma vietas ietvaros) ietekme;
- f_k – aditīvā ģenētiskā efekta (ģimenes) ietekme;
- ft_{ik} – aditīvā ģenētiskā efekta (ģimenes) un stādījuma vietas mijiedarbības ietekme;
- $fb(t)_{ijk}$ – aditīvā ģenētiskā efekta (ģimenes) un atkārtojuma (stādījuma vietas ietvaros) mijiedarbības ietekme;
- e_{ijk} – nekontrolēto (modelī neietvertu) faktoru ietekme.

Vidējās ģenētisko parametru vērtības no vairākiem eksperimentiem aprēķinātas pēc formulas (Haapanen et al., 1997):

$$x = \frac{\sum_i^n x_i w_i^{-1}}{w^{-1}}, \quad (2)$$

kur

- x_i – ģenētiskā parametra vērtība i-tajā eksperimentā;
- w_i – ģenētiskā parametra standartklūdas vērtība i-tajā eksperimentā.

Aprēķinot cv_a , cv_{pi} , cv_{pf} vidējo vērtību starp eksperimentiem izmantota ģimeņu iedzimstamības koeficienta standartklūda.

K-koeficients, ko izmanto nosakot nepieciešamo iedzimtības pārbauzu eksperimentu skaitu (Lindgren, 1984), aprēķināts pēc formulas:

$$K = \sigma_{ft}^2 \sigma_f^{-2}, \quad (3)$$

kur

- σ_f^2 – aditīvā ģenētiskā efekta noteiktais (ģimeņu) dispersijas komponents;
- σ_{ft}^2 – ģimeņu un stādījuma vietas mijiedarbības dispersijas komponents.

Pamatojoties uz vispāratzītiem ekonomiskiem kritērijiem, tādiem kā tūrā tagadnes vērtība (Klemperer, 1996) un pielietojot diferenciālās pieejas metodi (Ahtikoski, 2000), izveidots modelis selekcijas alternatīvu salīdzināšanai pēc to ekonomiskās vērtības. Diferenciālās pieejas metodes būtība: identificēti un aprēķinoti izmantoti tikai tie izdevumi un ieņēmumi, kuri starp salīdzināmajiem variantiem ir atšķirīgi. Diferenciālo ieguvumu modelī veido ar selekcionētu materiālu ierīkotas mežaudzes papildus krāja un labāka kvalitāte salīdzinājumā ar dabiski atjaunojušos mežaudzi. Mežaudzes attīstības gaita un kopšanas ciršu veikšanas laiki izvēlēti saskaņā ar prof. P. Zālīša izstrādāto modeli tradicionāli (augsts sākotnējais biežums, vēla pirmā kopšanas cirte) un mērķtiecīgi (zems sākotnējais biežums vai relatīvi agra pirmā kopšanas cirte) apsaimniekotām dažādu bonitāšu mežaudzēm. Atbilstoši bonitātei noteikts mērķa

caurmērs, pēc kura paredzēts kailcirtes izpildes laiks. Sortimentu cenas un dimensijas (garums un tievgaļa caurmērs) pieņemtas atbilstoši „LVM Mežs” sniegtajai informācijai (2006. gada cenas), savukārt sortimentu iznākums aprēķināts, izmantojot prof. R. Ozoliņa izstrādāto „Virtuālās dastlapas” prototipu. Izmantota konstanta proporcionāla palielinājuma metode, t.i., pieņemts, ka neatkarīgi no koku vecuma procentuālā selekcijas starpība ir konstanta.

Diferenciālās izmaksas ietver stādmateriāla, augsnes sagatavošanas un stādīšanas izmaksas, selekcijas darbu izmaksas, kā arī sēklu plantācijas ierīkošanas un apsaimniekošanas izdevumus. Selekcijas darbu apjoms katrai no alternatīvām un to izpildes laiks, kas izmantos aprēķinos, atspoguļots 2.1. un 2.2. tabulā.

2.1. tabula / Table 2.1.

Selekcijas materiāla apjoms atsevišķu alternatīvu izpildei
Breeding material needed in different breeding alternatives

Materiāls / Material	Selekcijas alternatīva / Breeding alternative		
	FEN	VEĢ	ĢEN
Ģimeņu skaits / Number of families	160	160	160
Koku skaits ģimenē / Number of trees per family	250	100	120
Kandidāti / Number of candidates per family		40	25
Pēcnācēji vai ramenti / Number of progenies or ramets per candidate		20	30

FEN – fenotipiskā atlase / phenotypic selection; VEĢ – ģimeņu-klonu atlase / selection according to family-clone tests; ĢEN – ģimeņu atlase / selection according to family tests.

2.2. tabula / Table 2.2.

Modelī izmantotie selekcijas cikla izpildes laiks (gados)
Time for accomplishment of breeding cycle used in model (years)

Posms / Period	Selekcijas alternatīva / Breeding alternative		
	FEN	VEĢ	ĢEN
Rekombinācija ¹ / Recombination ¹	6	6	6
Stādmateriāla ieguve / Raise of test plants	2	4	2
Pārbaudes / Testing period	25	12	14
Rekombinācija / Recombination			7
Stādmateriāla ieguve / Raise of test plants			2
Pārbaudes / Testing period			12
Izvērtēšana / Evaluation	1	2	2
Kopā / Total	34	24	45

¹ – kontrolētā krustošana ģenētiskā materiāla rekombinēšanai / controlled crossing for recombination of genetic material;

citi saīsinājumi kā 2.1. tabulā / other abbreviations as in Table 2.1.

3. REZULTĀTI

3.1. Atlases kritēriji

Atlases kritēriju definēšana ir galvenais priekšnosacījums koku izvēlei nākamā selekcijas cikla uzsākšanai. Koku produktivitāti iespējams raksturot ar tieši uzmērāmām pazīmēm – augstumu, caurmēru – vai aprēķināmām – stumbra tilpumu, krāju. Viegļākai produktīvu un vienlaikus kvalitatīvu ģimeņu atasei svarīgi izvēlēties tādu produktivitātes indikatoru, kam ir no selekcijas viedokļa pozitīva vai vismaz iespējami zema korelācija ar koku kvalitātes parametriem. Kvalitāti raksturojošo pazīmju detaļa analīze Latvijas priežu iedzimtības pārbaužu stādījumos līdz šim nav veikta, taču, stādījumu vecumam tuvojoties 1/3 no rotācijas perioda un uzsākot jaunu selekcijas ciklu, šāda analīze ir gan izdarāma, gan arī nepieciešama. Izvērtējumam jāsniedz priekšstats par selekcijas darba iespējām zaru resnuma un citu dabiskās atzarošanās intensitāti nosakošo pazīmju uzlabošanā. Zarojuma kvalitātes raksturošanai svarīgi noteikt minimālo nepieciešamo uzmērāmo pazīmju skaitu.

Pazīmei, kas tiek izvēlēta par galveno atlases kritēriju, jābūt ar iespējami augstu iedzimstamības koeficientu un aditīvās ģenētiskās mainības variācijas koeficientu. Šie priekšnosacījumi nodrošina iespēju veikt uzlabojumus (paaugstināt vai samazināt pazīmes vērtību nākamajā paaudzē) ar selekcijas metodēm.

Vērtējot produktivitāti raksturojošās pazīmes (h, d, tilp) redzam, ka augstākā iedzimstamības koeficienta vērtība ir koku augstumam (3.1. tabula). Sakarība saglabājas arī tad, ja analizēti tiek visu koku dati, tikai absolūtos skaitļos iedzimstamības koeficienta vērtības ir zemākas: vidēji eksperimentos Nr. 33, 34, 36, 37, 38, 39, 46, 234, 235, 351 koku augstumam $h^2=0.20$, caurmēram $h^2=0.07$ un stumbra tilpumam $h^2=0.11$. Augstumu, īpaši valdaudzes kokiem, mazāk nekā citas produktivitāti raksturojošās pazīmes, ietekmē koku savstarpējā konkurence, tātad tā dispersija ir zemāka, reizē ar to aditīvā ģenētiskā efekta noteiktā dispersija sastāda proporcionāli lielāko daļu no kopējās. Tādēļ precīzākai ģenētiski labāko (ātraudzīgāko) koku atasei kā galveno pazīmi ieteicams izmantot augstumu.

Kvalitāti raksturojošās pazīmes: stumbra taisnuma iedzimstamības koeficients 14-17 gadus vecos eksperimentos, kur pazīme novērtēta 5 ballu skalā, ir īdžigs kā stumbra diametram, taču 21-36 gadus veco eksperimentu grupā, kur izmantota 3 ballu skala, stumbra taisnuma iedzimstamības koeficients ir aptuveni 2 reizes zemāks nekā diametram. Tas liecina, ka 3 ballu skalā nav pietiekama precīzai šīs pazīmes novērtēšanai. Tāds pats secinājums izdarāms arī analizējot zaru resnuma novērtējumu 3 ballu skala, kas izmantota 21-36 gadus veco eksperimentu grupā (3.1. tabula). Tajā pašā laikā, izmantojot 9 ballu skalu (14-17 gadus veco eksperimentu grupā), iedzimstamības koeficients zaru resnuma novērtējumam ballēs pat pārsniedz uzmērītā resnākā zara iedzimstamības koeficientu. Iespējamais skaidrojums: zaru resnums ballēs tiek novērtēts kompleksi dažādās stumbra daļās, turpretī zaru diametrs tiek uzmērīts stumbra lejasdaļā (līdz 2 m augstumam), tātad atspoguļo tikai noteiktu koka augšanas periodu.

**Valdaudzes koku ģenētisko un fenotipisko parametru vērtības 14 – 36 gadu vecos
priežu iedzimtības pārbaužu stādījumos**

*Values of genetic and phenotypic parameters of dominant trees in 14-36 year old
Scots pine progeny tests*

Nr. (vecums) / Nr. (age)	Pazīme/ Trait	$h^2(\text{se})$	$h^2_f(\text{se})$	cv_a	cv_{pf}	\bar{x}	s
33, 34, 36, 37, 38, 39, 46, 234, 235, 351 (21-36)	h	0.38 (0.09)	0.43 (0.07)	9.2	9.2	12.7	2.8
	d	0.19 (0.04)	0.34 (0.06)	11.4	9.8	13.1	2.6
	tilp	0.21 (0.04)	0.35 (0.06)	24.2	20.2	0.11	0.05
	zd	0.12 (0.02)	0.26 (0.05)	9.3	9.3	15.2	2.1
	zdprocx	0.18 (0.03)	0.33 (0.04)	12.0	11.3	10.6	3.0
	zb	0.13 (0.02)	0.26 (0.04)	13.7	13.9	1.5	0.2
	sb	0.09 (0.03)	0.22 (0.05)	11.2	12.4	1.2	0.4
1217, 1218, 1111, 204A, 204B (14-17)	zb	0.28 (0.03)	0.45 (0.05)	18.6	14.0	4.8	1.8
	sb	0.22 (0.04)	0.39 (0.04)	15.5	12.5	2.5	0.8
28, 30, 31, 32, 41 (27-33)	hzz	0.20 (0.07)	0.27 (0.05)	7.8	7.5	6.6	1.1
	z1	0.17 (0.02)	0.31 (0.04)	12.1	11.2	12.3	3.9
	z2	0.17 (0.02)	0.29 (0.05)	12.5	12.0	10.8	3.5
	z3	0.12 (0.03)	0.23 (0.06)	11.0	12.6	9.4	3.3
	zdvid	0.15 (0.03)	0.28 (0.05)	11.5	11.4	8.6	2.8
	zdsum	0.12 (0.01)	0.23 (0.04)	12.5	13.8	54.8	19.3
	zdprocx	0.14 (0.04)	0.25 (0.05)	10.4	10.1	11.4	2.9

*Eksperimentu Nr.; iekavās vecums, gadi / Number of experiments; age, years, in brackets;

Pazīmju saīsinājumi 2. nodaļā / Abbreviations of traits in "Materials and Methods";

$h^2(\text{se})$ – iedzimstamības koeficients (standartklūda) / individual tree heritability (standard error);

$h^2_f(\text{se})$ – ģimeņu vidējo vērtību iedzimstamības koeficients / family heritability;

cv_a – aditīvās ģenētiskās mainības variācijas koeficients / coefficient of additive genetic variation;

cv_{pf} – ģimeņu vidējo vērtību fenotipiskās variācijas koeficients / coefficient of family mean variation;

\bar{x} – vidējā vērtība / average value;

s – standartnovirze / standard deviation.

Novērtēšanas vecumā visos eksperimentos kokiem līdz 2 m augstumam zari jau nokaltuši, konstatējamie zaru caurmēri ir maksimālie šajā stumbra posmā, tādēļ izmantojami kā kvalitātes indikators augstvērtīgāko ģimeņu un koku atlasei. Resnākā zara līdz 2 m augstumam iedzimstamības koeficienta vērtības analizētajos eksperimentos līdzīgas koku caurmēram iedzimstamības koeficienta vērtībām. Analizējot zaru diametrus vienā mieturī (tuvākajā 1.3 m augstumam) konstatēts, ka līdzīgas iedzimstamības koeficienta vērtības ir 2 resnāko zaru diametriem un visu zaru vidējam diametram. Zemāka iedzimstamības koeficienta vērtība ir trešā resnākā zara

diametram, kas liecina, ka šis rādītājs nav īsti piemērots koku kvalitātes ģenētiski noteikto atšķirību raksturošanai.

Resnākā zaru diametra/stumbra caurmēra attiecībai vienā no eksperimentu grupām iedzimstamības koeficients ir zemāks un otrā nedaudz augstāks nekā resnākajam zaram. Šī attiecība ir svarīgs koku kvalitātes rādītājs – ja tievāki zari ir resnākam stumbram, tas nozīmē, ka dabiskā atzarošanās notiks īsākā laika periodā un, ņemot vērā intensīvāku radiālo pieaugumu, arī zara rēta apaugšs ātrāk. Tātad veidosies biežāks bezzaru koksnes slānis un garāka atzarojusies stumbra daļa.

Ciršanas vecumā bezzaru daļas garuma indikators 14-36 gadus vecās audzēs ir arī pirmā zaļā zara augstums. Jo jaunākam kokam zars nokalst, jo vairāk laika dabiskās atzarošanās procesam – tātad augstāka varbūtība, ka ciršanas vecumā šī zara rēta jau būs apaugusi. Pirmā zaļā zara augstuma iedzimstamības koeficients valdaudzes kokiem 27-33 gadu vecos eksperimentālajos stādījumos nedaudz pārsniedz caurmēra iedzimstamības koeficientu, kas norāda uz ievērojamu selekcijas darba potenciālo efektu šīs pazīmes uzlabošanā.

