



PĀRSKATS

PAR PĒTĪJUMA 2021. GADA REZULTĀTIEM

PĒTĪJUMA NOSAUKUMS: Pētījumi meža koku sugu sēklkopības atbalstam

IZPILDĪTĀJS: Latvijas Valsts mežzinātnes institūts „Silava”

PASŪTĪTĀJS: AKCIJU SABIEDRĪBA “LATVIJAS valsts meži”

Līguma Nr. 5-5.9.1_0080_101_21_86

PĒTĪJUMA ZINĀTNISKAIS VADĪTĀJS:
Silava vadošais pētnieks

Dr. Āris Jansons, LVMI

Salaspils, 2021

Kopsavilkums

Veikti visi pētījuma etapā plānotie darba uzdevumi, nodrošināta iegūto rezultātu publicēšana (1 publikācija) un prezentēšana (1 IUFRO konference). Vairākās pētījuma daļās (2., 5.) šajā etapā veikta lauka datu ievākšana, paredzot to detalizētu analīzi nākamajā etapā.

1. Dižskābarža selekcijas attīstība.

Veikta koku kvalitātes raksturošana un izzīmēšana, veidojot skrajas audzes nākotnes sēklu bāzes nodrošināšanai. Veikta pluskoku atlase. Veikta stumbra kvalitātes novērtēšana 6 audzēm Meža pētīšanas stacijas Šķēdes meža novadā. Sagatavota publikācija.

2. Klinškalnu priedes selekcijas un mežsaimniecības perspektīvu novērtējums.

Veikta Klinškalnu priedes provenienču stādījumu uzmērīšana un datu sākotnējā analīze. Provenienču augšanas un kvalitātes sakarības prezentētas IUFRO konferencē.

3. Selekcijas ietekmes novērtējums uz meža ģenētisko daudzveidību.

Sagatavots literatūras apskats, analizējot dažādus ģenētiskās daudzveidības rādītājus kontekstā ar meža selekciju. Sagatavots redzējums par nepieciešamo tēmas attīstību, vērtējot bioloģiskās daudzveidības indikatorus un iespējamo selekcijas ietekmi uz tiem.

4. Egles sēklu ražas kāpināšanas metožu aprobācija.

Sagatavots pārskats par egles sēklu ražas kāpināšanas metodēm, ietverot praktiski iegūtos rezultātus, ar uzsvaru uz aizsardzību pret egles čiekuru rūsu, kā arī darbības plāns turpmākiem pētījuma etapiem.

5. Metožu klimata noturīgu genotipu atlasei selekcijā attīstība.

Iegūti empīriskie dati egles fenoloģijas un stumbra kvalitātes (padēlu sastopamības) saiknes analīzei stādījumos, kur iespējams vērtēt šo faktoru dinamiku. Iegūti empīriskie dati kontrolētos apstākļos egles sausuma jutības atšķirību novērtēšanai.

Summary

All the planned tasks have been completed, publication (1) and presentation in international scientific conference (1) of the obtained results ensured. In several parts of the study (2, 5), field data collection was performed at this stage, and their detailed analysis planned in the next stage.

1. Development of European beech breeding.

Characterization of stem quality and marking of trees for thinning had been carried out in selected European beech stands to create seed-stands for collection of best locally adapted material for seedling production. In phenotypically superior stands plus trees had been selected. Stem quality assessment in European beech stands in Research forests Skede district had been carried out, results evaluated and publication prepared, accepted.

2. Assessment of lodgepole pine breeding and silviculture.

Lodgepole pine trials had been re-measured. Initial data analysis carried out. Results presented in IUFRO conference.

3. Assessment of effect of tree breeding on genetic diversity of forest trees.

Literature review, analysing influence of tree breeding on different aspects and indicators of genetic diversity, carried out. Outline of the future research, evaluating a potential influence of tree breeding on biological diversity, prepared.

4. Approbation of seed crop stimulation methods for Norway spruce.

An overview of methods to increase spruce seed yield had been prepared, including the results obtained in practice, with an emphasis on protection against spruce cone rust, as well as an action plan for the next stages of the study.

5. Development of methods for selection of climate resilient genotypes in tree breeding.

Empirical data have been obtained for the analysis of the link between spruce phenology and stem quality (occurrence of spike knots) in plantations, where dynamics of this interconnection can be assessed (previous measurements carried out). Empirical data were obtained under controlled conditions to evaluate differences in spruce drought sensitivity.

Saturs

| | |
|--|----|
| Kopsavilkums | 2 |
| Summary..... | 3 |
| 1. Dižskābarža selekcijas attīstība | 5 |
| 1.1. Dižskābarža audžu un pluskoku atlase, to fenotipiska vērtēšana | 5 |
| 1.2. Dižskābarža audžu abiotisko risku vērtējums..... | 6 |
| 2. Klinškalnu priedes selekcijas un mežsaimniecības perspektīvu novērtējums..... | 10 |
| 2.1. Pēcnācēju pārbaudes stādījumu uzmērīšana. | 10 |
| 2.2. Klinškalnu priedes provenienču stādījumu uzmērīšana..... | 11 |
| 3. Selekcijas ietekmes novērtējums uz meža ģenētisko daudzveidību..... | 12 |
| Ģenētisko daudzveidību ietekmējošie procesi un raksturojošie indikatori..... | 13 |
| Ģenētiskās daudzveidības līmeņi | 20 |
| Mežsaimniecības potenciālā ietekme uz ģenētisko daudzveidību | 21 |
| Klonu izmantošana mežsaimniecībā..... | 25 |
| Ģenētisko resursu saglabāšana..... | 34 |
| Daži klonu izmantošanas ekoloģiskie aspekti..... | 36 |
| Kopsavilkums un rekomendācijas veģetatīvi pavairotu klonu izmantošanai mežsaimniecībā | 37 |
| 4. Egles sēkļu ražas kāpināšanas metožu aprobācija..... | 39 |
| 4.1. Egles čiekuru rūsas patogēnu analīze un darba plāna izstrāde | 39 |
| 4.2. Egles sēkļu plantāciju ziedēšanas stimulēšanas eksperimentu ietekme uz čiekuru ražu | 43 |
| 5. Metožu klimata noturīgu genotipu atlasei selekcijā attīstība..... | 50 |
| Literatūras avoti..... | 52 |

1. Dižskābarža selekcijas attīstība

1.1. Dižskābarža audžu un pluskoku atlase, to fenotipiska vērtēšana

Klimata pārmaiņu kontekstā dižskābardis Latvijā ir vērtējams kā meža atjaunošanai piemērota koku suga, kas nodrošina iespējas diversificēt mežsaimniecības riskus. Jau šobrīd ierīkoti dižskābarža stādījumi, kuriem sēklas iegūtas Meža pētīšanas stacijas (MPS) Šķēdes mežu novadā (MN), šīs sugas koku augšanas dažādos mūsu valsts reģionos raksturošanai.

Šī pētījuma ietvaros, tai skaitā literatūras analīzē, konstatētas nozīmīgas, ģenētiski determinētas koku kvalitātes atšķirības, tādēļ būtiski jauno audžu ierīkošanai sēklas ievākt no iespējami kvalitatīvākajiem kokiem. Kopumā dižskābardis sēklas sāk ražot vēl un labas sēklu ražas gadi ir reti, tādēļ būtiski vienlaikus risināt kā pluskoku atlases un sēklu plantāciju ierīkošanas, tā arī tūlītējas piemērota sēklu materiāla ieguves iespēju nodrošināšanas jautājumus.

Izveidojot bāzi sēklu ieguvei, veikta fenotipiski augstvērtīgu dižskābarža audžu izvēle (6 nogabali Šķēdes MN 21. kvartālā, 1.1. att.), veikta visu koku uzmērīšana un izvēlēti piemērotākie (iespējami augstākā stumbra kvalitāte, bez redzamiem citiem defektiem, iespējami vienmērīgs izvietojums platībā), kas izzīmēti saglabāšanai.



1.1. attēls. Dižskābarža sēklu audze MPS Šķēdes MN

Papildus veikta 15 pluskoku atlase MPS Šķēdes MN. Šis darbs tiek turpināts, apsekojot pārējās zināmās dižskābarža audzes, izvēlēti papildus 13 kvalitatīvi koki (1.1. tabula), no kuriem šajā ziemā sadarbībā ar akciju sabiedrību "Latvijas valsts meži" (turpmāk – LVM) plānota potzaru ievākšana. Kā potcelmus plānots izmantot mežņus vai stādus no pluskoku sēklām, potēšanu veicot 2022. gada pavasarī.

1.1. tabula. Atlasīto kvalitatīvo dižskābarža koku atrašanās vietas

| Nr. | Reģions | Kv. apg. | Kv. | Nog. | Koordinātas | |
|-----|-----------------|----------|-----|------|-------------|-----------|
| | | | | | N | E |
| 1 | Kalētu parks | | | | 56.359691 | 21.492093 |
| 2 | Kalētu parks | | | | 56.359635 | 21.492082 |
| 3 | Kalētu parks | | | | 56.359557 | 21.493136 |
| 4 | Kalētu parks | | | | 56.359589 | 21.493069 |
| 5 | Kazdangas parks | | | | 56.727085 | 21.742114 |
| 6 | Kazdangas parks | | | | 56.727909 | 21.738841 |
| 7 | Valtaiķi | 205 | 191 | 15 | 56.678844 | 21.841396 |
| 8 | Valtaiķi | 205 | 191 | 15 | 56.678822 | 21.841418 |
| 9 | Valtaiķi | 205 | 191 | 15 | 56.678364 | 21.842281 |
| 10 | MPS Auces MN | | 29 | 23 | 56.488871 | 22.874721 |
| 11 | MPS Auces MN | | 29 | 23 | 56.488907 | 22.875153 |
| 12 | MPS Auces MN | | 29 | 23 | 56.488833 | 22.875848 |
| 13 | MPS Auces MN | | 11 | 16 | 56.513068 | 22.966442 |

Atbilstoši starpziņojumā precizētajam, šajā pētījuma etapā nav veikta mikrodzīvotņu analīze, bet tādā pašā apjomā ir veikta dižskābarža stumbra kvalitātes novērtēšana un publikācijas sagatavošana, apmainot vietām divu etapu darbus. Darbi veikti 69 līdz 131 gadu vecās dižskābarža audzēs (attiecīgi otrā un pirmā paaudze pēc introdukcijas Latvijā). Tāpat audzēs izvēlēti deviņi paragoki, tie nozāgēt un no tiem ievākti paraugi koksnes iekšējās kvalitātes noteikšanai un lobīšanai piemērotās (iekrāsojuma neskartās) koksnes īpatsvara aprēķināšanai. Aprēķināta koka vērtība, ņemot vērā sortimentu iznākumu, kas noteikts pēc tā dimensijām un sortimentu iznākumu, kas noteikts, ņemot vērā stumbra un koksnes defektus. Dižskābarža otrās paaudzes kokiem (jaunākie), salīdzinājumā ar pirmās (115 līdz 131 gadi) bija būtiski retāk sastopamas sala plaisas (attiecīgi 22% un 36%), ūdens zari (attiecīgi 51% un 66%) un dakšošanās (attiecīgi 16% un 24%). Visiem nozāgētajiem paraugkokiem novērots iekrāsojums pirmā baļķa augstumā. Lobīšanai piemērotās koksnes īpatsvars bija pozitīvi saistīts ar nogriežņa augstumu kokā, un bija no 12% pirmajam nogriežnim līdz 33% stumbra 30 m augstumā. Visas analizētās fenotipiskās pazīmes samazināja audzes finansiālo vērtību: sala plaisas par 6% līdz 8%, citi ārēji novērtējamie stumbra defekti par 16% līdz 20%, visas ārēji novērtējamās un iekšējās pazīmes kopā par 29% līdz 33%. Dižskābarža pavairošanai Latvijā prioritāri izmantojams materiāls, ka ievākts no mūsu valstī (klīmata) augošiem kvalitatīviem kokiem.

Rezultāti saskaņā ar pētījuma plānu apkopoti publikācijā: Jansone D., Diena L., Rieksts-Riekstiņš R., Jansons Ā. (2021) Stem quality of European beech in Latvia and its effect on tree and stand monetary value. Proceedings of the Latvian Academy of Sciences, Section B, 75(4), (733), pp. 292–298.

1.2. Dižskābarža audžu abiotisko risku vērtējums.

Vējš ir visbiežākais mežu abiotiskais dabiskais traucējums Eiropā, kur tam ir ļoti liela sociālekonomiskā un ekoloģiskā nozīme, jo tas izraisa vairāk kā pusi no visiem mežaudžu bojājumiem (Gardiner, 2021; Schuck, Schelhaas, 2013). Vēja bojātās koksnes apjoms Eiropā palielinās vienlaicīgi ar kopējās krājas apjoma pieaugumu, un pēdējo divu desmitgadu laikā Eiropā ir fiksēti vairāk nekā 89 tūkst. mežaudžu bojājumu gadījumu, kuros bojātās koksnes kopējums pārsniedza 340 miljonus m³ (Gregow et al., 2017; Nabuurs et al., 2013). Tomēr līdz

ar spēcīga vēja gadījumu atkārtotā biežuma un arī vidējā vēja ātruma brāzmās palielināšanos (Laapas et al, 2019), ir novērota tendence palielināties arī bojātās krājas īpatsvaram (Gregow et al., 2017). Tādējādi pie esošā koksnes krājas pieauguma veidojas disproporcionāli lielāka bojājumu apjoms.

Lielāka vēja ātruma brāzmās apstākļos paaugstinās iespējamība, ka tiks bojāti arī pret vēja slodzi noturīgākie indivīdi un arī sugas (Gregow et al., 2017; Usbeck et al., 2010). Piemēram, lapu koki, jo īpaši ozoli, kuri spēj attīstīt dziļas un plašas sakņu sistēmas, kā arī tiem var veidoties plašāks vainags ar konkurējošām galotnēm un skeletzariem – to kustības efektīvāk absorbē vēja slodzi (Gardiner, 2021; Tadriss et al., 2018). Cieto lapu koku sugas (piemēram, dižskābardis, goba, osis, ozols, vīksna) Latvijā ir retāk izplatītas, salīdzinot ar mazāk noturīgām sugām kā, piemēram, egļu, apse, bērzu vai priedi (MSI, 2019). Tomēr klimata izmaiņu rezultātā cietajiem lapu kokiem jau šobrīd ir novērojama augšanas apstākļu uzlabošanās (Jansone, 2019), un ir sagaidāma to izplatības palielināšanās Latvijas mežos.

Pieaugot cieto lapu koku sugu to mežsaimnieciskajai un ekoloģiskajai nozīmei, ir nepieciešams veikt šo sugu audzēšanas abiotisko risku analīzi. Latvijas mežos izplatītākajai cieto lapu koku sugai – ozolam - jau šobrīd ir fiksēta gan vēja izraisīto bojājumu apjoma palielināšanās līdz ar kopējās ozola mežaudžu platības un kopējās krājas pieaugumu, gan arī bojātās krājas īpatsvara palielināšanās (MSI, 2019). Pēc meža statistikās inventarizācijas datiem Latvijā laika periodā no 2004. līdz 2020. gadam vēja bojātās koksnes krājas apjoms ozola mežaudzēs ir palielinājies par 0,2 milj. m³ (54,6 %), bet bojājumu skartās platības ir palielinājušās par 3,7 tūkst. ha (32,0 %) (MSI, 2019). Savukārt bojātās platības un krājas īpatsvara palielinājums ir attiecīgi par 56,5 % un 66,9 % (MSI, 2019).

Šobrīd novērojamās vēja izraisīto bojājumu tendences nozīmē, ka ir nepieciešams novērtēt cieto lapu koku sugu noturību pret vēja slodzi, lai nākotnes ozolu mežaudžu apsaimniekošana būtu ilgtspējīga. Tā kā līdz šim cieto lapu koku sugu mežaudzēs vēja izraisītie bojājumi ir bijuši mazākā apjomā nekā, piemēram, skuju koku audzēs, informācija par platlapju sugu koku noturību pret vēja slodzi joprojām ir nepietiekama (Gardiner, 2021). Tomēr cieto lapu koku sugu noturība pret vēja izraisītajiem bojājumiem ir novērtēta atsevišķos pētījumos Rietumeiropā (Aldinger et al. 1996; Kohnle, Gauckler 2003; Schütz, 2004), kuros ir noskaidrots, ka ozoli ar tiem raksturīgajām plašajām sakņu sistēmām un labajām koksnes mehāniskajām īpašībām ir viena no noturīgākajām cieto lapu koku sugām. Īpaši, salīdzinājumā ar dižskābaržiem, kam ir raksturīgas seklākas sakņu sistēmas (Bonnesoeur et al., 2013).