Par dabiskās atzarošanās procesa intensitātes indikatoru stumbra lejas daļā var uzskatīt arī zaru skaitu 1.3 m augstumam tuvākajā mieturī: konstatēts, ka 14-17 gadus vecos stādījumos tas ir vidēji 7.2, bet 27-33 gadus vecos – 6.1. Taču šī rādītāja iedzimstamības koeficients 21-36 gadus vecos eksperimentos, kur jau sākušies dabiskās atzarošanās procesi, ir zems ($h^2=0.07$).

Pussību ģimeņu vidējo vērtību iedzimstamības koeficientu izmanto, aprēķinot selekcijas efektu, ja atlase notiek balstoties uz pēcnācēju pārbaužu rezultātiem. Attiecības starp šī parametra vērtībām atsevišķām pazīmēm atbilst tām pašām tendencēm, kādas jau aprakstītas analizējot iedzimstamības koeficienta vērtības. Tajā pašā laikā redzam, ka pussību ģimeņu iedzimstamības koeficienta vērtības ir vidēji 1.6 reizes augstākas par iedzimstamības koeficienta vērtībām – kas atspoguļo papildus ieguvumu no pēcnācēju pārbaužu izmantošanas. Īpaši izteikta šī starpība ir koku kvalitāti raksturojošām pazīmēm.

Zarojuma kvalitāti un zināmā mērā arī produktivitāti raksturojošās pazīmes (īpaši d un tilp) nozīmīgi var ietekmēt atšķirīgi saglabāšanās rādītāji. Augsta saglabāšanās ir svarīga arī no praktiskā viedokļa – tā pazemina meža atjaunošanas izmaksas, īpaši ņemot vērā tendenci samazināt sākotnējo stādījuma biezumu. Saglabāšanos pirmajos gados nozīmīgi ietekmē tādi ar selekcijas darbu nesaistīti faktori kā: stādu un augsnes sagatavošanas kvalitāte, stādīšanas laiks un rūpīgums, agrotehniskās kopšanas izpildes līmenis, klimatiskie apstākļi, īpaši pirmajā veģetācijas periodā. Taču to ietekmē arī ģenētiski noteiktā rezistence pret atšķirīgiem biotiskajiem un abiotiskajiem faktoriem. Saglabāšanās pirmajos stādījuma augšanas gados var nozīmīgi ietekmēt koku skaitu 20-30 gadu vecumā: piemēram, vienā no stādījumiem (Nr. 34) konstatēta cieša korelācija ($r=0.78$, $\alpha=0.01$) starp to pašu ģimeņu koku skaitu 6 un 34 gadu vecumā. Taču, ja nav zināmi koku skaita atšķirību cēloņi (kas lielā mērā var būt ar stādmateriāla ģenētiskajām īpašībām nesaistīti), tad šo pazīmi nav rekomendējams izmantot kā atlases kritēriju arī ņemot vērā relatīvi augsto koku saglabāšanās iedzimstamības koeficienta vērtību: $h^2=0.24$ (vidēji no eksperimentiem Nr. 17, 30, 32, 37, 39, 41 un

1111). Jauno pēcnācēju pārbaužu stādījumu pirmajos augšanas gados rekomendējams veikt vairākkārtēju koku atmiršanas inventarizāciju, raksturojot arī galvenos bojāejas cēloņus, bet esošajos iedzīmitības pārbaužu stādījumos (kur šādu inventarizāciju dati nav saglabājušies) izvēlēties tādu atlasē kritēriju, kas ar koku skaitu būtu saistīts iespējami mazāk.

Sakarības starp koku skaitu un produktivitāti raksturojošiem rādītājiem vērtētas, aprēķinot ģimeņu vidējo vērtību korelācijas. Krāja cieši saistīta ar koku skaitu (determinācijas koeficients $r^2=0.73$), vidēji cieši – ar koku vidējo augstumu ($r^2=0.27$), bet vāji – ar koku caurmēru un tilpumu ($r^2=0.1$). Tātad analizētajos eksperimentos ar nelielu koku skaitu daži papildus koki ģimenei nodrošinājuši nozīmīgu krājas pārkumu. Tas nozīmē, ka kopējā krāja nav izmantojama kā atlasē kritērijs. Valdaudzes koku krāja ar koku skaitu (saglabāšanos) saistīta ļoti vāji ($r^2=0.16$) un tās saistība ar koku vidējo augstumu, caurmēru un tilpumu arī ir zema (r^2 attiecīgi 0.22, 0.14 un 0.19), toties saistība ar valdaudzes koku vidējiem parametriem ir cieša (r^2 attiecīgi 0.52 0.96 un 0.98). Tāpat ģimenes vidējam valdaudzes koku augstumam raksturīga zema korelācijas ar tās koku skaitu ($r^2=0.14-0.24$), taču cieša – ar vidējo visu ģimenes koku augstumu ($r^2=0.87$).

Ģimenes vidējo vērtību līmenī valdaudzes koku augstumam ir ievērojami zemāka korelācija ar zaru diametru nekā caurmēram vai kopējai krājai, taču līdzīga kā valdaudzes krājai. Analizējot eksperimentu Nr. 28, 30, 31, 32 datus, konstatēts, ka valdaudzes koku augstuma pozitīvā korelācija ar zaru resnumu raksturojošām pazīmēm (zd1, zd2, zd3, zdvid) ir ievērojami (vidēji 2.8 reizes) vājāka nekā valdaudzes koku krājai, caurmēram vai vidējam stumbra tilpumam. Tāpat valdaudzes koku augstumam ir arī nedaudz ciešāka negatīvā korelācija ar zaru diametra/stumbra caurmēra attiecību un nozīmīgi (4 reizes) ciešāka pozitīvā korelācija ar pirmā zaļā zara augstumu nekā citām produktivitāti raksturojošām pazīmēm. Ņemot vērā, ka selekcijas mērķis ir gan mežaudzes produktivitātes, gan kvalitātes uzlabošana, kā atlasē kritēriju ieteicams izvēlēties valdaudzes koku augstumu, kam ir raksturīga no selekcijas viedokļa pozitīva korelācija ar zaru resnumu un dabiskās atzarošanās intensitāti raksturojošajām pazīmēm. Koksnes masas atšķirību raksturošanai starp ģimenēm rekomendējams izmantot nevis kopējo, bet valdaudzes koku krāju, kas mazāk saistīta ar saglabājušos koku skaitu.

Pilnīgāku priekšstatu par atsevišķu pazīmju ģenētisko saistību, tātad atlasē pēc vienas pazīmes ietekmi uz citu pazīmju vērtībām nākamajā paaudzē, sniedz ģenētiskās korelācijas koeficienti (r_a), kas apkopoti 3.2. tabulā. Koku augstuma pozitīvā ģenētiskā korelācija ar lielāko daļu zaru diametru raksturojošām pazīmēm (zd, zd2, zd3, zdvid) ir gandrīz 2 reizes vājāka nekā caurmēra korelācija ar šīm pazīmēm. Tāpat koku augstuma negatīvā ģenētiskā korelācija ar relatīvo zara diametru (zdprocx) ir ievērojami ciešāka nekā caurmēra korelācija ar šo pašu pazīmi. Līdzīga sakarība konstatēta arī 14-17 gadus veco eksperimentu grupā, tāpat šo stādījumu analizē secināts, ka koku augstuma negatīvā ģenētiskā korelācija ar zaru resnuma novērtējumu ballēs ir ciešāka nekā caurmēram.

Ģenētiskās korelācijas koeficienti produktivitāti un kvalitāti raksturojošo pazīmju vērtībām parastās priedes iedzīmības pārbaužu stādījumos 27-33 gadu vecumā

Genetic correlation among traits in 27-33 year old Scots pine progeny trials

Eksperimentu Nr. / Experiments Nr.	Pazīme / Trait	h	d
28, 30, 31, 32, 41	d	0.90 (0.03)	
	hzz	0.94 (0.02)	0.76 (0.07)
	z1	0.53 (0.27)	0.49 (0.38)
	z2	0.41 (0.31)	0.85 (0.22)
	z3	0.33 (0.42)	0.79 (0.05)
	zdvid	0.53 (0.28)	0.94 (0.15)
	zdsum	0.47 (0.32)	0.30 (0.35)
	zdprocx	-0.63 (0.05)	0.17 (0.43)

Iekavās standartkļūda / Standard error in brackets

Pirmā zaļā zara augstums ar koka kopējo augstumu korelē ciešāk nekā ar caurmēru. Gara stumbra daļa līdz pirmajam zaļajam zaram jaunaudzes vecumā ir nozīmīga, jo palielina varbūtību iegūt garāku bezzaru zonu ciršanas vecumā, kas ir viens no galvenajiem priedes stumbra vērtību noteicošajiem rādītājiem. Tajā pašā laikā garš zaļais vainags nodrošina lielāku radiālo pieaugumu, reizē ar to arī ātrāku zaru vietu aizaugšanu. Tādēļ atlasē procesā priekšroka dodama ģimenēm ar lielāku kopējo augstumu un pirmā zaļā zara augstumu, pat gadījumā, ja to zaļā vainaga garums aizņem relatīvi lielāku daļu no koku kopējā garuma. Tāpat cieša negatīva korelācija konstatēta starp pirmā zaļā zara augstumu un zara diametra/stumbra caurmēra attiecību ($r_a = -0.72$), kas papildus akcentē nepieciešamību atlasīt kokus ar relatīvi tieviem zariem, tādejādi veicinot intensīvu dabisko atzarošanos. Samērā cieša negatīva ģenētiskā korelācija konstatēta arī starp zaļā vainaga relatīvo garumu un zaru skaitu mieturī stumbra lejas daļā ($r_a = -0.62$), kas atbilst ar iepriekš izteiktajai atziņai, ka garš zaļais vainags veicina atmirušo zaru vietu aizaugšanu.

Ģenētiskā korelācija starp zaru resnumu raksturojošajām pazīmēm (zd1, zd2, zd3, zdvid, zdsum, zdprocx) 27-33 gadus veco eksperimentu grupā ir cieša ($r_a = 0.71-0.99$). Līdzīgi 14-17 gadus vecajos eksperimentos konstatēta cieša ģenētiskā korelācija ($r_a = 0.77$) visa koka zaru resnuma novērtējumam 9 ballu skalā ar resnākā zara līdz 2 m augstumam diametru. Tas liecina, ka resnākā zara līdz 2 m augstumam diametru iespējams izmantot kā indikatoru kopējā koka zaru resnuma raksturošanai.

Atlasē kritēriju izvēles ietekmi un selekcijas darba potenciālo rezultātu vispildīgāk atspoguļo selekcijas efekts. Svarīgi novērtēt šī rādītāja vērtību pie 10% atlasē intensitātes, kas, balstoties uz pieejamā materiāla apjomu, varētu būt reāla, iespējami izmantojamā izvēloties kokus sēklu plantāciju ierīkošanai. Aprēķināts

selekcijas efekts atļausi starp vecāku kokiem, ko pamato pēcnācēju pārbaužu izmēģinājumu rezultāti.

Veicot atlasi tieši (tikai pēc vienas izvēlētās pazīmes), konstatēts, ka selekcijas efekts ($\Delta g\%$) zaru resnumu raksturojošām pazīmēm (zd, zd1, zd2, zd3, zdvid, zdsum) svārstās no 8.4 līdz 12.4% (vidēji 11.1%), kas ir līdzīgi kā koku augstumam (9.4-13.8%) un caurmēram (8.5-11.5%). Procentuālās zara diametra/stumbra caurmēra attiecības un augstuma līdz pirmajam zaļajam zaram selekcijas efekts ir zemāks nekā zaru diametra raksturojošām pazīmēm ($\Delta g=7\%$).

Veicot atlasu pēc koku augstuma, selekcijas efekts korelējošai pazīmei (Δcg) – zara diametram – ir zemāks, nekā veicot atlasu pēc caurmēra (attiecīgi vidēji 6.5 un 7.7%), izņemot resnākā zara diametru 1.3 m augstumam tuvākajā mieturī. Tāpat atlase pēc koku augstuma nodrošina nozīmīgu resnākā zara diametra/stumbra caurmēra attiecības samazināšanos (vidēji $\Delta cg= -10.5\%$), augstāku pirmo zaļo zaru (vidēji $\Delta cg= 8.9\%$) un zemāku ballēs novērtēto vispārējo zaru resnumu (vidēji $\Delta cg= -11.7\%$), kas ir nozīmīgi priekšnoteikumi sekmīgam dabiskās atzarošanās procesam. Minētos atzarošanās indikatorus atlase pēc caurmēra ietekmē maz. Stumbra taisnumu atlase pēc caurmēra vai augstuma ietekmē līdzīgi: 14-17 gadus vecos stādījumos no selekcijas viedokļa negatīvi, 21-36 gadus vecos – pozitīvi (samazinot vidējo novērtējumu atlasītajām ģimenēm salīdzinājumā ar visu selekcijas populāciju). Vecākajos eksperimentos (21-36 gadi), kur caurmēra un stumbra tilpuma iedzimstamības koeficientu vērtības ir zemas, konstatēts, ka atlase pēc koku augstuma nodrošina šīm pazīmēm (d un tilp) augstāku selekcijas efektu nekā tiešā atlase.

No iepriekš teiktā secināms, ka atlase pēc koku augstuma nodrošina maksimālo selekcijas efektu produktivitātes parametriem (h, d, tilp), kā arī atsevišķu zarojuma kvalitātes parametru (dzprocx, hzz, zb) uzlabošanos. Vienlaikus palielinās arī zaru resnums stumbra lejas daļā, taču ne tik lielā mērā, kā veicot atlasu pēc caurmēra. Tādēļ kā galveno atlases kritēriju ieteicams izmantot koku augstumu. Lai nodrošinātu vērtības samazinājumu zaru diametram stumbra lejasdaļā kā papildus kritēriju rekomendējams izmantot resnākā zara līdz 2 m augstumam diametru. Tāpat nepieciešams izslēgt no turpmākā selekcijas darba kokus ar līkumainiem stumbriem.

3.2. Genotipa-vides mijiedarbība

Lielākā daļa (73%) no analizētajiem priekšu iedzimtības pārbaužu stādījumiem izvietoti 3 meža tipos sausās minerālaugsnēs (Sl, Mr, Ln). Pamatojoties uz šo eksperimentu rezultātiem, izvēlētie koki tiek izmantoti sēklu plantācijās, kas paredzētas visām priedes stādīšanai piemērotām platībām, t.i., 10 meža tipos. Jāņem vērā, ka zināmas atšķirības pastāv arī starp nogabaliem viena meža tipa ietvaros, kā arī starp stādīšanas gadiem.

Koku kvalitāti un produktivitāti raksturo kvantitatīvās (liela skaita gēnu kompleksas ietekmes noteiktās) pazīmes. Iespējams, ka vienu un to pašu produktivitātes līmeni (ko raksturo, piemēram, koku augstums konstantā vecumā) atšķirīgos apstākļos nodrošina dažādu gēnu iedarbība. Tādēļ nepieciešams noskaidrot,

vai atsevišķos meža tipos atlasītās labākās ģimenes būs piemērotākās meža atjaunošanai arī citos apstākļos.