Tieši ierobežotā sakņu izplatība ir izcelta kā viens no galvenajiem vēja bojājumu apjomu paaugstinājošajiem faktoriem dižskābaržu mežaudzēs (Bonnesoeur et al., 2013). Šāda sugas īpašība nozīmē arī to, ka vēja izraisīto svārstību rezultātā ir lielāka iespējamība izveidoties mehāniskiem sakņu bojājumiem, kas var būtiski apgrūtināt koka fizioloģiskos procesus un samazināt tā vitalitāti (Detter et al., 2019). Turklāt dižskābaržiem ir raksturīga augsta jutība pret augsnes mitruma deficītu (Fang, Lechowicz, 2006), arī Latvijas apstākļos (Krišāns et al., 2016), un tāpēc dižskābarža mežaudzes visbiežāk sastopamas mežos ar augsnēm, kurās ir pietiekams mitruma nodrošinājums (Fang, Lechowicz, 2006). Šādos apstākļos ir augstāks koku izgāšanās ar saknēm risks, jo līdz ar augsnes mitruma satura paaugstināšanos, samazinās sakņu-augsnes sasaiste (Grime, 2001; Mickovski, 2002; Peltola et al, 2013). Tomēr ir novērots, ka dižskābaržu mežaudžu noturība pret vēja izraisītajiem bojājumiem var tikt būtiski paaugstināta, tās ierīkojot mežos ar mehāniski noturīgākām augsnēm (Bonnesoeur et al., 2013).

Lai arī dižskābaržiem ir augsts nākotnes mežsaimnieciskais un ekoloģiskais potenciāls, tomēr ir būtiski veikt tā audzēšanas abiotisko risku analīzi. Tāpēc turpmākajos pētījumos ir nepieciešams:

- novērtēt cieto lapu koku sugu noturību pret vēja slodzi nenasalušā un mitrā augsnē;
- raksturot šo sugu tīraudžu un mistraudžu noturību pret vēja izraisītajiem bojājumiem;
- modelēt dažādu mežsaimniecisko pieeju (t.sk. izmantot cieto lapu koku īpatsvaru) ietekmi uz vēja izraisīto bojājumu mazināšanu meža ainavas līmenī.

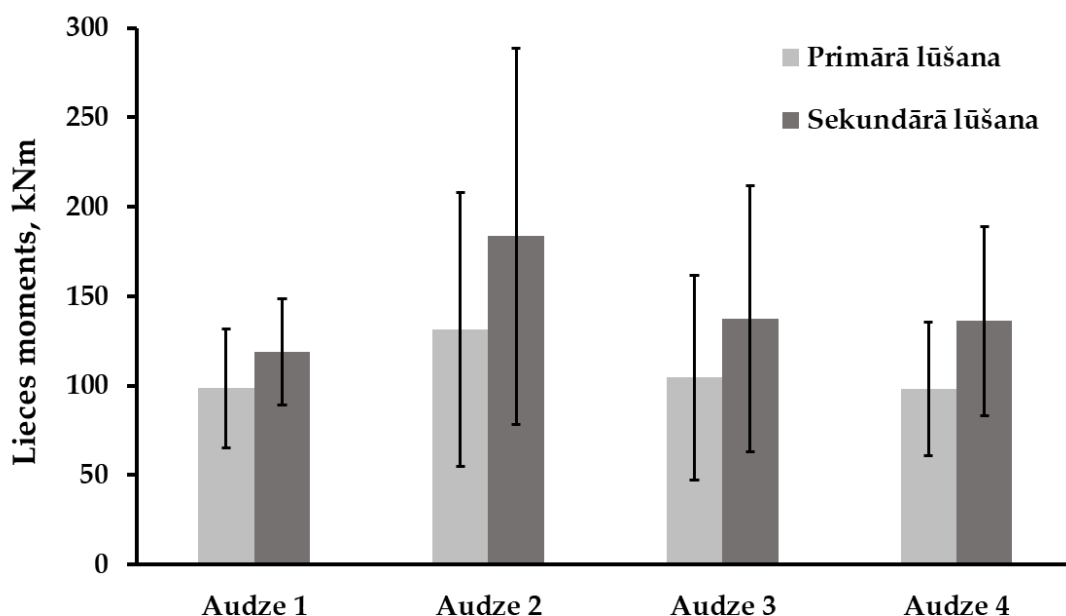
Koku noturību pret vēja slodzi ir iespējams izteikt kā lieces momentu stumbra pamatnē (kNm), un dati tā aprēķināšanai ir iegūstami statistiskās vilkšanas testos. Ar lieces momentu var raksturot koka noturību pret primāro un sekundāro lūšanu. Slogojot koka stumbru, tā izliekums pieaug proporcionāli ar pielikto spēku, bet, kad izveidojas koksnes audu saspiešanās, stumbra saliekums sāk palielināties disproporcionāli ātrāk nekā pieliktais spēks. Šis brīdis ir uzskatāms par primāro lūšanu (Detter et al., 2015). Savukārt, turpinoties spēka pielikšanai var tikt sasniegta sekundārā lūšana, kas izpaužas kā stumbra lūšana vai koka izgāšanās ar saknēm (1.2. att.) (Detter, Rust, 2013).



1.2. attēls Ozola izgāšanās ar saknēm (a) un stumbra lūzums (b)

Nepieciešamos lauka darbus dižskābarža mežaudžu noturības novērtējuma pret vēja izraisītajiem bojājumiem izstrādei ir paredzēts veikt MPS Šķēdes MN teritorijā, kas ietilpst dabas parkā "Talsu pauguraine". Diemžēl šajā dabas teritorijā ietilpstošajām mežaudzēm ir aizkavējusies koku ciršanas atļauju saskaņošana. Tāpēc, lai nekavētu kopējo pētījumā plānoto nodevumu sagatavošanu, ir veikti koku statistiskās slodzes testi citas cieta lapu koku sugas – ozola mežaudzēs MPS Auces MN iepriekš plānotajā apjomā (18 kokiem). Tādējādi ir paredzēts, ka lauka darbi dižskābarža noturības pret statisko slodzi novērtēšanai un attiecīgi arī sugu savstarpējam salīdzinājumam tiks nodrošināta nākamajā pārskata periodā, mainot vietām darba uzdevumu secību kopējā pētījuma izpildes laikā.

Ozola mežaudzēs ar nenasalušu augsni veiktajos koku statistiskās vilkšanas testos ir iegūti ozola mehāniskās noturības raksturojošie rādītāji – lieces momenti stumbra pamatnē (kNm) pie primārās un sekundārās lūšanas (1.3. att.). Pētījumam tika atlasītas pieaugušas ozola tīraudzes, kur ap katru paraugkoku tika ierīkoti aplveida parauglaukumi 12,62 m rādiusā. Tajos paraugkoka augšanas apstākļu raksturošanai uzmērīja kokaudzi raksturojošos parametrus – audzes šķērslaukumu, sugu sastāvu. Lai izslēgtu vēja un arī paraugkoka galotnes svara ietekmi uz vilkšanas spēka, stumbra saliekuma un koksnes deformācijas mērījumiem, paraugkoks pirms statistiskās vilkšanas testa izpildes tika nogalotņots. Vilkšana tikai veikta ar divtaktu dzinēja motorvinču (Nordforest, Grube Group, Vācija) un trīšu bloku sistēmu, kas piestiprināta pie enkurkoka pamatnes. Vilkšanas spēks, koka stumbra saliekums un koksnes deformācija tika mērīta, izmantojot TreeQinetic sistēmu (Argus Electronic gmbh, Vācija).



1.3. attēls Lieces momenti stumbra pamatnē ar 95 % ticamības intervāliem ozoliem pie primārās un sekundārās lūšanas

No testos veiktajiem mērījumiem katram paraugkokam tā stumbra pamatnē tika aprēķināts lieces moments (BBM, kNm) pēc Krišāns (2020) kā:

$$BBM = F \cdot h_{EP1} \cdot \cos(Me_a),$$

kur:

F – vilkšanas spēks (kNm);

h_{EP1} – puse no paraugkoka sākotnējā augstuma (vilkšanas līnijas piestiprinājuma augstums) (m);

Me_a – vilkšanas un gaisa līnijas starp enkurkoku un paraugkoku leņķa mediāna ($^{\circ}$).

Paraugkoka stumbra saliekums, kas nepieciešams primārās lūšanas noteikšanai, tika aprēķināts kā starpība (N_{Δ} , $^{\circ}$) no inklinometru mērījumiem pie stumbra pamatnes (N_0) un 5 m augstumā (N_{5m}):

$$N_{\Delta} = N_{5m} - N_0$$

Vilkšanas testos ar saknēm izgāztajiem kokiem tika veikti sakņu morfometriskie mērījumi, lai raksturotu to sakņu-augsnes kamolu tilpumus. Katram paraugkokam tika vākti augšnes mitruma un blīvuma paraugi, kuriem laboratorijā tika noteikts blīvums (kg m^{-3}) un gravimetriskā ūdens saturs (%) pēc 48 h žāvēšanas 105°C temperatūrā.

Izmantojot iegūtās primārās lūšanas vērtības (1.3. att.), ir iespējams novērtēt ozola noturības līmeņus pret strukturāliem koksnes bojājumiem. Tas ir īpaši nozīmīgi, jo šādi bojājumi būtiski apgrūtina koka fizioloģiskos procesus, mazinot tā vitalitāti un ilgtspējību. Tomēr vairāku augšanas sezonu laikā kokam ir iespējama atjaunošanās no šādiem bojājumiem (Detter et al., 2019). Kokam esot novājinātam, šajā laika periodā ir ļoti iespējama atkārtota primārās lūšanas izveidošanās, un tādējādi vēja izraisītajiem bojājumiem var būt kumulatīvs efekts, kas var izraisīt noturības pazemināšanos pret sekundāro lūšanu. Tāpēc ir nozīmīgi novērtēt ozola noturības atšķirības starp primāro un sekundāro lūšanu, jo mazāks primārās lūšanas īpatsvars no sekundārās lūšanas slodzes nozīmē, zemāku koka bojāejas risku pēc strukturālu koksnes bojājumu izveidošanās. Šādu novērtējumu par koku noturību pret vēja slodzi un to iespējamo saglabāšanos pēc spēcīga vēja gadījumiem ir iespējams paveikt, izmantojot informāciju, kas iegūta statistiskās vilkšanas testos.

Lai būtu iespējams pilnībā izmantot nākotnē sagaidāmo augšanas apstākļu uzlabošanos cieto lapu koku sugu mežaudžu audzēšanai Latvijā, ir nepieciešama informācija par to noturību

pret nozīmīgākajiem dabiskajiem traucējumiem, īpaši pret vēja izraisītajiem bojājumiem. Tas ļautu pilnīgāk izmantot šo sugu mežsaimniecisko un arī ekoloģisko potenciālu, veidojot pret vēja slodzi noturīgākas nākotnes mežaudzes.

No līdz šim iegūtās informācijas par lapu koku vēja slodzes noturību ir secināms.

1) Lieces momentu stumbra pamatnē un koka stumbra tilpuma attiecība ozolam pie primārās un sekundārās lūšanas ir vidēji par 31 % augstāka salīdzinājumā ar bērzu. Tas norāda uz lielāku vēja slodzes noturību ozolam pie vienādām koku dimensijām. Tas nozīmē augstāku ozola noturību pret vēja izraisītajiem bojājumiem, tomēr novērotais bojājumu apjoma pieaugums ozola mežaudzēs norāda nepieciešamu turpmāku ozola abiotisko risku analīzi.

2) Līdz ar dižskābarža audžu platības palielināšanos Latvijā ir sagaidāma arī nozīmīga vēja traucējumu ietekme uz tām. Tāpēc ir nepieciešams novērtēt dižskābaržu noturību pret vēja slodzi atšķirīgos augsnes apstākļos, lai izvērtētu šīs sugas ilgtspējību Latvijas apstākļos salīdzinājumā ar citām cieto lapu koku sugām.

2. Klinškalnu priedes selekcijas un mežsaimniecības perspektīvu novērtējums

2.1. Pēcņācēju pārbaudes stādījumu uzmērīšana.

Veikta divu Klinškalnu priedes stādījumu – ilglaicīgo zinātniskās izpētes objektu Nr. 79 un Nr. 82 – uzmērīšana (2.1. att.). Ņemot vērā, ka šajos stādījumos ir iepriekšējo mērījumu dati un veikta kopšana, šajā etapā veiktais mērījums ļauj raksturot šīs sugas koku atbildes reakciju uz kopšanu, kā arī pārnadžu izraisīto bojājumu dinamiku. Tāpat veikta stādījuma SIA “Rīgas meži” teritorijā pirmreizējā uzmērīšana un LVM Dienvidkurzemes reģiona Rendas iecirknī (objekta Nr. 80) atkārtota uzmērīšana. Detalizēta to datu analīze plānota nākamajos pētījuma etapos, apkopojot visu šīs sugas stādījumu pārmērījumu rezultātus.



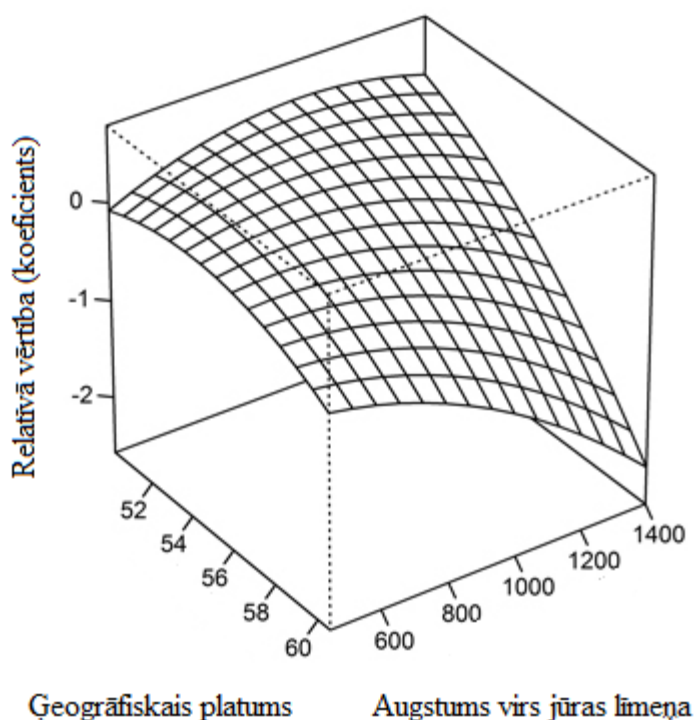
2.1. attēls. Klinškalnu priedes stādījums

Saskaņojot ar pasūtītāju, veikta Latvijas apstākļos labāk augošo koku, kas fenotipiski atlasīti piemērotāko provenienču un/vai ģimeņu ietvaros, apsekošana ar mērķi ievākt čiekurus stādu audzēšanai nākamajā gadā, taču čiekuru iznākums ļoti neliels. Plānots darbu atkārtot nākamajā ziemā.

2.2. Klinškalnu priedes provenienču stādījumu uzmērīšana

Saskaņota plānotā divu Klinškalnu priedes provenienču stādījumu uzmērīšana. Provenienču analīzes rezultāti izklāstīti IUFRO konferencē: “Introduction, Breeding, Propagation and Deployment of Pacific Northwest Conifers Around the World: 70 years of Progress, Opportunities and Challenges”, šī gada 8.-10. novembrī, uzstājoties ar ziņojumu “Performance of lodgepole pine provenances in hemiboreal forests of Europe, Latvia”.

Secināts, ka relatīvo pārākumu koku augstumam vislabāk raksturo modelis, kurā ietilpst proveniencas izcelsmes vietas ģeogrāfiskais platums un augstums virs jūras līmeņa (2.2.att.), savukārt caurmēram – ģeogrāfiskais platums un garums. Līdzīgi kā dižskābardim, novērojama dabiskā selekcija: otrajai paaudze pēc introdukcijas Latvijā raksturīga labāka augšana (augstumu un caurmēru).