Ģimeņu rangu korelācijas analīze starp eksperimentiem Nr. 34 un Nr. 234 liecina par potenciāli nozīmīgu genotipa-vides mijiedarbības ietekmi uz rezultātiem iedzimtības pārbaužu stādījumos. Šīs ietekmes detālai analīzei izmantoti kopumā 10 eksperimentu pāri ar vismaz 25 kopīgām ģimenēm (kopīgo, analizē ietvertu, ģimeņu skaits norādīts iekavās) Nr. 34-Nr.234 (30); Nr. 36- Nr.39 (27); Nr. 38-Nr.39 (27); Nr. 41- Nr.235 (34); Nr. 39-Nr.235 (48); Nr. 28-Nr.29 (234). Tāpat aprēķinos izmantots viens 80 koku brīvapputes pēcnācēju ģimeņu stādījums 3 vietās (Nr. 30, 31 un 32). Kā viens no vērtēšanas kritērijiem izvēlēta B-tipa ģenētiskā korelācija – noteikta pazīmes vērtību korelācija vienām un tām pašām pēcnācēju ģimenēm dažādās stādīšanas vietās. Analīzes rezultāti liecina, ka B-tipa ģenētiskās korelācijas vērtības valdaudzes koku augstumam ir augstas ($r_b=0.80-0.89$), kas norāda uz nelielu ģenētiskā ieguvuma samazinājumu, atlasī veicot vienā eksperimentā, bet rezultātus izmantojot citam eksperimentam atbilstošos apstākļos (3.3. tabula). Koku caurmēram B-tipa ģenētiskā korelācijas vērtības ir ievērojami zemākas ($r_b=0.26-0.86$) nekā augstumam. Jo zemāks ir iedzimstamības koeficients, jo vairāk ģimeņu vidējās vērtības dotajai pazīmei ietekmē nejauši (neģenētiski) faktori, tādejādi samazinot varbūtību iegūt augstu korelāciju starp stādījumu vietām. Tas liecina, ka tikai ar kvalitatīvu eksperimentu rezultātiem pamatotas r_b vērtības ir izmantojamas lēmuma pieņemšanai par nepieciešamo eksperimentu skaitu vai atsevišķu selekcijas reģionu izdalīšanu.

Zaru resnumam (zd, zd1, zd2, zd3) konstatētās B-tipa ģenētiskās korelācijas vērtības ($r_b=0.55-0.61$), ir zemākas nekā koku augstumam. Citām zaru resnumu raksturojošām pazīmēm (zdvid, zdsum) r_b ir 0.45-0.46. No kvalitātes pazīmēm austāko rangu korelāciju dažādos augšanas apstākļos uzrāda stumbra taisnums ($r_b=0.83$), no kā var secināt, ka šo pazīmi vides apstākļi ietekmē mazāk nekā zaru resnumu raksturojošās. Aprēķinos, izmantojot visu koku datus, iegūtās B-tipa ģenētiskās korelācijas vērtības ir zemākas nekā lietojot tikai valdaudzes koku datus. Īpaši izteikta šī starpība ir resnāka zara diametra/stumbra caurmēra attiecībai (zdprocx): r_b attiecīgi 0.57 un 0.82.

Ģimeņu selekcijas vērtību korelācijas koeficienti starp stādījumu vietām ir aptuveni 2 reizes zemāki par B-tipa ģenētiskās korelācijas vērtībām, turklāt izteiktāka šī starpība ir tieši zaru resnumu raksturojošām pazīmēm. Zemās selekcijas vērtību korelācijas liecina par nepieciešamību, izvēloties materiālu sēklu plantāciju ierīkošanai un selekcijas darba turpināšanai, izmantot informāciju no vairākiem pēcnācēju pārbaužu stādījumiem atšķirīgās vietās.

**Genotipa-vides mijiedarbības indikatori 21-36 gadus vecos parastās priedes
iedzimtības pārbaūžu stādījumos**

Indicators of genotype-environment interaction in 21-36 year old Scots pine progeny trials

Ekспери- mentu Nr. / Experiments Nr.	Pazīme / Trait	Selekcijas vērtību korelācijas koeficients / Coefficient of correlation for breeding values	Ģenētiskās korelācijas koeficients (rb) / Coefficient of genetic correlation (rb)	Selekcijas efekta samazinājums, %* / Reduction of genetic gain, %*
28, 29, 34, 36, 38, 39, 41, 234, 235	h	0.42	0.76	30
	d	0.22	0.43	61
	tilp	0.32	0.38	61
	zd	0.17	0.55	75
	zdprocx	0.27	0.82	65
30, 31, 32	h	0.43	0.89	19
	d	0.26	0.86	43
	tilp	0.29	0.67	N
	hzz	0.26	N	27
	z1	0.20	0.56	50
	z2	0.18	0.60	N
	z3	0.15	0.61	N
	zdvid	0.15	0.46	59
	zdsun	0.12	0.45	62
zdprocx	0.24	N	56	

* selekcijas efekta samazinājums, %, izmantojot tikai 3 (eksperimentiem Nr. 30, 31, 32) vai 2 (pārējiem eksperimentiem) stādījumu vietas salīdzinājumā ar bezgalīgi daudzu eksperimenta vietu izmantošanu, aprēķināts saskaņā ar Xie (2003) / Reduction of genetic gain due to use of only 3 (in case of data from experiments 20, 31, 32) or only 2 (in all other experiments) planting sites in comparison with utilization of infinite number of experimental sites, calculated according to Xie (2003).

N – parametrs nav aprēķināms / parameter can not be calculated.

Izmantojot tikai 2 stādījuma vietas, selekcijas efekta samazinājums valdaudzes koku augstumam ir 30%, salīdzinot ar selekcijas efektu no tāda eksperimentu skaita, kas aptvertu visu reģionā pārstāvēto augsnes un klimatisko apstākļu dažādību. Aprēķinus veicot pēc visu koku datiem, selekcijas efekta samazinājums ir ievērojami lielāks – 49%. Mazāka ietekme tikai 2 eksperimenta vietu izmantošanai ir uz koku augstuma selekcijas efektu 14-17 gadus vecu stādījumu grupā (samazinājums 26%). Vairāku stādījumu vietu izmantošana reducē ģenētiskā ieguvuma samazinājumu. Vecāko eksperimentu (21-36 gadi) dati liecina, ka, izmantojot 2 vai 3 stādījumu vietas, zaru resnumu raksturojošo pazīmju sagaidāmais selekcijas efekta samazinājums nav

mazāks par 50%, tajā pašā laikā 14-17 gadīgos eksperimentos resnākā zara diametra ģenētiskā ieguvuma samazinājums, analīzei izmantojot tikai 2 stādījumus, ir līdzīgs kā koku augstumam (24%). Tas apstiprina jau iepriekš analizēto sakarību, ka zarojumu raksturojošās pazīmes jūtīgi reaģē uz atšķirīgu konkurences apstākļu ietekmi, kas apgrūtina ģenētiski noteikto atšķirību konstatēšanu vecākajos stādījumos. No kā secināms, ka precīzāku rezultātu iegūšanai iedzimtības pārbaūžu stādījumi būtu ierīkojami vismaz 4 vietās.

Nepieciešamo iedzimtības pārbaūžu vietu skaitu Lindgren (1984) rekomendē noteikt, izmantojot K-koeficienta vērtību. Latvijas parasto priežu stādījumos K vērtība koku augstumam ir vidēji 0.34 (svārstās no 0.2 līdz 0.6), kas liecina par tikai 1 stādījuma vietas nepieciešamību. Koku caurmēram 14-17 gadus vecos eksperimentos un stādījumos Nr. 30, 31, 32 koeficienta K vērtība ir līdzīga, bet vecākajos stādījumos $K=4.5$, tātad šajā gadījumā izmantojamas 3 eksperimentu vietas.

Zema K vērtība ir pirmā zaļā zara augstumam (vidēji 0.1) un zaru skaitam mieturī (vidēji 0.2), augstāka – stumbra tilpumam (vidēji 1.4) un zaru resnumu raksturojošiem parametriem (vidēji 1.7), kas liecina par nepieciešamību pārbaudes veikt vismaz 2 eksperimenta vietās. Gan kvalitāti, gan produktivitāti raksturojošo parametru grupās (izņemot koku augstumu) K vērtība vismaz 1 eksperimentu pārim pārsniedz 2, kas liecina par nepieciešamību izmantot vismaz 2 stādījumu vietas. Vērtējot Latvijas priežu iedzimtības pārbaūžu stādījumu rezultātus, jāņem vērā, ka nevienā gadījumā eksperimentu ierīkošanai nav izmantotas platības slapjās vai kūdras augsnēs, kas, iespējams, atšķirības palielinātu. Rezultātu interpretāciju sarežģī arī tas, ka atlase tiek veikta pēc vairākām pazīmēm, kā arī ir grūti precīzi noteikt pilnīgu kāda pēcnācēju pārbaūžu stādījuma zaudēšanas varbūtību biotisku vai abiotisku faktoru ietekmes rezultātā. Balstoties uz faktu materiālu un minētajiem argumentiem, var secināt, ka pēcnācēju pārbaūžu stādījumus nepieciešams ierīkot vismaz 4 vietās. Ja izvēlēta kāda no 2 pakāpju selekcijas shēmām, tad pirmajā etapā – fenotipiski labāko kandidātu atlasē ģimeņu ietvaros – izmantojamas 1-2 stādījuma vietas, bet lielāks stādījuma vietu skaits (4-6) nepieciešams tieši otrajā etapā – kandidātu iedzimtības pārbaudēm.

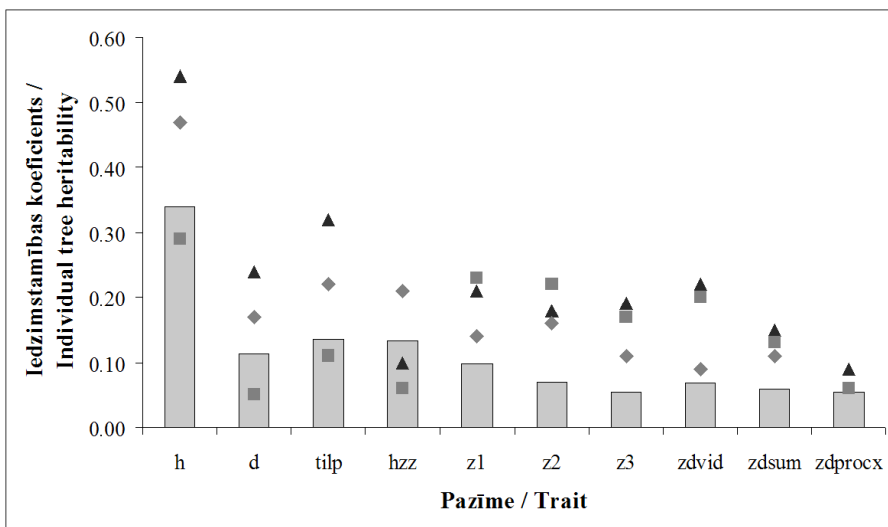
Iedzimstamības koeficienta vērtības ir atkarīgas ne tikai no eksperimentu vecuma, dizaina u.c. rādītājiem, bet arī no eksperimentu skaita. Viena eksperimenta ietvaros aprēķinātās iedzimstamības koeficienta vērtības vairākumā gadījumu pārsniedz tās, kas aprēķinātas veicot vairāku stādījumu kompleksu analīzi: valdaudzes koku augstumam par vidēji 25%, caurmēram un stumbra tilpumam – vidēji attiecīgi 67% un 72%. Aprēķinos izmantojot visu koku datus, iegūtās starpības ir līdzīgas (augstumam 21%, caurmēram 68%, stumbra tilpumam 92%). Viena eksperimenta ietvaros, iekļaujot visu koku datus, aprēķinātās resnākā zara diametra un zara diametra/stumbra caurmēra attiecības iedzimstamības koeficienta vērtības ir vidēji attiecīgi par 86% un 77% augstākas nekā uz vairāku eksperimentu kompleksas analīzes balstītās, bet, izmantojot tikai valdaudzes koku datus, šī starpība ir attiecīgi 78% un 39%. Citām zaru resnumu raksturojošām pazīmēm analizētās iedzimstamības koeficientu atšķirības pārsniedz 2 reizes, taču zaru skaitam mieturī un pirmā zaļā zara augstumam tās ir nelielas. Šeit aprakstītās vidējās atsevišķu eksperimentu un vairāku stādījumu kompleksas analīzes

atšķirības produktivitāti raksturojošām pazīmēm vairumā gadījumu un kvalitāti raksturojošajām atsevišķos gadījumos (hzz, zdprocx) nepārsniedz iedzimstamības koeficienta standartklūdas vērtību. Būtiskas vidējās atšķirības konstatētas zaru diametru raksturojošām pazīmēm (z_1 , z_2 , z_3 , z_{dvid} , z_{dsum}). Tajā pašā laikā svarīgi atcerēties, ka maksimālās novirzes, izmantojot tikai viena eksperimenta datus, ir ievērojami lielākas nekā aprakstītās vidējās (3.1. att.).

Augstas iedzimstamības koeficienta vērtības viena stādījuma ietvaros var būt saistītas ar nozīmīgām atšķirībām ģimeņu noturībā pret noteiktu ārējās vides faktoru, piemēram, aļņu bojājumiem. Ja tādas atšķirības ir, tad, ierīkojot eksperimentu vietā, kur augsts aļņu populācijas blīvums, selekcijas starpības starp ģimenēm būs izteiktas un iedzimstamības koeficients augsts. Turpretī citā reģionā, kur šo dzīvnieku skaits ir neliels, iedzimstamības koeficients būs zemāks. Analizējot piemērā minētajos apstākļos ierīkotos eksperimentus kopā (kompleksi), aļņu bojājumu nozīmīgā ietekme uz atšķirībām starp ģimenēm tikai vienā stādījumā atspoguļosies kā genotipa-vides mijiedarbība. Reizē ar to kompleksā analizē iegūtā iedzimstamības koeficienta vērtība būs mazāka nekā katrā eksperimenta vietā atsevišķi, taču precīzāk raksturos reālo situāciju, kas ir svarīgi, izmantojot selekcijas darba rezultātus praksē – meža atjaunošanā dažādos apstākļos.

Ģimeņu vidējo vērtību iedzimstamības koeficients ir ievērojami augstāks, ja aprēķini veikti kompleksi – analizējot vairākus, ne tikai vienu eksperimentu. Likumsakarība ir spēkā gadījumos, kad aprēķinos izmantoti visu koku dati, kā arī tad, ja analīzei izvēlēti tikai valdaudzes koki. Tātad, ierīkojot pēcnācēju pārbaudes vairākās eksperimenta vietās, labāko ģimeņu atlases precizitāte ir augstāka.