2.2. attēls. Dažādas izcelsmes vietas Klinškalnu priedes provenienču augstuma relatīvās atšķirības stādījumos Latvijā

Kopumā Klinškalnu priedes stādījumos saglabājas lielāks biežums, nekā parastajai, taču tajos ir lielāks pārnadžu bojāto koku īpatsvars. Šīs pazīmes ietekmē lokālie faktori, bet ne proveniencē, tādēļ nav lietderīgi tos iekļaut selekcijas indeksā. Pārnadžu bojājumi izraisa koksnes iekrāsojumu, kura lielums tieši atkarīgs no bojātās daļas platības, bet nav saistīti ar padēlu un/vai vairāku stumbru veidošanos: šos defektus, tāpat kā t.s. “dakšošanas” bērzam, būtiski ietekmē proveniencē, tādēļ tie ietverami selekcijas indeksā. Līdzīgi rezultāti iegūti zarojuma vizuālajam vērtējumam (ballēs, salīdzinot līdzīgu dimensiju kokus).

Apstiprinās iepriekš izvirzītie secinājumi, ka šī koku suga uzskatāma par piemērotu ar klimata pārmaiņām saistīto mežsaimniecības risku diversifikācijai, īpaši – mežos ar oligotrofām augsņēm. Par to liecina arī Zviedrijas labāko klonu pirmo gadu saglabāšanās un augšanas pārbaužu stādījumā MPS Jelgavas MN (stādījums ierīko 2018. gadā, inventarizēts šī gada rudenī).

3. Selekcijas ietekmes novērtējums uz meža ģenētisko daudzveidību.

Saskaņā ar darba uzdevumu, sagatavots literatūras apskats (221 avots), analizējot dažādus ģenētiskās daudzveidības rādītājus kontekstā ar meža selekciju. Turpmākos etapos būtiski ievākt un analizēt citus bioloģiskās daudzveidības komponentus raksturojošos datus, raksturojot selekcijas potenciālo lomu bioloģiskās daudzveidības uzturēšanā.

Galvenais ģenētisko resursu saglabāšanas mērķis ir uzturēt meža koku populāciju adaptīvo daudzveidību. Ģenētiskā daudzveidība (ĢD) nodrošina to, ka koki saglabājas, pielāgojas un evolucionē mainīgas vides apstākļos. Turklāt ĢD nodrošina arī izturību pret kaitēkļiem un slimībām, ļaujot mežam saglabāt vitalitāti. Meža ĢD ir pamats bioloģiskajai daudzveidībai gan sugas, gan ekosistēmas līmenī (Koskela et al. 2007, de Vries et al. 2015). Ziemeļeiropa ir daudzu mērenā klimata joslas sugu izplatības areāla ziemeļu robeža, kā arī centrs vairākām salizturīgām boreālajām sugām (piem., parastā egles un parastā priede). Sugu izplatības perifērijā bieži vien novērojami netipiski pielāgošanās procesi, kas var nodrošināt vērtīgu populācijas evolucionējošo potenciālu. Vadošā izplatības mala (klimata pārmaiņu kontekstā, kad notiek sugas pārvietošanās uz augstākiem platumu grādiem) veidojas no salīdzinoši maz indivīdiem, kas pārstāv nelielu daļu populācijas ar mazāku ĢD. Tomēr šī vadošā robeža ir tā, kas nodrošina avotu migrācijai jaunās teritorijās (Fady et al. 2016), tādēļ ir svarīgi nodrošināt pietiekami augstu ĢD nākotnes pielāgošanās spējām (Proschowsky et al. 2020).

Meža koku selekcija Baltijas jūras reģionā ir ar īsu vēsturi, salīdzinot ar kultūraugiem. Pat mežsaimnieciski nozīmīgākajām koku sugām selekcijas populācijas raksturojamas ar plašu ģenētisko mainību un augstu uzlabošanas potenciālu. Šīs selekcijas populācijas īpašības ir piemērotas arī genofonda saglabāšanas mērķiem, kā arī ļauj pētīt pārmantojamību un populāciju ģenētiku (Pâques 2013). Piemēram, Zviedrijas selekcijas programmas priedei un eglei nosaka divus galvenos mērķus – gēnu saglabāšanu un uzlabotu ražību (Rosvall et al. 2011). Atsevišķi no sēkļu plantācijām tiek veidoti klonu arhīvi, lai saglabātu vērtīgu selekcijas materiālu. Īpaši sugām, kas netiek intensīvi selekcionētas, ģenētisko resursu saglabāšanas vienības veic vairākus uzdevumus - tās ir kā avots jaunam materiālam selekcijas programmām, kā arī atsevišķi koki var tikt izmantoti kā objekts ģenētikas pētījumos. Sēklas no ģenētisko resursu saglabāšanas vienībām var tikt izmantotas arī kā kontrole selekcijas izmēģinājumu stādījumos (Proschowsky et al. 2020).

Ģenētiskās daudzveidības saglabāšana selekcijas procesā nepieciešama, lai:

- 1) saglabātu iespējas selekcijas mērķu maiņai nākotnē, kas ir saskaņā ar vienu no ilgtspējības pamatprincipiem „apmierināt šī brīža sabiedrības vajadzības tādā veidā, lai neietekmētu nākotnes sabiedrības iespējas apmierināt savas vajadzības”. Piemēram, ja augstāka nozīme nākotnē tiek piešķirta koksnes ķīmiskai pārstrādei: sveķu vai celulozes saturam koksne (piemēram, otrās paaudzes biodegvielas ieguvei), tad iespējams veikt papildus atlasīti pēc šīs jaunās pazīmes tikai tādā gadījumā, ja selekcijas populācijā saglabāta pietiekama ģenētiskā mainība. Ja šādas variācijas nav, materiāls jāmeklē dabiskajās populācijās. Papildus materiāla ieviešana no dabiskajām populācijām nozīmē jau sasniegtā selekcijas darba rezultāta (selekcijas efekta ātraudzībai, kvalitātei) samazinājumu vai pilnīgu zaudēšanu, kas nebūtu ekonomiski izdevīgs risinājums;
- 2) novērstu tādas negatīvas parādības kā gēnu dreifu un tuvradnieciskās krustošanās negatīvo ietekmi;
- 3) nodrošinātu selekcionēta materiāla adaptācijas iespējas gan esošajos, gan nākotnē sagaidāmajos klimatiskajos apstākļos.

Turklāt ģenētiskās daudzveidības ietekme var sniegties ārpus attiecīgās sugas populācijas. Pētījumi ir parādījuši, ka ģenētiskās atšķirības dominējošās pamatsugās var ietekmēt ne tikai pašu sugu, bet arī citas saistītās sugas un pat visu ekosistēmu (Fritz & Price 1988, Aguilar & Boecklen 1992, Messina et al. 1996, Whitham et al. 2003). Šo ietekmi sauc par “paplašināto

fenotipu” (*extended phenotype*), kas norāda, ka fenotipu ietekme neaprobežojas tikai ar fenotipu veidojošo organismu bioloģiskajiem procesiem, bet ietver arī iedarbību uz vidi (Ingvarsson & Dahlberg 2019).

Ģenētiskā daudzveidība nav raksturojama tikai ar kāda viena indikatora statistiku vērtību. Selekcijas populācijai vai sēkļu plantācijām to iespējams novērtēt, tikai salīdzinot ar dabiskajās populācijās konstatējamajām dažādu indikatoru vērtībām (McKinnell 2002). Jāņem vērā, ka ģenētiskā daudzveidība arī dabiskās populācijās nav statistisks (nemainīgs) lielums – to ietekmē:

- 1) populācijas vēsturiskā izcelsme – vai pagātnē bijis stāvoklis, kad populācijā saglabājies tikai neliels īpatņu skaits, tātad zema ģenētiskā daudzveidība; ja jā – cik ilgi šāds stāvoklis turpinājies, vai vērojama nozīmīga gēnu dreifa ietekme. Tātad ģenētiskās daudzveidības vērtības būs atšķirīgas arī starp dabiskām populācijām. Ģenētiskā daudzveidība ir apgriezti proporcionāla populācijas izmēram, tādēļ tās samazināšanās visnegatīvāk ietekmē tieši mazas populācijas;
- 2) šī brīža efektīvais koku skaits populācijā: jau samērā sen pierādīts, ka arī dabiskā populācijā liela daļa krustošanās notiek starp tuvāk esošajiem kokiem (Koski 1970), tāpat efektīvo koku skaitu var samazināt ziedēšanas laika atšķirības starp kokiem (Gullberg et al. 1982);
- 3) ikgadējās klimatisko faktoru variācijas, kas var ietekmēt gan ziedēšanas laika atšķirību apmēru (Hansen 2006, Alizoti & Kilimis 2008), gan sēkļu dīgšanas un koku saglabāšanos rādītājus, kā rezultātā pat vienas audzes ietvaros vecāku koki un to dabiskās atjaunošanās pēcnācēju paaudze var būt ģenētiski atšķirīga (Tigerstedt et al. 1982).