Izteikto apgalvojumu, ka viena stādījuma ietvaros atšķirības starp ģimenēm ir augstākas, nekā kompleksi vērtējot vairākus eksperimentus, apstiprina fakts, ka ģimeņu vidējo vērtību fenotipiskās variācijas koeficients viena eksperimenta ietvaros produktivitāti raksturojošām pazīmēm par ir 60% augstāks un kvalitāti raksturojošām pazīmēm aptuveni 2 reizes pārsniedz vairāku eksperimentu kompleksā analizē iegūto. Līdzīga tendence vērojama arī vērtējot aditīvās ģenētiskās mainības variācijas koeficientu (cv_a), kas ir selekcijas darba potenciālā efekta indikators. Vienas stādījuma vietas ietvaros aprēķinātās cv_a vērtības pārsniedz no vairāku eksperimentu kompleksas analīzes iegūtās: koku augstumam par vidēji 12%, caurmēram un stumbra tilpumam par – 30%, zaru resnumu raksturojošajām pazīmēm – par 50%, zara diametra/stumbra caurmēra attiecībai – par 10%. Jāņem vērā, ka arī šīs ir tikai vidējās atšķirības – tādat starpības atsevišķos gadījumos var būt arī ievērojami lielākas.



◆ eksperimenta Nr. 30 dati / data from experiment Nr. 30;

▲ eksperimenta Nr. 31 dati / data from experiment Nr. 31

■ eksperimenta Nr. 32 dati / data from experiment Nr. 32;

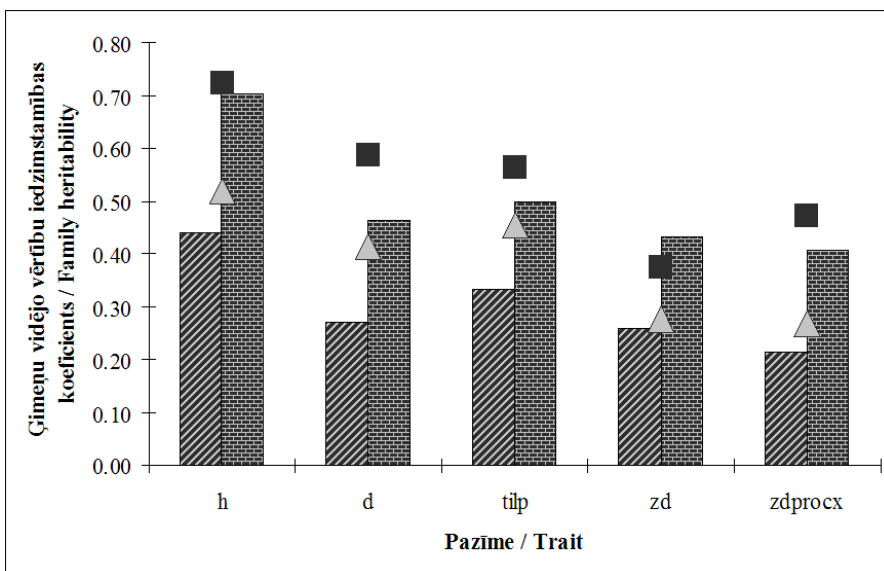
■ kompleksa visu 3 eksperimentu analīze / joint analysis of all 3 experiments.

3.1. att. Iedzimstamības koeficienta vērtības 27 gadus vecos parastās priedes pēcnācēju pārbaužu stādījumos

Fig. 3.1. Individual tree heritabilities in 27 year old Scots pine progeny tests

Salīdzinot iedzimstamības koeficientu (h^2) un pussibu ģimeņu vidējo vērtību iedzimstamības koeficientu (h^2_f), redzam, ka zarojuma kvalitātes uzlabošanai, veicot atlasī pēc pēcnācēju pārbaužu rezultātiem, ir līdzīgas iespējas kā produktivitātes parametru vērtību paaugstināšanai: izmantojot vairāku stādījumu kompleksas analīzes datus, h^2_f valdaudzes koku h, d, tilp ir vidēji 0.63, zaru resnumu raksturojošajām pazīmēm (zd, z1, z2, z3, zdvid, zdsum) – 0.53, relatīvajam zara diametram (zdprocx) – 0.58. Līdzīga tendence novērojama analīzei izmantojot visu koku datus (3.2. att.). Tajā pašā laikā, veicot atlasī starp pēcnācējiem ģimeņu ietvaros (pēc fenotipa), produktivitāti raksturojošo pazīmju vērtības (īpaši koku augstumu) iespējams ietekmēt ievērojami vairāk nekā zarojumu raksturojošo pazīmju vērtības: h^2 valdaudzes kokiem ir attiecīgi 0.21 un 0.09. Šie rezultāti saskan ar iepriekš aprakstīto, ka produktivitāti raksturojošās pazīmes, īpaši koku augstumu, mazāk nekā zarojumu raksturojošās pazīmes ietekmē nevienmērīga saglabāšanās vai augsnes auglības atšķirības.

Dati liecina: lai selekcijas procesā nozīmīgi uzlabotu ne tikai produktivitāti, bet arī zarojuma kvalitāti raksturojošās pazīmes, nepieciešams izmantot rezultātus no vairākām stādīšanas vietām, kā arī atlasī pamatot ar pēcnācēju pārbaužu stādījumu rezultātiem.



- ▨ visu koku dati no viena eksperimenta / data from all trees, single experiment;
- ▤ visu koku dati, aprēķins no 2 eksperimentiem / data from all trees, joint analysis of 2 experiments;
- ▲ valdaudzes koku dati no viena eksperimenta / data from dominant trees, single experiment;
- valdaudzes koku dati, aprēķins no 2 eksperimentiem / data from dominant trees, joint analysis of 2 experiments.

3.2. attēls. Ģimeņu vidējo vērtību iedzimstamības koeficients 21-36 gadus vecos parastās priedes iedzimtības pārbaūžu stādījumos

Fig. 3.2. Family heritabilities in 21-36 year old Scots pine progeny tests

Izmantojot vairākas stādīšanas vietas un, ja iespējams, arī stādījumu ierīkošanas gadus, zemāka ir varbūtība zaudēt visa darba rezultātus kādu ekstrēmu klimatisku faktoru vai cilvēka darbības rezultātā. Turklāt šādi var novērtēt arī konkrētu faktoru ietekmi uz ģimeņu ranžējumu. Ņemot vērā prognozes par sagaidāmajām globālajām klimata apstākļu izmaiņām nākotnē, kopējā ģimeņu ranžējuma veidošanā rezultātiem no stādījuma ar attiecīgo apstākļu kombināciju iespējams piešķirt augstāku vērtību (koeficientu), tādējādi atlasot paredzamajiem apstākļiem piemērotāku materiālu.

3.3. Ekonomiskais vērtējums

Ekonomiskā analīze vienotā sistēmā apvieno selekcijas darbus, sēklu plantāciju ierīkošanu, apsaimniekošanu, kā arī gala produktu – mežaudzi. Matemātiskais modelis paredzēts viena selekcijas cikla novērtēšanai, pēc kontrolētās krustošanas salīdzinot 3 alternatīvas koku atleasei sēklu plantācijām un selekcijas darba turpināšanai:

- 1) fenotipiskā (FEN) atlase tiek veikta kontrolētās krustošanas pēcnācēju ģimeņu ietvaros pēc koku fenotipa;

- 2) ģimeņu-klonu (VEĢ) atlases gadījumā katras kontrolētās krustošanas ģimenes ietvaros tiek izvēlēti kandidāti, veikta to veģetatīvā pavairošana, klonālo iedzimtības pārbaūžu ierīkošana un pēc šo pārbaūžu rezultātiem labākā kandidāta (1 no katras ģimenes) atlase;
- 3) ģimeņu (ĢEN) atlases gadījumā katras kontrolētās krustošanas ģimenes ietvaros tiek izvēlēti kandidāti, veikta to ziedēšanas stimulēšana sēklu ieguvei un brīvapputes pēcnācēju iedzimtības pārbaūžu stādījumu ierīkošanai. Labākā kandidāta atlase tiek veikta pēc šo pārbaūžu rezultātiem.

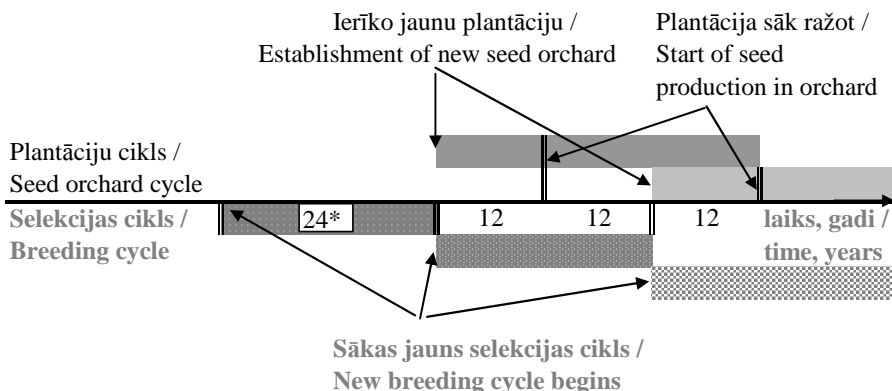
Turpmāk tekstā atšķirīgie atlases gadījumi (FEN, VEĢ, ĢEN) tiks apzīmēti kā selekcijas alternatīvas, jo analīzes mērķis ir izraudzīties vienu no tiem nākamā (otrā) selekcijas cikla izpildei.

Modelis veidots vienam pilnam selekcijas ciklam un tas ietver:

- 1) kontrolēto krustošanu (materiāla atlasi, identifikāciju, ziedēšanas fenoloģijas novērojumus, putekšņu ievākšanu, krustošanu, sēklu ievākšanu);
- 2) pēcnācēju pārbaūžu ierīkošanu (platību izvēli, marķēšanu, augsnes sagatavošanu, stādīšanu stādu identifikāciju, saglabāšanās kartēšanu, stādījuma papildināšanu, platību stacionāro marķēšanu);
- 3) pēcnācēju pārbaūžu kopšanu (saskaņā ar mežsaimniecisko darbu praksi);
- 4) pēcnācēju pārbaūžu uzmērīšanu (ieskaitot datu ievadi un apstrādi).

Konstatēts, ka sēklu plantācijas izmaksu diskontētās vērtības 2-6 reizes pārsniedz selekcijas izdevumu diskontētās vērtības, reizē ar to plantācijas optimālais ražošanas laiks ir samērā īss (apmēram 20 gadi). Turklāt, jo augstāks selekcijas efekts un lielākā platībā tiek izmantots no plantāciju sēklām iegūtais stādmateriāls, jo īsāks ir sēklu plantācijas optimālais izmantošanas periods: ātrāk atmaksājās ieguldītie līdzekļi un izdevīgāka ir esošās nomaīna ar jaunu – augstākas uzlabojuma pakāpes plantāciju. Tādēļ arī jaunas sēklu plantācijas ierīkošana plānota vienlaikus ar selekcijas cikla pabeigšanu. Tās ražošana sāksies (iespeja no sēklām iegūt pirmos stādus) – pēc 12 gadiem. Tas nozīmē, ka sēklu ieguves nepārtrauktības nodrošināšanai jauna plantācija jāierīko 12 gadus pirms vecās plantācijas izmantošanas pārtraukšanas, šajā periodā uzturot gan jauno, vēl neražojošo, gan veco, ražojošo plantāciju (3.3. att.).

Aprēķinos pieņemts, ka papildus izmaksas, salīdzinot ar dabisko atjaunošanos, ietver: uzlabota stādmateriāla cenu, augsnes sagatavošanu, stādīšanu, 2 papildus agrotehniskās kopšanas. Stādmateriāla cena palielināta tā, lai ar tās palīdzību 10 gadu periodā (diskonta likme 11%) pie esošā priežu stādu ražošanas apjoma nosegtu selekcijas darba un sēklu plantāciju ierīkošanas un uzturēšanas diskontētās izmaksas. Reizē ar to gala rezultātā (mežaudzē) aprēķinātā diferenciālā starpība ir meža īpašnieka diferenciālais ieguvums (peļņa vai samazināti zaudējumi), kamēr stādu audzētājam un selekcijas procesa uzturētājam tas nerada papildus izdevumus, bet arī nedod ienākumus. Kopšana un papildināšana atsevišķos gadījumos var būt nepieciešama arī platībās ar dabisko atjaunošanos, taču tas nav ņemts vērā. Tādejādi modelī tiek salīdzināta maksimālā izmaksu atšķirība: starp atjaunošanu stādot un dabisko atjaunošanos.



*selekcijas cikla garums (24 gadi) pieņemts atbilstoši ģimeņu-klonu atlasei (VEĢ) nepieciešamajam / length of breeding cycle (24 years) as necessary for selection according to family-clone tests (VEĢ).

3.3. attēls. Selekcijas cikla un sēkļu plantāciju ierīkošanas cikla sasaiste

Fig. 3.3. Connection between breeding cycle and seed orchard cycle

Aprēķinot iegūstamo papildus krāju no mežaudzes, kas atjaunota ar selekcionētu materiālu, salīdzinājumā ar dabiski atjaunojušos mežaudzi, ņemts vērā gan tieši 2. selekcijas ciklā sasniegtais, gan jau 1. ciklā iegūtais selekcijas efekts. Pirmajā selekcijas ciklā iegūtais efekts krājai pieņemts 15% (Baumanis u.c., 2002). Ja 2. selekcijas ciklā tieši iegūtais selekcijas efekts ir, piemēram, 20%, tad kopējais, aprēķinot izmantotais, ir $20\% + 15\% = 35\%$.

Tabulās 3.4., 3.5., un 3.6. atspoguļota tieši 2. selekcijas ciklā iegūtā selekcijas efekta vērtība.

Diferenciālā ieguvuma vērtību ietekmē vairāki faktori, viens no tiem ir bonitāte. Augstākas bonitātes platībās diferenciālais ieguvums no 1 ha ir lielāks nekā zemākas bonitātes platībās (3.4. tabula). Tas nozīmē, ka augstāka augsnes produktivitāte ne tikai nodrošina straujāku mežaudzes augšanu, bet arī palielina selekcijas darba pozitīvo rezultātu. Tāpat redzams, ka, neatkarīgi no bonitātes un izmantotās selekcijas alternatīvas, diferenciālais ieguvums mērķtiecīgi apsaimniekotās mežaudzēs (kombinējot selekcijas un mežkopības darba efektu) ir ievērojami (vidēji gandrīz 2 reizes) augstāks nekā tradicionāli apsaimniekotās. Salīdzinot selekcijas alternatīvas redzam, ka visos gadījumos augstākais diferenciālais ieguvums tiek sasniegts, izmantojot klonu pēcnācēju pārbaudes (VEĢ).