Tas nozīmē, ka rūpīgi jāizvēlas dabiskā populācija, ar kuru salīdzinot iespējams novērtēt ģenētiskās daudzveidības rādītāju vērtības selekcijas populācijā un sēkļu plantāciju pēcnācējiem, kā arī salīdzinājums objektīva slēdziena izdarīšanai jāveic vairākus gadus.

Jāņem vērā, ka dabiskās populācijas ir dinamiskas, pielāgojas ārēju faktoru iedarbībai, tātad ir problemātiski definēt kāda indikatora „bāzes vērtību” kā kritēriju, kas jā saglabā, lai ģenētiskā daudzveidība būtu „pietiekama” (Ghazoul & Hellier 2000, Namkoong 2001). Tāpat viennozīmīgi nav atrisināms jautājums, cik lielas atšķirības uzskatāmas par būtiskām (nevis statistiski, bet pēc būtības): piemēram, vai kopējās alēļu daudzveidības samazināšanās par 5% ir nozīmīgs ģenētiskās daudzveidības zaudējums (McKinnell 2002). Pašlaik tiek izmantots princips, ka nepieciešams saglabāt vismaz 95% no dabiskās ģenētiskās mainības (alēļu skaita) ar mazāko iespējamo resursu apjomu (Thomas et al. 2014).

Ģenētisko daudzveidību ietekmējošie procesi un raksturojošie indikatori

1. *Gēnu dreifs* – nejaušs atsevišķu alēļu vai genotipu zudums kādā populācijā. Tas notiek, ja aiziet bojā un neatstāj pēcnācējus pēdējais īpatnis ar noteiktu alēli/genotipu. Process var nozīmīgi ietekmēt tikai populācijās ar nelielu efektīvo īpatņu skaitu, novedot pie ģenētiskās mainības samazināšanās, atsevišķu alēļu fiksēšanās (tās sastopamas tikai homozigotā stāvoklī), inbrīdinga koeficienta paaugstināšanās. Tā kā koki ir ilgi dzīvojoši organismi, indivīdi ģenētisko mainību var uzturēt desmitgadēm vai gadsimtiem ilgi, tādā veidā bremzējot mainības mazināšanos ģenētiskā dreifa dēļ. Tomēr koku populācijām ir arī tendence uzturēt lielu ģenētisko slodzi (*genetic load*) – populācijā eksistējošas daļēji vai pilnībā recesīvas kaitīgas alēles, kas tuvradniecīgas krustošanās gadījumā rada inbrīdinga depresiju. Populācijas samazināšanas sekas var būt paaugstināta šādu kaitīgu alēļu uzkrāšanās ģenētiskā dreifa rezultātā (Ingvarsson & Dahlberg 2019).

Kā indikators populācijas raksturošanai var tikt izmantots efektīvais populācijas īpatņu skaits (N_e) – īpatņu skaits ideālā populācijā (kura atrodas Hardija-Weinberga līdzsvara stāvoklī), kam ir tāds pat inbrīdinga koeficients (vai dispersija) kā dotajai populācijai (Falconer & Mackay 1996). Vienkāršoti N_e var definēt kā reproducējošu īpatņu skaitu populācijā (McDonald 2004), taču tā vērtību samazina atšķirīgais katra īpatņa atstātais pēcnācēju skaits un selektīva (ne-nejauša) krustojumu (pāru) izvēle. Efektīvais populācijas īpatņu skaits ir pamatkonceptija populāciju ģenētikā, kuras mērķis ir noteikt gēnu dreifa ietekmi. Kopā ar

mutācijas ātrumu N_e nosaka ģenētiskās daudzveidības līmeni (lielākoties neitrālo daudzveidību, kas maz vai nekādā veidā neietekmē dabisko selekciju), kas tiek uzturēta līdzsvara populācijā. Efektīvo populācijas īpatņu skaitu savukārt ietekmē vairāki procesi, kā dzimumu attiecība vai pēcnācēju skaita izmaiņas, populācijas lieluma svārstības laika gaitā vai inbrīdings (Charlesworth 2009). Precīzas N_e aprēķina formulas sēklu plantācijām pieņemot vienādu un atšķirīgu ziedēšanas intensitāti aprakstītas literatūrā (Xie et al. 1994, Lindgren & Mullin 1998, Kang et al. 2001). Efektīvais īpatņu skaits vienmēr būs mazāks par kopējo īpatņu skaitu. Eriksson (1998) norāda, ka gēnu dreifa ietekme nav nozīmīga populācijās, kur $N_e > 25$, kas ir divas reizes mazāks koku skaits nekā praksē tiek izmantots selekcijas grupā. Tik mazs īpatņu skaits nav paredzēts arī sēklu plantācijās, bez tam to nozīmīgi paaugstina fona putekšņu ietekme (Nikkanen & Ruotsalainen 2000). Nākamajā paaudzē sēklu plantācijas kloni ir nomainīti, tādēļ nav pamata uzskatīt, ka gēnu dreifa ietekme uz sēklu plantāciju pēcnācējiem (tātad mākslīgi atjaunotām mežaudzēm) varētu būt nozīmīga. N_e nereti tiek izmantots, lai noteiktu meža reproduktīvā materiāla piemērotību. Piemēram, Kanādā, Britu Kolumbijā minimālais pieļaujamais N_e sēklu partijai ir 10 (Stoehr et al. 2004), kas nodrošina 95 % populācijas ĢD (Ivetić et al. 2016). Kā papildus indikators sēklu plantācijās var tikt izmantota arī kopējā koku skaita un efektīvā koku skaita attiecība ($N \cdot N_e^{-1}$), salīdzinot to ar dabiskās populācijās konstatēto (Booy et al. 2000).

Gēnu dreifs visnozīmīgāk var ietekmēt tieši reti sastopamās alēles. Rosvall et al. (1998) aprēķinājuši, ka selekcijas grupā ar 50 kokiem 10 paaudžu laikā izmantojot dubultpāru krustošanu un atlasī ģimenes ietveros, tiks zaudētas alēles, kuru sākotnējais sastopamības biežums populācijā mazāks par 0,01; tanī par laikā tiek saglabāti 94% ģenētiskās daudzveidības. Jāņem vērā, ka arī dabiskā populācijā alēlēm ar zemu pārstāvētības biežumu ir samērā maza varbūtība nonākt homozigotā stāvoklī un nostiprināties uz ilgāku laiku. To lielākā vērtība bieži vien izpaužas nodrošinot (vai paaugstinot) rezistenci pret kādu noteiktu ārējās vides faktoru. Piemēram, konstatētas atsevišķas gobas, kam ir ģenētiski noteikta rezistence pret „Holandes gobu slimību”. Šī īpatnība sniedz iespēju glābt gobas kā sugu no pilnīgas izzušanas. Tanī pat laikā šāda dažu koku rezistence pret noteiktu nelabvēlīgās vides faktoru nav nozīmīga no audzes noturības nodrošināšanas viedokļa: ja, piemēram, attiecīgā alēle ir tikai 1 no 1000 kokiem, tad pieaugušā mežaudzē, iedarbojoties attiecīgajam nelabvēlīgajam faktoram, katros 2-2,5 ha paliek dzīvs tikai 1 koks. Papildus grūtības sagādā reti sastopamo alēļu konstatēšana – nepieciešams analizēt ārkārtīgi lielu paraugkopu, lai novērtējums nebūtu saistīts ar nozīmīgu kļūdu. Selekcijas procesā koki ar reti sastopamām alēlēm saglabājami klonu arhīvos. Ja rodas nepieciešamība, šādas alēles pārstāvētību selekcijas populācijā (atšķirībā no dabiskās) var efektīvi un strauji palielināt izmantojot kontrolēto krustošanu.