Ģimeņu-klonu atlase („VEĢ” selekcijas alternatīva) izmantota, novērtējot atšķirīga selekcijas efekta un diskonta likmes (%) ietekmi uz diferenciālā ieguvuma vērtību (3.5. tabula). Tabulas sastādīšanai vidējais diferenciālais ieguvums aprēķināts no katras atsevišķas bonitātes diferenciālā ieguvuma proporcionāli tās pārstāvēniecībai kopējā izcirtumu platībā 2001. – 2007. gadā.

Diferenciālais ieguvums L_s ha⁻¹ no krājas un kvalitātes uzlabojuma dažādas bonitātes audzēs
Differential gain L_s ha⁻¹ from improvement of yield and quality in stands of different yield classes

Mežkopības modelis / Silvicultural model	Bonitāte* / Yield class*	Selekcijas efekts 15% / Genetic gain 15%			Selekcijas efekts 25% / Genetic gain 25%		
		FEN	VEĢ	ĢEN	FEN	VEĢ	ĢEN
tradicionālais / traditional	III	48	56	30	116	147	79
mērķtiecīgais / targeted		106	134	72	227	297	160
tradicionālais / traditional	II	71	87	47	159	205	110
mērķtiecīgais / targeted		90	113	60	295	388	208
tradicionālais / traditional	I	71	88	47	169	219	117
mērķtiecīgais / targeted		133	170	91	338	446	240

*bonitāte pieņemta kā nogabala apstākļus raksturojošs parametrs un nav mainīta selekcijas efekta rezultātā / yield class according to classification used in Latvia, where I – best (highest); V – worst (lowest); in this case used to classify site quality and not changed in calculations as result of height growth improvement;

pieņemts, ka sēklu plantācijas ražošanas (un ievākšanas) periods ir 24 gadi un ik gadus tās pēcnācējus izmanto 1000 ha meža atjaunošanai / assumed, that seeds production (and collection) in orchard continues for 24 years and plants from these seeds are used to regenerate 1000 ha annually.

Konstatēts, ka gan tradicionāli, gan mērķtiecīgi apsaimniekoto mežaudžu grupā pie 5% diskonta likmes diferenciālais ieguvums vēl ir pozitīvs, bet pie augstākas likmes vairs nē. Likumsakarība ir spēkā arī fenotipiskās un ģimeņu atlasēs gadījumā, turklāt relatīvi inerta pret atšķirīgām selekcijas efekta vērtībām.

Ņemot vērā, ka izmantoti tikai diferenciālie ieņēmumi un izdevumi (bet ne visi), pozitīva vērtība pie 5% likmes nenozīmē, ka, izmantojot selekcionētu materiālu, iespējams mežsaimniecības ciklā pelnīt 5% gadā, bet gan, ka pat pie 5% likmes selekcionēta stādmateriāla izmantošana meža īpašniekam ir izdevīgāka (mazāki zaudējumi vai lielāka peļņa) nekā paļaušanās uz dabisko meža atjaunošanos.

Ģimeņu lielumi un pēcnācēju pārbaužu laiki (2.1., 2.2. tabula) atšķirīgām selekcijas alternatīvām izvēlēti tā, lai maksimizētu ieguvumu no 1 selekcijas darba gada, tādēļ absolūtās ģenētiskā ieguvuma vērtības ir atšķirīgas. Dažādu alternatīvu savstarpējā salīdzināšana veikta pie 20% ģenētiskā ieguvuma ĢEN alternatīvai, nolasot atbilstošās selekcijas efekta vērtības FEN (13%), un VEĢ (20%) alternatīvai no datorprogrammas (Danusevicius, Lindgren, 2002). Šiem selekcijas efektiem atbilstošās vērtības izmantotas selekcijas alternatīvu savstarpējai salīdzināšanai (3.6. tabula).

Diferenciālais ieguvums $Ls\ ha^{-1}$ no papildus krājas saistībā ar diskonta likmi un selekcijas efektu
Differential gain $Ls\ ha^{-1}$ from improvement of yield in relation to from discount rate and genetic gain values

Mežkopības modelis / Silvicultural model	$r_{\%}^*$	Selekcijas efekts, % / Genetic gain, %					
		5	10	15	20	25	30
Tradicionālais / Traditional	1	197	446	669	836	1092	1294
	3	27	71	96	138	193	218
	5	1	7	11	18	26	30
	7	-2	-1	-0	1	2	3
	9	-2	-2	-2	-1	-1	-1
Mērķtiecīgais / Targeted	1	283	566	933	1272	1537	1839
	3	56	93	143	257	356	400
	5	6	12	20	41	62	69
	7	-1	-0	2	5	9	10
	9	-2	-2	-1	-1	0	0

* $r_{\%}$ – diskonta likme / discount rate;

atspoguļota ģimeņu-klonu (VEĢ) atlase / family-clone selection alternative demonstrated; pieņemts, ka sēklu plantācijas ražošanas (un ievākšanas) periods ir 24 gadi un ik gadus tās pēcnācējus izmanto 5000 ha meža atjaunošanai / assumed, that seeds production (and collection) in orchard continues for 24 years and plants from these seeds are used to regenerate 5000 ha annually.

Selekcijas efekts 20% izvēlēts, jo tāds konstatēts pirmajā selekcijas ciklā dažādām koku sugām, t.sk. parastajai priedei (Andersson et al., 2006, Jansson, 2007). Nav pamata uzskatīt, ka ar pielietotajām selekcijas metodēm viena selekcijas cikla laikā būtu noplicināts selekcijas darba pamats – ģenētiskā daudzveidība; turklāt kontrolētā krustošana papildus nodrošina gēnu rekombināciju. Tātad nav iemesla uzskatīt, ka otrajā selekcijas ciklā sasniedzamais ģenētiskais ieguvums būs zemāks nekā pirmajā uzrādītais, ko apliecina arī kontrolēto krustojumu eksperimentu rezultāti.

Konstatēts, ka ģimeņu-klonu atlase nodrošina augstākās diferenciālā ieguvuma vērtības: pie diskonta likmes 3% tās ir robežās no 75 līdz 288 $Ls\ ha^{-1}$, turklāt vidēji 2.6 reizes lielākas par atbilstošām fenotipiskās un 1.9 reizes – par ģimeņu alternatīvas diferenciālā ieguvuma vērtībām. Tādēļ, cik iespējams, rekomendējams praksē pielietot šo shēmu, kas nodrošina arī īsāko laika periodu no selekcijas cikla sākuma līdz rezultātu realizācijai praksē.

Diferenciālais ieguvums $Ls\ ha^{-1}$ atšķirīgu selekcijas alternatīvu salīdzinājumam ar dabisko atjaunošanos
Differential gain $Ls\ ha^{-1}$ while using one of breeding alternatives in comparison to relying on natural regeneration

Mežkopības modelis / Silvicultural model	Ikgadējā apstādītā platība, ha / Annually planted area, ha	Selekcijas alternatīva / Breeding alternatives					
		FEN		VEĢ		ĢEN	
		P	P+Q	P	P+Q	P	P+Q
Tradicionālais / Traditional	500	29	35	75	91	40	49
	1000	49	55	110	126	59	68
	2500	61	67	131	147	70	79
	5000	65	71	138	154	74	83
	10000	67	73	141	157	76	85
Mērķtiecīgais / Targeted	500	57	71	194	222	104	119
	1000	76	90	229	256	123	138
	2500	88	102	250	277	134	149
	5000	92	106	257	284	138	153
	10000	94	108	260	288	140	155

P – ņemta vērā tikai papildus krāja / only gain in yield considered;

P+Q – ņemta vērā gan papildus krāja, gan kvalitāte / gain both in yield and quality considered;

aprēķinos izmantota 3% diskonta likme / interest rate 3% used;

pieņemts, ka sēkļu plantācijas ražošanas (un ievākšanas) periods ir 24 gadi / assumed, that seeds production (and collection) in orchard continues for 24 years.

Otra izdevīgākā ir ĢEN selekcijas alternatīva, taču tās realizācijai nepieciešams gandrīz 2 reizes ilgāks laika posms. Tajā pašā laikā nepieciešamības gadījumā 3. kārtas plantācijas iespējams ierīkot jau pēc 22 gadiem – vienlaikus ar fenotipiski augstvērtīgāko kandidātu atlasī. Aprēķini liecina, ka selekcijas efekts no 3. kārtas plantācijām ir aptuveni 50% no tā, kādu iespējams iegūt selekcijas cikla beigās. Tātad, ja kopējais selekcijas efekts ĢEN alternatīvai tiek prognozēts 20%, tad ierīkojot 3. kārtas plantācijas, tas sagaidāms 10% apmērā.

Jāatzīmē arī, ka rezultātus no ģimeņu atlasē tik lielā mērā neietekmē iespējamās eksperimenta neprecizitātes, kā rezultātus no fenotipiskās atlasē. Kā norādīts 3.2. nodaļā, atlasī veicot pēc pēcnācēju pārbaužu rezultātiem, daudz efektīvāk nekā pēc fenotipa iespējams nodrošināt kvalitātes parametru uzlabojumu. Kvalitātes uzlabojums šajā modelī aprēķināts, palielinot vērtīgākās stumbra daļas (bezzaru baļķa) procentuālo apjomu no stumbra tilpuma, ievērojot 3.1. nodaļā aprakstīto saikni starp koku augstumu un pirmā zaļā zara augstumu. Šis kvalitātes uzlabojums nodrošina diferenciālā ieguvuma palielinājumu vidēji par 12%, taču praksē ieguvums no

kvalitātes pazīmju uzlabojuma selekcijas procesā varētu būt arī lielāks, ņemot vērā, ka aprēķinā nav ietverti tādi kritēriji kā līkumainība, zaru resnums un zaru leņķis.

Augstāku diferenciālo ieguvumu no hektāra iespējams sasniegt, ja selekcijas darba rezultāts – uzlabots meža reproduktīvais materiāls – tiek pielietots meža atjaunošanā iespējami plašākā teritorijā.

SECINĀJUMI UN IETEIKUMI PRAKSEI

1. Valdaudzes koku augstumam konstatēta augstāka iedzimstamības koeficienta vērtība ($h^2=0.43$) nekā koku caurmēram ($h^2=0.18$) un stumbra tilpumam ($h^2=0.21$). Pirmā zaļā zara augstuma iedzimstamības koeficients ($h^2=0.20$), nedaudz pārsniedz zaru diametru un resnākā zara diametra/stumbra caurmēra attiecību raksturojošo pazīmju vidējo iedzimstamības koeficienta vērtību ($h^2=0.16$). Konstatētās iedzimstamības koeficienta vērtības kontekstā ar aditīvās ģenētiskās mainības variācijas koeficientiem liecina par ievērojamu selekcijas darba potenciālu ne tikai priežu audžu produktivitātes, bet arī kvalitātes paaugstināšanā.
2. Ģimeņu vidējo vērtību iedzimstamības koeficients, ko izmanto aprēķinot selekcijas efektu no atlasē pēc pēcnācēju pārbaužu rezultātiem, ir vidēji 1.6 reizes augstāks nekā iedzimstamības koeficients, ko izmanto selekcijas efekta aprēķinam no fenotipiskās atlasē. Atšķirība ir īpaši izteikta koku zarojuma kvalitāti raksturojošām pazīmēm. Tādēļ materiāla atlasē turpmākā selekcijas procesā ieteicams veikt, pamatojoties uz pēcnācēju pārbaužu rezultātiem.
3. Koku skaits ģimenē stādījumos ar vidējo vecumu 28 gadi cieši saistīts ar saglabāšanos pirmajos gados pēc iestādīšanas, ko var ietekmēt daudzi ne-ģenētiski (vides) faktori. Ja ieaugšanās atšķirību cēloņi nav zināmi vai arī tie nav saistīti ar selekcijas mērķiem, par galveno atlasē kritēriju jāizvēlas ar saglabāšanos iespējami nesaistītu pazīmi.
4. Atlase pēc koku augstuma nodrošina maksimālo selekcijas efektu produktivitātes parametriem, kā arī atsevišķu zarojuma kvalitātes parametru uzlabošanu: augstumam raksturīga cieša negatīva ģenētiskā korelācija ar resnākā zara līdz 2 m augstumam diametra/stumbra caurmēra attiecību ($r_a=-0.65$) un cieša pozitīva – ar pirmā zaļā zara augstumu ($r_a=0.94$). Ģenētiskā korelācija starp koku augstumu un zaru resnumu stumbra lejas daļā raksturojošām pazīmēm ir zemāka nekā koku caurmēra korelācija ar šīm pašām pazīmēm (attiecīgi $r_a=0.46$ un $r_a=0.71$). Tādēļ koku augstumu rekomendējams izmantot kā galveno atlasē pazīmi. Lai nodrošinātu vērtības samazinājumu zaru diametram stumbra lejas daļā, ir nepieciešami un pietiekami kā papildus atlasē kritēriju izmantot resnākā zara līdz 2 m augstumam diametru. Tāpat no turpmākā selekcijas darba izslēdzami koki ar līkumainiem stumbriem.
5. Ģenētiskā korelācija starp vienas un tās pašas pazīmes vērtībām dažādos eksperimentos ir augsta valdaudzes koku augstumam $r_b=0.80-0.89$ un resnākā zara līdz 2 m augstumam diametra /stumbra caurmēra attiecībai $r_b=0.82$. Tas liecina par nelielu selekcijas efekta samazinājumu, atlasē veicot vienā eksperimentā, bet

rezultātus izmantojot citam eksperimentam atbilstošos apstākļos. Zemas ģenētisko korelācijas koeficientu vērtības koku caurmēram ($r_b=0.26-0.86$) un zarojuma kvalitāti raksturojošām pazīmēm ($r_b=0.47-0.61$) liecina, ka precīzākai labāko ģimeņu atlasei pēc šīm pazīmēm nepieciešams lielāks iedzimtības pārbaūžu stādījumu skaits.

6. Selekcijas darba rezultāti tiek izmantoti meža atjaunošanā dažādos augsnes un klimatiskajos apstākļos (ekoloģiskajos fonos). Ņemot vērā genotipa-vides mijiedarbību raksturojošo parametru lielumus, vispārēji adaptēta selekcijas materiāla atlasei rekomendējams izmantot ne mazāk kā četrus atšķirīgās vietās ierīkotos pēcnācēju pārbaūžu stādījumus.
7. Zarojuma kvalitātes uzlabošanas iespējas veicot atlasī pēc fenotipa ir ievērojami zemākas nekā produktivitāti raksturojošām pazīmēm. Veicot atlasī pēc pēcnācēju pārbaūžu rezultātiem, uzlabošanas iespējas ir līdzīgas (attieciģi $h^2_f = 0.63$ un $h^2_f = 0.53 - 0.58$). Ja selekcijas darba mērķis ir gan produktivitātes, gan kvalitātes parametru uzlabošana, rekomendējams izvēlēties ģimeņu-klonu vai ģimeņu atlasī.
8. Augstākā atdeve no selekcijas darbā ieguldītajiem resursiem un īsākais selekcijas cikls – 24 gadi – raksturīģs ģimeņu-klonu atlasei. Tas liecina, ka ir lietderīģi turpināt pētījumas priedes veģetatīvās pavairošanas metoģu pilnveidošanā. Otru augstāko diferenciālo ieguvumu iespējams iegūt no ģimeņu atlasī izmantošanas, taču tās realizācijai nepieciešami 45 gadi. Veicot darbu pēc šīs alternatīvas, iespējams jau pēc 22-24 gadiem ierīkot 3. kārtas plantācijās, kurās var realizēt pusi no kopējā sagaidāmā selekcijas efekta.
9. Ekonomiski optimālais sēklu ievākšanas periods plantācijā ir samērā īss un to rekomendējams aizstāt ar jaunu, augstāka selekcijas efekta, plantāciju, tiklīdz materiāls tās ierīkošanai būs pieejams.
10. Meģa audzēšanas ciklā diferenciālais ieguvums no meģa atjaunošanas ar selekcionētu stādāmo materiālu, salīdzinājumā ar dabisko atjaunošanu, ir pozitīvs. Sakarģba ir spēkā pat tad, ja selekcijas darbu un sēklu plantāciju izmaksas tiek segtas paaugstinot stādu cenu un meģa atjaunošanā investētāģiem līdzekļiem pielietojot 5% diskonta likmi.
11. Selekcijas darbā un sēklu plantācijās ieguldģto investģciju ienesģgums pieaug, palielinoties iģgadģjai mākslģģi atjaunoto meģaudģu platģbai. Meģa atjaunošanai ar selekcionētu materiālu prioritāras ir augstākas bonitātes platģbas.

1. GENERAL DESCRIPTION

Topicality of the theme

Scots pine breeding in Latvia is close to the end of its first cycle: plus tree selection, establishment of progeny tests and seed orchards is accomplished. Results of this cycle provides a base of material and information for continuity of breeding work, demonstrating at the same time the length of period necessary from outset of breeding cycle until realization of results in practice – cone-producing seed orchards. In order to secure availability of seeds with higher values of genetic improvement at the time when current orchards will come to an end of their productive life, it is urgent to start the next breeding cycle. Second breeding cycle has been already started in Scandinavian countries with high economical importance of forest sector: Finland and Sweden. Therefore it is important to start this work also in Latvia in order to secure competitive capacity in market of forest reproductive material (could offer plants with appropriate degree of genetic improvement), and in longer term – increase of available wood resources. The role of tree breeding in providing sufficient wood resources for society in future is expected to increase. This is related to global tendencies – human population growth in numbers of people and increasing wealth is rising, therefore demand of wood products is also increasing; simultaneously demand to allocate forest areas for recreation and nature protection are also increasing, therefore leaving less forest area for productive function.

Material for the next breeding cycle should be selected from 21-36 year old progeny trials, established with high initial density and therefore having high effect for tree competition and low survival. It is urgent to develop sound selection criteria for ranking of families in these experiments. After controlled crossing of selected material new progeny trials must be established, this is expensive process. It is therefore important to determine optimal number of test sites for selection of breeding material with specific and general (in relation to soil and climatic conditions) adaptation.

It is important to notice, that only active tree breeding can offer material with: 1) high adaptability and productivity in a variety of different conditions, predicted in scenarios of Global climatic changes; 2) high adaptability to tolerate predicted extreme weather events, like severe droughts.

Long term, continuous and considerable investments are required to accomplish a tree breeding cycle and a achieve higher level of genetic gain in the shortest period of time. It is therefore important before beginning the next breeding cycle to compare different alternatives from an economic perspective and select the most appropriate, as well as to define further research directions that could increase efficiency and profitability of tree breeding.

Aim of the thesis

To evaluate and recommend methods for accurate and economically profitable implementation of a second breeding cycle for Scots pine in Latvia.

Research objectives

1. to provide criteria for evaluation of tree productivity and quality for selection of best families as material for second breeding cycle;
2. to estimate number of progeny test sites necessary for accurate calculation of genetic parameters and selection of families appropriate for a particular region;
3. to evaluate economic efficiency of tree breeding work and recommend the most profitable alternative for next breeding cycle.

Scientific novelty

Results from complex analysis in a number of relatively old (on average 30 years) Scots pine open pollinated progeny trials for a high number of quantitative measured branch traits have not been published previously. Additional novel information is data about the influence of genotype-environment interaction on quantitative measured branch traits in Scots pine trials at this age. Economic analysis of tree breeding has recently been performed in Finland (Ahtikoski, 2000) however in this work comparison among different tree breeding alternatives was not made.

Joint analysis of data from all Scots pine plus-tree and qualitative stand tree open-pollinated progeny trials, estimating values of genetic parameters, selection criteria and methods for selection of qualitative and productive material for seed orchards and breeding populations has not been performed in Latvia. Also analysis of genotype-environment interaction in order to estimate number of test sites needed has not been previously performed in Latvia. In this study for the first time in Latvia economic analysis, linking tree breeding and seed orchard activities with their aim – improved forest stand and comparing different tree breeding alternatives, has been performed.

Practical significance

Results of research carried out in this thesis will be used in the elaboration of tree breeding program for joint-stock company “Latvian State Forests”, providing effective methods for the implementation of the next breeding cycle. It will result in cost-effective continuity of tree breeding work, securing availability of material with higher genetic value for establishment of next generation seed orchards and through that – improvement of growth and productivity of planted forests.

Structure and coverage of thesis

Chapter 1 contains summary of theoretical studies and principles, essential for development of Scots pine breeding plan. In this chapter mainly aspects, that cannot or need not to be solved based on data from progeny trials in Latvia, are covered. In the first sub-chapter material available for initiation of second breeding cycle has been described; in the second – tree breeding schemes, in context with their use in different countries are analyzed; in the third – the number of trees in breeding population and division into sub-populations is justified; in the fourth – comparison among crossing schemes and selection methods are made and the most appropriate for the situation in Latvian are recommended, in the fifth – aspects of progeny trials are analyzed; in the sixth – issues related to selection age are covered and recommendations made for Scots pine trials in Latvia; in the seventh – the development of selection index is analyzed and aspects that need further studies indicated.

Chapter 2 contains detailed description of trials included in this study, methods used for data collection and statistical analysis.

Results of studies are described in **chapter 3**. In the first sub-chapter, based on analysis of values of genetic parameters and correlations for traits describing tree productivity and stem quality, criteria for selection of material for the second breeding cycle have been recommended. In the second sub-chapter indicators of genotype x environment interaction effect have been analyzed and necessary number of test sites recommended. In the third sub-chapter theoretical and empirical results have been combined and economical comparison of alternatives for the second breeding cycle of Scots pine in Latvia carried out.

This thesis contains 110 pages; information has been summarized in 22 tables and 26 figures; 270 literature references used.

Approbation of research results

Research results have been presented in six international and two national conferences. Three articles have been published and one accepted for publication in proceedings of international conferences. Four articles have been published in national scientific journals. Research results have been included in three project reports.

2. MATERIAL AND METHODS

Research work is based on data from 22 experiments, containing open-pollinated progenies of Latvian Scots pine plus-trees and qualitative stand trees. It includes 17 experiments located in Latvia (at the age of 21-36 years, average survival 35%) and 5 in Sweden (at the age of 14-17 years, average survival 65%). Experiment numbers, used in text and tables, are derived from “Register of long term scientific experiments” (Baumanis et al., 2006) and “Register of Swedish tree breeding experiments”.

Trials in Latvia were established with initial density 5000 trees ha⁻¹ (spacing 2x1 m), in Sweden: experiment Nr. 1111 with density 2500 trees ha⁻¹, other – with density 6600 trees ha⁻¹. Thinning had never been carried out in most (17 out of 22) experiments.

Altogether open-pollinated progeny families of 834 trees were assessed, that is 97% from total number of Latvian pine families in experiments older than 5 years. Together 36400 trees at the age of 14 to 36 years have been measured.

Height (**h**, m) and diameter (**d**, cm) at breast height (1.3 m) of all trees in all trails have been measured. In experiments in Latvia stem straightness (**sb**) and branch thickness (**zb**) have been assessed in 3 grades, where 1 – thin branches, straight stem, 3 – thick branches, stem with more than 1 bend. Bend is counted, if deviation from supposed vertical line along stem edge exceeds 5 cm. Branch thickness is evaluated relatively – in comparison with other trees with similar diameter in the same experiment. In experiments in Sweden evaluation of stem straightness (**sb**) have been made in 5 grades, where 1 – straight stem, 5 – stem with more than 2 bends. Branch thickness was assessed in 9 grades, where 1 – very thin, 9 – very thick branches. Diameter of thickest branch up to 2 m height (**zd**, mm) has been measured in most (20 out of 22) of experiments. For more detailed analysis in 5 experiments diameters of all branches in whorl, closest to breast height (1.3 m) without spike knots and other defects, have been measured parallel to stem axis, 1 cm from stem edge (**zd1**, mm – diameter of thickest branch in whorl, **zd2**, mm – diameter of second thickest branch in whorl etc.). In these experiments also height up to first living branch (**hzz**) was measured. Stem volume (**tilp**, m³) has been calculated according to equation derived by I Liepa (1996); also average branch diameter in whorl (**zddvid**, mm), sum of branch diameters in whorl (**zdsun**, mm) and branch (thickest) diameter/stem diameter ration (**zdprocx**, %) were calculated.

Variance components calculated with SAS proc mixed, using linear model:

$$Y_{ijkl} = \mu + t_i + b(t)_{ij} + f_k + ft_{ik} + fb(t)_{ijk} + e_{ijkl}, \quad (1)$$

where:

- Y_{ijkl} – measurement l in trial i , block j , for family k ;
- μ – trial mean;
- t_i – fixed effect of trial i (if replicated in several trials);
- $b(t)_{ij}$ – fixed effect of replication j (within trial i);
- f_k – random effect of family k ;
- ft_{ik} – random effect of family k and trail i interaction;
- $fb(t)_{ijk}$ – random effect of family k and block j (within trail i) interaction;
- e_{ijkl} – random error term for measurement $ijkl$.

Calculations were made using only data from dominant (1.-3. Kraft class) trees, if not noted otherwise. Individual tree heritability, used for calculation of genetic gain from within-family forward selection, family heritability, used for calculation of genetic gain from backward selection, as well as other genetic parameters are calculated according to principles and formulas of quantitative genetics (Falconer,

Mackay, 1996; Lu et al., 2001; Roff, 2001). Breeding values calculated with SAS proc mixed/solution function, using BLUP (Best Linear Unbiased Prediction) method (White, Hodge, 1989).

Average values of genetic parameters from several results of single experiment analysis calculated according to formula (Haapanen et al., 1997):

$$x = \frac{\sum_i^n x_i w_i^{-1}}{w^{-1}}, \quad (2)$$

where:

x_i – value of genetic parameter in i^{th} experiment;

w_i – standard error of genetic parameter in i^{th} experiment.

Family heritability standard error were used for calculations of average value for coefficient of additive genetic variation (cv_a), coefficient of phenotypic variation (cv_{pi}) and coefficient of family mean phenotypic variation (cv_{pt}).

K-coefficient, used to estimate number of necessary progeny testing sites, calculated according to formula (Lindgren, 1984):

$$K = \sigma_{ft}^2 \sigma_f^{-2}, \quad (3)$$

where:

σ_f^2 – family variance;

σ_{ft}^2 – family-trial interaction variance.

Economic comparison of alternative plans for next breeding cycle was carried out according to models based on universally recognized economical criteria such as net present value (Klemperer, 1996) and using a differential approach (Ahtikoski, 2000). The differential approach is based on the principle that only positions of incomes and expenses, which differ between compared alternatives, are considered. Differential gain (income) in the model is represented by additional amount (yield) and quality of raw material from stand regenerated by breeding material in comparison to naturally regenerated stands. Stand development and thinning regime are predicted according to models developed by professor P. Zālītis for traditional (high initial density, late first thinning) and targeted (low initial density, early first thinning) silvicultural systems for sites of different yield classes.

Clearcutting time (stand age) is defined by target diameter in particular yield class according to current legislation in Latvia. Assortment prices and dimensions (length and top diameter) of assortments stated according to information from JSC “Latvian State Forests” (prices from year 2006) and amount of different assortments calculated according to algorithm developed by professor R. Ozoliņš. Differential gains are calculated with the assumption, that selection differential for yield and quality (in percent) is constant in thinnings and clear-cuts.

Differential costs are represented by expenses of planting material, soil preparation, planting, and two extra cleanings as well as by the expenses of tree breeding and seed orchard establishment and maintenance. Scale and timing of tree breeding works used for calculations in different breeding alternatives are represented in tables 2.1 and 2.2.

3. RESULTS

3.1. Selection criteria

Defining selection criteria is the main prerequisite for selection of parent-trees for next breeding cycle. Tree productivity can be characterized by directly measured traits – height, diameter – or calculated traits – stem volume, yield. It is important to choose a productivity indicator, which has positive or weak correlation with quality traits, to facilitate easy selection of both qualitative and fast growing families and trees. Tree quality traits in Scots pine progeny trials in Latvia have not been studied in great detail so far, however, now, when trials are approaching 1/3 of rotation age and material should be selected for the next breeding cycle, such analysis is both possible and crucial. Evaluation should give an idea about the extent to which branch thickness and other traits influencing intensity of natural pruning can be influenced via tree breeding. It is also important to estimate the minimal number of traits necessary to measure for characterization of external (branch) quality of tree.

Main selection criteria could be only trait having high heritability and additive genetic coefficient of variation. These prerequisites secure the possibility to change (increase or decrease) trait values in the next generation via selection.

Highest heritability from traits characterizing productivity (h, d, tilp) is for tree height (Table 3.1.). It is the same also if data from all trees (not only dominant) are included in analysis, however then heritabilities are lower: in average from experiments Nr. 33, 34, 36, 37, 38, 39, 46, 234, 235, 351 for tree height $h^2=0.20$, diameter $h^2=0.07$ and stem volume $h^2=0.11$. Height, especially for dominant trees, is less influenced by competition among trees than other traits are; therefore phenotypic variance of this trait is lower and genetic variance – proportionally higher. Conclusion: for accurate selection of the most productive families and trees, height should be used as the main trait.