2. *Gēnu plūsma* – ģenētiskā materiāla apmaiņa starp populācijām. Govindaraju (1988) norāda uz sakarību, ka ģenētiskā distance starp populācijām (F_{st}) ir apgriezti proporcionāla N_e un vidējā imigrējušo īpatņu skaita (m) reizinājumam. Gēnu plūsma kokiem notiek ar sēklām un daudz nozīmīgākā apjomā ar putekšņiem. Gēnu plūsma līdzsvaro gēnu dreifa radīto efektu pat tad, ja vienas paaudzes laikā tikai daži īpatņi ir ar gēniem no citām populācijām (Eriksson 1998, McDonald 2004).

Daudzām meža koku sugām ir plašs dabiskais areāls un lielas populācijas ar izteiktu neradniecisku īpatņu krustošanos (*outcrossing*); tām ir garš dzīves ilgums, un lielā daļā gadījumu arī plaša gēnu plūsma lielos attālumos. Šie nosacījumi nodrošina bagātīgu ģenētisko mainību vairumā koku populāciju (Ingvarsson & Dahlberg 2019). Meža koku sugām bieži raksturīga vējappute, un daudzām no tām ir pielāgojumi, lai spētu sēklas izplatīt lielos attālumos. Kā liecina Govindaraju (1988) dati, vējapputes sugām gēnu plūsma ar putekšņiem ir ļoti efektīva. Saskaņā ar Koski (1970) pētījumiem un apkopotajiem literatūras datiem, parastās priedes mežaudzēs aptuveni 50% konkrētā koka apputekšņēšanā veic koki, kas aug 30-60 m attālumā no tā. Pārējie putekšņi var nākt no dažu 100 m līdz pat vairāku desmitu km attālām audzēm. Tāpat, analizējot priežu plantācijā ievāktās sēklas, nav konstatēts, ka paši tuvākie kloni (4 vai 12) konkrētā mātes koka sēklas būtu apaugļojuši biežāk; rametu izvietojums šajā

plantācijā ir 5 x 5 m (Rudin & Ekberg 1982). Līdzīgi Robledo-Arnuncio et al. (2004) parastās priedes mežaudzēs secina, ka attāluma ietekme uz tuvākā tēva koka lielāku līdzdalības procentu apputeksnēšanā ir nozīmīga tikai tad, ja audzes biežība ir ekstremāli zema (šajā gadījumā – atsevišķi *Pinus pinaster* mežaudzēs izvietoti vidēji 2,4 *Pinus sylvestris* koki uz ha). Palielinoties koku skaitam uz ha (pat tikai līdz 20), šāda tendence vairs nav novērojama. Sēklu plantācijās, kā jau minēts iepriekš, ārējo putekšņu plūsma nozīmīgi palielina ģenētisko daudzveidību. Pieaugušās, intensīvi ziedošās sēklu plantācijās ārpus plantācijas augoši tēva koki, veicot izoenzīmu analīzes, konstatēti sākot no 25 – 35% sēklu (El-Kassaby et al. 1989, Harju & Muona 1989, Wang et al. 1991), veicot analīzes ar mikrosatelītu marķieriem, pat līdz 40-60% sēklu (Almqvist & Pulkkinen 2005, Nilsson & Lindgren 2005).

Kā tiešas sekas zemākai ĢD gēnu dreifa un vājas gēnu plūsmas dēļ var būt augstākminētais inbrīdings. Tā kā inbrīdīga depresijai ir negatīva ietekme uz saglabāšanos un audžu ražību, rezultātā var veidoties negatīva atgriezeniskā spirāle, kad ģenētiskās mainības samazināšanās inbrīdīga dēļ samazina saglabāšanos un sēklu ražību, kas savukārt samazina populācijas lielumu. Šādu procesu sauc par mutācijas sabrukumu (*mutational meltdown*) (Lynch et al. 1995), kā rezultātā pakāpeniski pasliktinās populācijas vitalitāte un iespējama populācijas izžušana, ja vien ģenētisko materiālu nav iespējams bagātināt (Ingvarsson & Dahlberg 2019).

Selekcijas grupa uzskatāma par slēgtu sistēmu, tātad ārējas gēnu plūsmas nav un dažas alēles ar zemu frekvenci paaudžu laikā tiek zaudētas. Notiek radniecīgu indivīdu krustošanās, paaugstinās inbrīdīga koeficients. Taču grupas ar efektīvo īpatņu skaitu 50 inbrīdīga koeficients 50 paaudžu laikā pieaug tikai līdz aptuveni 0,35 (McDonald 2004). Vairākas grupas selekcijas populācijā laika gaitā var tikt apvienotas, palielinot N_e līdz 100, līdz ar to samazinot inbrīdīga koeficientu 50 paaudžu laikā līdz aptuveni 0,2. Meža koku selekcijā 50 paaudzes nozīmē vairāk kā 1000 gadus un nav pamata uzskatīt, ka līdz tam nebūs izstrādātas jaunas, daudz precīzākas un tiešākas metodes ģenētiskām manipulācijām ar organismiem, uzlabojot to cilvēkam vēlamās īpašības.

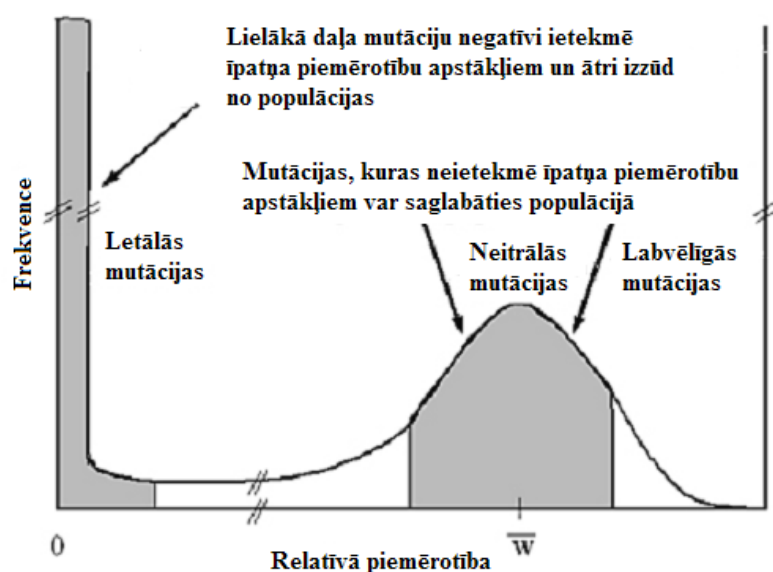
Inbrīdīga pēcnācējiem ir samazināt vitalitāte: gan izdzīvošanas, gan augšanas rādītāji – Wang et al. (1999) analizējot bērza ģimenes pēc 3 paaudžu pašapputes 13 gadu vecumā konstatējuši par aptuveni 50% zemāku saglabāšanos un 40% zemāku vidējo augstumu kā neradniecīgu krustojumu kokiem. Līdzīgi Wu et al. (1998), analizējot *Pinus radiata* klonu pašapputes pēcnācējus 2. paaudzē (inbrīdīga koeficients $F=0,75$), konstatējuši pēcnācējiem par 11% zemāku saglabāšanos un 19% zemāku vidējo caurmēru kā to pašu klonu neradniecīgiem krustojumiem, vienlaikus norādot, ka visu klonu reakcija uz tuvradniecisko krustošanu nav vienāda. Zemākas inbrīdīga koeficienta vērtības ($F=0,125$ krustojot pussibus un $F=0,25$ krustojot sibus) ievērojami mazāk ietekmējušas vitalitāti – saglabāšanās pazeminājusies tikai par attiecīgi 1% un 3%, diametrs – par 5% un 6%. Nav konstatēta nozīmīga inbrīdīga ietekme uz koksnes īpašībām – pieaugot inbrīdīga koeficientam no 0 līdz 0,75 vidējais koksnes blīvums samazinājis par 1-2 %, tanī pat laikā, līdzīgi kā caurmēram, koksnes blīvuma variācijas koeficients pieaug no 4% līdz 29%. Novērotas statistiski būtiskas atšķirības atsevišķu klonu reakcijā uz inbrīdīga koeficienta paaugstināšanos (Wu et al. 2002).