Heritability of stem straightness in experiments at the age of 14-17 years, where this trait is evaluated in 5 grade scale, is similar to heritability of stem diameter. However, in experiments at the age of 21-36 years, where 3 grade scale is applied, heritability of stem straightness is almost 2 times lower than for stem diameter. This result indicates that a 3 grade scale has too low accuracy for proper evaluation of this trait. A similar conclusion can be drawn from results of branch evaluation in 3 grades in experiments at the age of 21-36 years (Table 3.1.) At the same time application of a 9 grade scale resulted in higher heritability for branch thickness evaluated in grades as for measured diameter of thickest branch. This could be result of a fact, that visual assessment of branch thickness is based on branches at different heights, but measured – just in the lower part of trunk (up to 2 meters) that represents mainly one particular growth period (stage).

Diameter of thickest branch up to 2 m height represents maximal branch thickness in this stem section, since at the age of evaluation for all trees in all experiments only

dry branches in this part of trunk can be found. Therefore diameter of thickest branch can be considered as good indicator of quality in the lowest (most valuable) part of tree and used as selection criteria. Heritability for thickest branch up to 2 m height is similar as for stem diameter. Analysis of diameters of all branches in whorl closest to breast height reveal that heritability for diameters of the 2 thickest branches and average branch diameter in this whorl are similar. Lower heritability is detected for diameter of the third thickest branch, indicating that it has lower relevance in detection of genetic differences in branch quality among families.

Branch diameter/stem diameter ratio has approximately the same heritability as diameter of thickest branch. This ratio is an important indicator of branch quality – thinner branches for thicker stem is related to higher intensity of natural pruning and faster healing over of branch scars. It means that a thicker layer of branch-free wood and a longer branch-free stem section will be formed.

Indicator for length of branch-free section at mature age can also be height up to first green branch at young (14-36 years) age: as the younger the tree when a particular branch dries up, natural pruning will occur earlier and therefore increase the probability, that at mature age the scar of this branch will be already healed over. Heritability of height up to first green branch for dominant trees at the age of 27-33 years is slightly higher than heritability for diameter, indicating high potential of breeding work to improve this trait and through that, most likely, also increasing the branch-free part for trees at mature age.

Another indicator of the intensity of natural pruning can be the number of branches per whorl: it was found that in experiments at the age of 14-17 years the average number of branches in the whorl closest to breast height is 7.2, but at the age of 27-33 years – 6.1. However, heritability of this trait in older experiments, where natural pruning has already started, is low ($h^2=0.07$).

Family heritability is used to calculate genetic gain from backward selection (based on progeny test results). Values of family heritabilities follow the same trend but are in average 1.6 times higher than values of individual tree heritabilities. This ratio reflects additional gain obtained by using progeny testing and backward selection in comparison to phenotypic section. Most pronounced differences in this respect are for quality traits (Table 3.1.).

Differences in survival (and therefore in competition conditions) can have notable influence to quality and growth (d, tilp) traits. High survival is important from practical perspective – to minimize investment in forest regeneration, especially since number of trees planted per ha is low and costs of supplemental planting high. In the first years after plantation establishment survival can be significantly influenced by factors not related to genetics: quality of plants and soil preparation, quality and timing of planting, quality of cleaning, climatic conditions. However, survival to same extent is influenced also by genetically controlled resistance against biotic and abiotic stress factors. Survival in the first years can notably influence number of trees at the age of 20-30 years: for example, in experiment Nr. 34 strong and significant ($r=0.78$, $\alpha =0.01$) correlation for number of trees at the age 6 and 34 years was found. Heritability of

survival, calculated in experiments Nr. 30, 32, 37, 39, 41, 235 and 1111 is rather high $h^2=0.24$. Even so, survival is not recommended to be used as selection criteria unless cause of differences in survival is known and related to breeding objectives. Therefore it is recommended in new progeny trials to map survival in the first years, denoting also causes of death of plants, and to utilize this information at the time of their evaluation. In older trials, where causes of survival in most cases are not known, selection criteria having weaker association with number of trees should be preferred.

Connection between number of trees and other traits is evaluated based on family mean correlations. Yield is strongly determined by number of trees ($r^2=0.73$), less – by mean tree height ($r^2=0.27$), average diameter of trees ($r^2=0.1$) and stem volume ($r^2=0.1$). It means that in trials with high initial density, high competition among trees and low survival, even a few additional trees can cause notable changes in calculated family yield, therefore total yield can not be recommended as main selection criteria. Yield of dominant trees is much more weakly related to number of trees ($r^2=0.16$), this trait has also weak connection with average height and diameter of all trees and average stem volume of all trees ($r^2=0.22$, $r^2=0.14$ and $r^2=0.19$ respectively), but strong – with height, diameter and stem volume of dominant trees ($r^2=0.52$, $r^2=0.96$ and $r^2=0.98$ respectively). Average height of dominant trees has weak connection with the number of trees ($r^2=0.14-0.24$), but strong – with average height of all trees ($r^2=0.87$).

Height of dominant trees at family mean level is less connected with branch diameter than diameter of dominant trees or total yield. Analysis of data from experiments Nr. 28, 30, 31, 32 reveals that positive correlation among height of dominant trees and traits characterizing branch thickness (zd1, zd2, zd3, zdvid) is notably (on average 2.8 times) lower than correlation among traits characterizing branch thickness and yield, stem volume or diameter of dominant trees. Similarly height of dominant trees has a slightly stronger negative correlation with branch diameter/stem diameter ratio and notably (4 times) stronger positive correlation with height up to the first green branch than other traits characterizing productivity. Considering the aim of Scots pine breeding – simultaneous improvement of both productivity and quality – height of dominant trees as a selection criteria is recommended, since it has from a breeding perspective positive correlation with traits characterizing branch thickness and natural pruning intensity. Wood volume among families can be compared using yield of dominant trees that is much less influenced by number of trees than total yield.

Influence of selection by particular trait on values of other traits in the next generation can be calculated using genetic correlation (r_a), summarized in Table 3.2. Tree height has an almost twice weaker positive genetic correlation with most traits characterizing branch thickness (zd, zd2, zd3, zdvid) than diameter. Also negative genetic correlation with branch diameter/stem diameter ratio (zdprocx) is notably stronger for tree height than for diameter. A similar relationship has been found also in group of 14-17 year old experiments, where also has been noted, that negative genetic

correlation among branch diameter assessed in grades (zb) and height is stronger than among zb and stem diameter.

Tree height has a stronger genetic correlation with height up to first green branch than diameter. Long stem section up to first green branch in young age is important because it increases probability to gain long branch-free stem part in mature age, which is one of the most important character for high value of logs. At the same time long green crown ensures faster radial growth, therefore faster over-healing of branch scars. Therefore priority in selection process should be given to families with a larger total tree height and height up to the first green branch even if also heaving a higher proportion of green crown of total tree height. Height up to the first green branch has a strong negative genetic correlation with branch diameter/stem diameter ratio ($r_a=-0.72$) that emphasizes the need to select trees with relatively thin branches in order to have intensive natural pruning. Also number of branches per whorl and height up to the first green branch has negative genetic correlation ($r_a=-0.62$). That is in accordance with previously described facts and indicates that a long green crown contributes to faster over-healing of branch scars.

Genetic correlation among traits characterizing branch thickness (zd1, zd2, zd3, zdvid, zdsum, zdprocx) in experiments at the age of 27-33 years is strong ($r_a=0.71-0.99$). Similarly in experiments at the age of 14-17 years strong genetic correlation has been found among diameter of thickest branch up to 2 m height and branch thickness evaluated in grades ($r_a=0.77$). From these facts it can be concluded, that diameter of thickest branch up to 2 m height can be used as an indicator to characterize overall branch quality of trees and consequently also as selection criteria.

Choice of selection criteria has a notable influence on the result of breeding work that can be demonstrated as changes in genetic gain. Genetic gain at 10% selection intensity has been evaluated, since it is the intensity that can be applied in practice for selection of material (progeny tested parent trees) for the next round seed orchards. Direct selection (only by particular trait) ensures genetic gain ($\Delta g, \%$) for traits characterizing branch thickness (zd, zd1, zd2, zd3, zdvid, zdsum) from 8.4 to 12.4% (average 11.1%). That is similar as for tree height (9.4-13.8%) and diameter (8.5-11.5%). Genetic gain in branch diameter/stem diameter ratio and height up to first green branch is lower ($\Delta g=7\%$).

Correlated genetic gain ($\Delta cg, \%$) for traits characterizing branch thickness on average is lower if selection is performed by height rather than by stem diameter ($\Delta cg=6.5\%$ and $\Delta cg=7.7\%$ respectively), with the exception of correlated gain for diameter of thickest branch in the whorl closest to breast height. Similarly selection by height ensures notable decrease of branch diameter/stem diameter ratio ($\Delta cg=-10.5\%$), increase of height up to first green branch ($\Delta cg=8.9\%$) and decrease in branch thickness evaluated in grades ($\Delta cg=-11.7\%$), therefore improving intensity of natural pruning. Selection by diameter has negligible influence to mentioned indicators of natural pruning.

Stem straightness is similarly affected by selection by height or diameter: in experiments at the age of 14-17 years from a tree breeding perspective negative, in

older trials – positive (higher frequency of trees with straight stems in selected material compare to test average).

In the group of older experiments (21-36 years) where heritability of stem diameter and stem volume is low, selection by tree height ensures higher genetic gain for these traits than direct selection (by stem diameter and volume respectively).

It can be concluded, that selection by tree height ensures maximum genetic gain for traits characterizing productivity (h, d, tilp) as well as improvement in several branch quality traits (dzprocx, hzz, zb). Simultaneously branch thickness in lower part of stem is increasing; however, the increase is smaller than if selection would be made by stem diameter. Therefore tree height is recommended as the main selection criteria. To ensure the decrease of branch thickness in the lower part of the stem, the diameter of the thickest branch up to 2 m height should be used as additional selection criteria. Also trees with crooked stems should be marked and excluded from further tree breeding activities.

3.2. Genotype-environment interaction

Scots pine progeny trials in Latvia are mostly (73% of cases) established on 3 forest types on dry, relative poor sandy soils. Based on analysis of data from these experiments trees are selected for establishment of seed orchards, which are supposed to produce seeds for all sites suitable for pine planting – 10 forest types. It must be considered also, that variation exists among compartments in one forest type as well as among years of planting, further increasing differences in conditions where material from seed orchards will be utilized.

Quality and productivity of trees are characterized by quantitative traits – influenced by large number of genes. Probably the same level of a particular trait, e.g. height at certain age, in different conditions is influenced by a different complex of genes. Therefore it is even more important to study if families selected as the best in several forest types will be also the most appropriate in other forest types.

Analysis of family rank correlation among experiments Nr. 34 and 234 indicates a potentially important influence of genotype-environment interaction on results in progeny trials. For detailed analysis of this influence 10 pairs of experiments have been used, having at least 25 families in common (number of families in common noted in brackets): Nr. 34-Nr.234 (30); Nr. 36- Nr.39 (27); Nr. 38-Nr.39 (27); Nr. 41- Nr.235 (34); Nr. 39-Nr.235 (48); Nr. 28-Nr.29 (234). In addition, calculations have also been made also in a set of 3 experiments (Nr. 30, 31, 32) having 80 families in common. Type B genetic correlation (genetic correlation of values of traits among the same families in different planting sites) is used as an indicator of genotype-environment interaction. Strong type B genetic correlation for height of dominant trees ($r_b=0.80-0.89$) indicates small decrease of genetic gain for these trait if selections are made in one experiment and results utilized in sites similar to other experiment (Table 3.3.). Tree diameter has notably lower values of type B genetic correlation ($r_b=0.26-0.86$) than height. Partly this could be explained by low heritability of diameter: the lower the

heritability is, a larger proportion of total variance is influenced by random, non-genetic factors, decreasing probability to detect high r_b values. Therefore only data from experiments with high accuracy (well replicated, high number of trees per family, low variation of non-genetic factors) can be used for calculation of type B genetic correlations for decisions about the necessary number of trials for precise progeny testing.

Branch diameter (zd, zd1, zd2, zd3) has lower type B genetic correlation values ($r_b=0.55-0.61$) as tree height, but slightly higher as other traits characterizing branch thickness (zdvid, zdsum $r_b=0.46$). Stem straightness has highest values of type B genetic correlation ($r_b=0.83$) from all traits describing stem quality; it indicates that this trait is less affected by site conditions.

Utilization of data from all trees leads to notably lower values of type B genetic correlations as if only data from dominant trees are used. Especially pronounced is this difference for branch diameter/stem diameter ratio ($r_b=0.57$ and $r_b=0.82$ respectively).

Family mean correlations among trials are on average approximately 2 times lower than type B genetic correlations; especially pronounced are these differences for traits describing branch thickness. Low correlations point out the necessity to use information from several progeny trials in different locations as the basis for selection of the best trees for seed orchards and further breeding work.

Application of results from 2 trials when selecting the best families reduces genetic gain for height of dominant trees by 30% in comparison to the theoretical maximum (number of experiments representing all variation of soil and climatic conditions in region). If data from all (not only dominant) trees are used, reduction is notably higher (49%), but in younger (14-17 years) experiments reduction is lower (26%). Similarly analysis of experiments (21-36 years) demonstrate, that utilization of data from 2 or 3 trials reduces the expected genetic gain for traits characterizing branch thickness by at least 50%, but analysis of younger experiments (14-17 years) shows reduction of only 24% (similar to reduction of genetic gain for height). It confirms an already previously indicated trend: traits characterizing branch thickness are more sensitive to differences in competition status and therefore it is harder to reveal genetically determined differences, especially in older trials. Analysis shows, that in order to minimise reduction of expected genetic gain progeny trials should be established in at least 4 planting sites.

To estimate the number of planting sites necessary for accurate progeny testing, Lindgren (1984) recommends using K-coefficient (formula 3). In Latvian Scots pine trials for tree height average K value is 0.34 (values in range from 0.2 to 0.6), that indicated the necessity for only one trial. Similar values of K coefficient are noted in younger (14-17 years) experiments and experiments Nr. 30, 31, 32; however, in older trials $K=4.5$, indicating the necessity for 3 testing sites. Low values of K coefficient is for height up to first green branch (0.1), number of branches per whorl (0.2), higher – for stem volume (1.4) and traits characterizing branch thickness (on average 1.7), indicating the necessity for progeny testing at 2 sites. K value for all traits for at least

one pair of experiments exceeds 2, indicating the need for progeny testing in at least 2 experimental sites.

It is important to note, that none of progeny trials included in analysis is established on wet mineral or peat soils, which most likely would increase differences in family ranking. Additional difficulties for interpretation are: practical selection is made simultaneously for several traits; additionally, it is practically impossible to calculate the probability of total loss of an experimental site due to biotic or abiotic damages.

Based on the above-mentioned results and arguments it could be concluded, that progeny trials should be established in at least 4 experimental sites. If a two stage selection strategy (phenotypic pre-selection followed by progeny testing of candidates) has been chosen, then for the first stage 1-2 test sites can be used, but for the second stage a larger number of sites (4-6) is necessary.

The value of heritability is dependent not only on the design, age and other characteristics of experiments and characteristics of analyzed material, but also from the number of experiments the calculation is based on. Heritability values calculated from data of a single experiment in most cases exceed values obtained from joint analysis of several experiments: for height of dominant trees on average by 25%, for diameter and stem volume on average by 67% and 72% respectively. A similar trend is also found when data of all trees are used for calculation (21% for height, 68% for diameter, 92% for stem volume). Using data from all trees, obtained heritability of diameter of thickest branch and branch diameter/stem diameter ratio in average exceed heritability values obtained from joint analysis of pairs of experiments by 86% and 77% respectively; if only dominant trees are used differences are slightly smaller: 78% and 39% respectively. Small differences among results (heritabilities) from single and multiple experiments are found for height up to first green branch and number of branches per whorl, large (exceeding 2 times) – for other traits characterizing branch thickness. The above-mentioned discrepancies for productivity describing parameters in most cases and for quality describing parameters in some cases (hzz, zdprocx) does not exceed the standard error of heritability. Significant differences among heritability values obtained from a single experiment and from joint analysis of several experiments are found for traits characterizing branch thickness (z1, z2, z3, zdvid, zdsum). It is important to note, that maximal differences might actually be much larger as average differences that are reported here (Fig. 3.1.).

High heritability in a single experiment might be related to notable differences among families in resistance against a particular stress factor, e.g. browsing by moose. In this case if the experiment is established in a region with high density of moose population without fencing, selection differential among families will be pronounced (families having lowest browsing frequency or fastest recovery rate will also have the best total growth rate) leading to inflated heritability values. In contrast, in regions with low density of moose population, the selection differential and heritability will be lower. Complex analysis of both experiments mentioned in this example would help to separate out differences in resistance against browsing by moose as genotype-

environment interaction. In this case heritability will be lower, but would better reflect expected genetic gain in practical situations, where material will be utilized in areas with different moose population densities.

Family heritability obtained from joint analysis of several experiments is higher than if calculated from single-experiment data. This trend is the same if data only from dominant or from all trees are used. This indicates additional precision of selection and genetic gain from progeny testing if more experimental sites are used.

Conclusion, that differences among families are higher, if only one experimental site is used, is supported by following result: coefficient of family mean phenotypic variation from a single experiment for traits describing productivity is by 60% higher and for traits describing branch thickness around 2 times higher than the same coefficient obtained from joint analysis of several trials. A similar tendency can be seen also from coefficients of additive genetic variation (c_{va}), which is an indicator of the potential magnitude of the influence from selection. Values obtained in a single experiment are higher than those obtained from joint analysis of several trials: for tree height by 12%, for diameter and stem volume by 30%, for traits characterizing branch thickness by 50%, for branch diameter/stem diameter ratio by 10%. Here mentioned are average differences, which means, that in some cases differences can be notably larger.

Values of family heritability (h^2_f) reveal similar possibilities of improvement for both branch quality and productivity traits via backward selection: from joint analysis of several trials $h^2_f=0.63$ on average for h, d and tilp; $h^2_f=0.53$ on average for zd, z1, z2, z3, zdvid, zdsum; $h^2_f=0.58$ for zdprocx. A similar situation can be observed if data from both only dominant and all trees are used in analysis (Fig. 3.2.). In contrast, when using within family forward selection, values for traits describing productivity can be notably more influenced than for traits describing branch quality ($h^2=0.21$ and $h^2=0.09$ on average). Results are in line with previously noted tendencies, that traits characterizing productivity (especially height) are less affected by uneven competition and soil productivity than traits characterizing branch quality. The data proves the necessity to utilize backward selection and joint analysis of several trials in order to improve both productivity and quality in the breeding process.

Several trial locations and several different years of planting are notably decreasing the probability of total loss of all results due to extreme weather conditions or anthropogenic influence. Trials in different conditions can also serve as a basis for the evaluation of influence of specific factors to family ranking (and values of particular traits). According to predictions about future weather conditions (or other factors) it is possible to add different weights to results from different trials and in this way from joint analysis select for better adapted material for future conditions.

3.3. Economic evaluation

Economic analysis binds together tree breeding work, seed orchard establishment and maintenance and the end product – a forest stand. A mathematical model has been

constructed for evaluation of next breeding cycle, comparing 3 alternatives after controlled crossing:

- 1) phenotypic (FEN) selection of best individuals within family;
- 2) family-clone (VEG) selection: at first selection of candidates within family, their vegetative propagation, followed by establishment of clonal progeny trials and backward selection of one best candidate from each family according to test results;
- 3) family (GEN) selection: at first phenotypic selection of candidates within family, their flowering stimulation to obtain seeds, followed by establishment of open-pollinated progeny trials and backward selection of one best candidate from each family according to test results.

Further in the text these options (FEN, VEG, GEN) are referred to as tree breeding alternatives, because the aim of the analysis is to recommend one of them for the next breeding cycle.

This model is constructed for a complete breeding cycle, including:

- 1) controlled crossing (selection of material, genetic identification, observations of flowering phenology, pollen collection, crossing, seed collection);
- 2) establishment of progeny trials (cultivation of plants, selection of area, marking of area and plants, preparation of soil, plantation);
- 3) maintenance of progeny trials (cleaning, marking, mapping survival, supplementary planting);
- 4) evaluation of progeny trials (measuring, data analysis).

Discounted value of seed orchards establishment and maintenance is 2-6 times higher as discounted values of tree breeding work (depending upon the alternative); therefore the optimal seed collection period in orchard is relative short: around 20 years. Besides, the higher genetic gain and larger annual utilization area of seed orchard material (newly established forest stands), the faster investments pay off and it becomes beneficial to replace existing orchards with new ones, having even higher genetic gain. Therefore, the establishment of new seed orchards in the model is planned immediately after completion of the breeding cycle. The first crop of new seed orchards can be obtained after 12 years. It means that, in order to ensure continuous seed production, new orchards must be established 12 years before ending seed collection in old seed orchards; in this period (12 years) orchards of two different stage must be maintained (Fig. 3.3.).

Differential costs, comparing regeneration by planting selected material with natural regeneration, includes: the price of genetically improved regeneration material, costs of soil preparation, planting, and two additional cleanings. The price of genetically improved plant material has been increased to cover discounted value of investments in tree breeding work and seed orchard establishment and maintenance in 10 year period, using an 11% discount rate and considering no changes in annual plant production. Therefore the final result is differential gain or costs for forest owners, and does not create additional revenues or expenses for seed orchard owners or plant producers. Additional cleaning and supplemental planting can sometimes be also

necessary in areas of natural regeneration, but it has not been considered, in this way comparing maximum differences in cost between natural regeneration and regeneration by planting.

Calculations of additional yield from forests regenerated with genetically improved material and via natural regeneration include genetic gain obtained directly in the second breeding cycle as well as results from the first breeding cycle that serves as basis for material for the second cycle. Genetic gain from the first cycle is assumed to be 15% (Baumanis et al., 2002). Therefore, if genetic gain obtained directly from breeding work in the second cycle is for example 20% then total genetic gain, used for calculations of additional yield, is $20\%+15\%=35\%$. In tables 3.4., 3.5. and 3.6. only gain obtained directly in second breeding cycle is denoted.

Value of differential gain is influenced, among others, by yield class of areas, where seed orchard progenies are planted. In areas with higher yield class also differential gain is higher (Table 3.4.), ensuring highest benefits from tree breeding work. Independently from yield class and breeding alternative, if a targeted silvicultural model is applied (combining gain from best practice in silviculture and genetic improvement) differential gain is notably (almost 2 times in average) higher than if a traditional silvicultural model would be used. Comparison among breeding alternatives reveals that in all cases highest differential gain is achieved using family-clone (VEĢ) alternative.

The family-clone alternative is used to evaluate the effect of different genetic gains and interest rates (%) on value of differential gain (Table 3.5.). Average differential gain is calculated by multiplying gain in different yield classes by proportional representation of particular yield class in areas of clear cuts (potential regeneration areas) in the years 2001 – 2007 and summing up the results. Results demonstrate that while applying either a traditional or targeted silvicultural model, differential gain is positive unless interest rate does not exceed 5%. The same outcome is also for phenotypic and family breeding alternatives. This relationship is also stable in a range of different genetic gains.

Taking into account that only differential expenses and revenues, rather than all expenses and revenues, are considered in this model, a positive value of gain at 5% interest rate does not mean that by using genetically improved material it is possible to earn 5% per year from investments in forestry. It means that even if 5% interest rate for investments is applied, it is more profitable (larger revenues or smaller losses) for forest owner to regenerate areas with genetically improved material and not to rely on natural regeneration.

Sizes of breeding material (number of families, candidates per family etc.) and timing of different breeding activities, presented in tables 2.1. and 2.2., are chosen (with some constraints) in order to maximize genetic gain per year, therefore values of total genetic gain are different. To compare different alternatives (Table 3.6.), a genetic gain value of 20% for the family alternative has been chosen and respective values for other alternatives (13% for phenotypic, 20% for family-clone) found by computer-program (Danusevicius, Lindgren, 2002). A genetic gain of 20% as a base has been

chosen since it has been found in the first breeding cycle for several species, including Scots pine (Andersson et al., 2006, Jansson, 2007), and there is no reason to assume that genetic diversity could be depleted to such an extent, that the same level of gain could not be realized in a second breeding cycle. Additional genetic combinations are introduced via controlled crossing. Preliminary results from experiments with controlled crossing demonstrate a high potential of additional genetic gain to be obtained in a second breeding cycle.

The family-clone breeding alternative secures highest values of differential gain: with interest rate 3% it is from 75 to 288 Ls ha⁻¹, which is 2.6 times higher than differential gain from phenotypic alternative and 1.9 times higher than from family alternative. On top of that, the family-clone alternative also ensures the shortest time from start of breeding cycle until realization of its results in practice and therefore is recommended for the second breeding cycle for Scots pine in Latvia.

The second highest revenues can be achieved by the family alternative; however, its realization requires an almost twice longer time span as realization of the family-clone alternative. It is possible to obtain material for third round seed orchards in the middle of the breeding cycle (after 22 years), when the phenotypically best candidates are selected. Values of genetic gain from this selection would be around half of the total (obtained from material at the end of the breeding cycle).

Accuracy of selection in the family or family-clone alternative is higher and less dependent from small deviations in competition or soil factors in experiments than in the phenotypic alternative. As demonstrated in chapter 3.2., backward selection is more efficient to ensure improvement in quality traits than forward selection.

Value of quality improvement, shown in table 3.6., is calculated as increase of volume of most valuable assortment – branch-free first log – based on genetic correlation among height and height up to first green branch. This quality improvement causes 12% increase in differential gain. In practice additional gain from quality improvement can be higher, since other important quality traits (like stem straightness, branch thickness) are not included in the calculation. The highest differential gains can be achieved, if the result of tree breeding – genetically improved forest reproductive material is used for regeneration in a maximally large area.

CONCLUSIONS AND PROPOSALS

1. Heritability of dominant tree height ($h^2=0.43$) is higher than for diameter ($h^2=0.18$) or stem volume ($h^2=0.21$). Heritability of height up to first green branch ($h^2=0.20$) slightly exceeds heritability of traits characterizing branch diameter and branch diameter/stem diameter ratio ($h^2=0.16$). Values of heritability in context with values of additive genetic coefficient of variation demonstrate high potential of breeding work to improve not only productivity, but also quality of pine stands.
2. Values of family heritability are on average 1.6 times higher than values of individual tree heritability. Differences are especially pronounced for traits

describing branch quality. Therefore further selection of material is recommended to be based on progeny testing and backward selection.

3. Number of trees per family in trials with an average age of 28 years is strongly connected with survival in the first years after planting, which can be influenced by number of non-genetically controlled (environmental) factors. If causes of differences in survival are not known or not connected to breeding objectives, the trait having the possibly lowest connection with number of trees should be chosen as the main selection criteria.
4. Selection by tree height ensures maximum genetic gain for traits characterizing productivity as well as improvement of some quality traits: height has strong negative genetic correlation with branch diameter/stem diameter ratio ($r_a=-0.65$) and strong positive – with height up to first green branch ($r_a=0.94$). Traits describing branch thickness in lower part of tree have weaker genetic correlation with height than with diameter ($r_a=0.46$ and $r_a=0.71$ respectively). Therefore tree height is recommended as the main selection criteria. To ensure possibilities for selection of trees with thinner branches, it is necessary and sufficient to use diameter of thickest branch up to 2 m height as an additional criteria. Also trees heaving crooked stems must be excluded from further breeding work.
5. Genetic correlation of values of the same trait in different experiments is high for height of dominant trees ($r_b=0.80-0.89$) and for branch diameter/stem diameter ratio ($r_b=0.82$). It indicates low reduction of genetic gain if selections are carried out in one experiment and results utilized in conditions similar to other experiment. Low values of type B genetic correlations, in contrast, are for tree diameter ($r_b=0.26-0.86$), and for traits characterizing branch thickness ($r_b=0.47-0.61$) indicating the necessity for a higher number of experiment for accurate selection for these traits.
6. Results of tree breeding are utilized in different ecological conditions. Considering values of indicators of genotype-environment interaction, for selection of widely adapted material progeny testing in at least 4 different sites is recommended.
7. Possibilities to improve branch traits via phenotypic selection are notably lower as possibilities to improve traits describing productivity, but via backward selection based on results from progeny test, the possibilities of improvement are similar for both groups of traits, indicated by similar values of family heritability ($h_f^2=0.63$ and $h_f^2=0.53 - 0.58$ respectively). If the aim of breeding is simultaneous improvement in both productivity and quality, family-clone or family selection is recommended.
8. Highest values of differential gain from investments in tree breeding in the shortest period of time (24 years) can be achieved using the family-clone breeding alternative. Therefore it is appropriate and recommended to continue investigations to improve pine vegetative propagation methods. Second highest differential gain can be achieved by the family breeding alternative, but its realization requires an almost twice longer period – 45 years. Following this

alternative it is possible to select material for third round seed orchards after half of the breeding cycle (22-24 years), realizing half of the genetic gain.

9. Economically optimal time of seed collection in an orchard is relative short (around 20 years) and it is recommended to be replaced with a new orchard producing seeds with higher genetic gain as soon as material for that becomes available.
10. Differential gain from forest regeneration with genetically improved material compared to relying on natural regeneration is positive even if investments in tree breeding and seed orchards are covered by increasing price of plants and for investments in forest regeneration 5% interest rate is applied.
11. Investments in tree breeding and seed orchard establishment and maintenance become more profitable as annual regeneration area with genetically improved material increases. Highest priority for regeneration with bred material should be given for areas with highest yield class.