Analizējot to pašu *Pinus radiata* materiālu, Matheson et al. (2002) norāda, ka tuvradnieciskās krustošanas pēcnācējiem ir līdzīgas tās pašas pazīmes vērtību korelācijas dažādā uzmērīšanas vecumā kā neradniecīgu klonu krustojumiem. Tas nozīmē, ka, sadalot selekcijas grupu atsevišķās līnijās (kur F palielinās straujāk), selekcija juvenīlā vecumā sniedz tādu pat vai vēl augstāku efektu kā strādājot ar visu selekcijas grupu kopā. Tanī pat laikā selekcijas grupas sadalīšana un viena īpatņa izvēle no katras līnijas sēklu plantācijai nodrošina neradniecīgu īpatņu krustošanos plantācijā (ar varbūtēju heterozes efektu un augstu ģenētisko daudzveidību sēklu plantāciju pēcnācējiem). Bez tam līnijas pēc noteikta paaudžu skaita iespējams apvienot, tādējādi efektīvāk kontrolējot radniecības uzkrāšanos visā selekcijas grupā (Ruotsalainen & Lindgren 2000).

No pieejamajiem datiem var secināt, ka inbrīdīga koeficienta vērtības līdz 0,12-0,25 (ko var prognozēt selekcijas grupai ar $N_e=50$ pēc aptuveni 30 paaudzēm) tikai nedaudz samazina

īpatņu augšanas rādītājus, kā arī reproducēšanās spējas (ziedēšanas sākuma laiku un neziedošo īpatņu skaitu (Wu et al. 2004). Līdzīgi inbrīdīga koeficients 0,125 govīm saistīts ar nelielu (mazāk par 1%) saimnieciski nozīmīgo īpašību (piena, tauku un proteīna daudzuma) samazinājumu, kā arī niecīgu (4%) izdzīvošanas līdz 2. laktācijai samazinājumu (Mc Parland et al. 2007a). Mājdzīvnieku selekcija notikusi jau ievērojamu paaudžu skatu, paaudzes nomainās salīdzinoši ar koku selekciju īsā laika periodā (6-7 gados), tomēr selekcijas darbs šķirnēm bez ievērojamiem sarežģījumiem iespējams ar $N_e=64-85$, līdz 127 (Cleveland et al. 2005, Mc Parland et al. 2007b). Tas atkārtoti apliecina, ka izvēlētās vairākas selekcijas grupas, kur $N_e=50$ katrai no koku sugām ir pietiekami inbrīdīga saglabāšanai līmenī, kas netraucē papildus selekcijas efekta sasniegšanu katrā ciklā un ģenētiskās bāzes nodrošināšanai atlasei.

3. *Mutācijas* – DNS izmaiņas noteiktā lokusā, jaunu alēļu veidošanās avots. Notiek samērā reti (ar kārtu 10^{-5} – 10^{-6} – Eriksson 1998), turklāt vēl zemāka ir varbūtība, ka īpatnim ar šo mutāciju būs kādas augšanas (vai citas) priekšrocības dotajā ekosistēmā, tas labi vairosies un ģenētiskās izmaiņas saglabāsies un nostiprināsies populācijā (31. attēls).

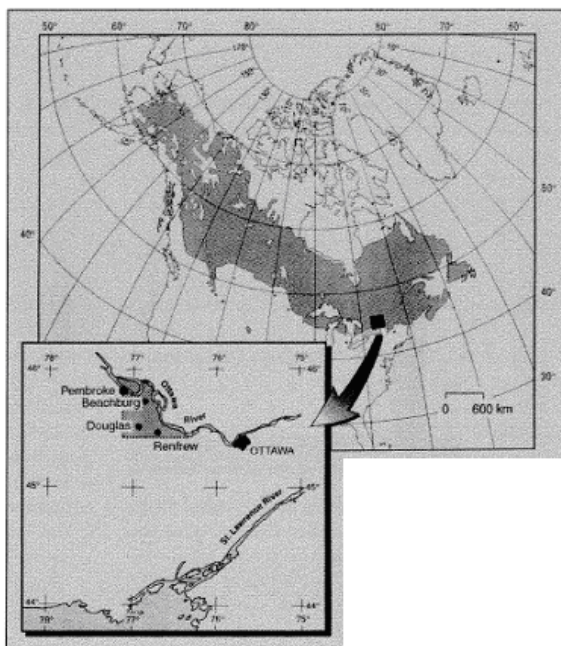


3.1. att. Hipotētisks jauno mutāciju sadalījums populācijā (attēls no McDonald, 2004)

Respektīvi, nepieciešams liels paaudžu skaits, līdz jaunā alēle populācijā sasniedz vērā ņemamu sastopamības biežumu un sāk ietekmēt tās parametrus. Izmantojot kontrolēto krustošanu un veģetatīvo pavairošanu, labvēlīgas mutācijas selekcijas grupā un selekcionētajiem kokiem var tikt saglabātas un koki ar šo alēli pavairoti. Līdzīgi citām zema pārstāvītības biežuma alēlēm ir augstāka varbūtība saglabāties selekcijas grupā, kur tiek krustots neliels īpatņu skaits noteiktā kārtībā, nekā dabiskā populācijā, kur nejauši krustojas liels īpatņu skaits. Zemas frekvences alēļu nozīme selekcijas grupā var būt aktuāla arī pēc lielāka skaita selekcijas ciklu, nodrošinot ģenētisko mainību, kad biežāk sastopamās alēles būs fiksējušās homozigotā stāvoklī. Ja populācijā ir mazāk īpatņu, notiek mazāks skaits mutāciju un liela daļa arī no neitrālajām izzūd gēnu dreifa rezultātā. Vecākās populācijās uzkrāties vairāk neitrālu mutāciju kā jaunās, ar tādu pašu N_e raksturojamās populācijās. Augstāka ģenētiskā mainība (arī vērtēta kā uzkrājušos neitrālo mutāciju apjoms) paaugstina populācijas spējas saglabāties un pielāgoties strauju vides apstākļu izmaiņu gadījumā.

4. *Dabiskā izlase* – atlasa konkrētiem apstākļiem piemērotākos īpatņus, saglabājot populācijas vitalitāti un spēju vairoties. Selekcija vienlaikus samazina populācijas daudzveidību (darbojas pretēji gēnu plūsmai un mutācijām) un maina vidējo vērtību. Dabiskā selekcija iedarbojas uz fenotipu un tikai caur to uz genotipu. Fenotipiskais plastiskums ir noteikta genotipa fenotipisko variantu amplitūda atšķirīgos vides apstākļos. Koku sugām to ilgstošā dzīves cikla dēļ raksturīgs augsts fenotipiskais plastiskums, ļaujot līdz zināmai robežai

pielāgoties apstākļu izmaiņām dzīves laikā (Eriksson 1998, Mátyás 2007). Atšķirīgiem genotipiem (gan koku, gan populāciju līmenī) raksturīgs atšķirīgs fenotipiskais plastiskums. Tādejādi var uzskatīt, ka šī pazīme arī pieskaitāma pie ģenētiskās daudzveidības indikatoriem. Fenotipisko plastiskumu tieši novērtēt nav iespējams, to var izdarīt izmantojot provenienci un iedzimtības pārbaužu stādījumus, kuri ierīkoti klimatiski (vai pēc citiem apstākļiem) atšķirīgās vietās. Latvijas mērogā redzams, ka augsts fenotipiskais plastiskums piemīt, piemēram, Smiltenes izcelsmes priedēm. Atsevišķām populācijām raksturīgs ļoti augsts fenotipiskais plastiskums un spēja pielāgoties apstākļiem ļoti plaša reģiona ietvaros: kā tas redzams 3.2. attēlā piemērā ar *Picea glauca* populāciju, kura ir starp labākajām ģeogrāfijas stādījumos gandrīz visā sugas izplatības areālā (Ledig et al. 1998).



3.2. att. *Picea glauca* populācija ar augstu fenotipisko plastiskumu un areāls, kurā tās saglabā pielāgotību (attēls no Ledig et al., 1998)

Līdzīgas likumsakarības konstatētas arī citām sugām, piemēram, parastajai priedei (Shutyaev & Giertych 1998, Shutyaev & Giertych 2000). Fenotipisko plastiskumu iespējams raksturot ar indikatoriem, ko izmanto genotipa-vides mijiedarbības komponentes vērtēšanai; taču, selekcijas darbam turpinoties, tiek iegūta informācija par radniecību un radniecīgu koku augšanu dažādos apstākļos vairākās paudzēs, kas veicina daudz precīzāku metožu izstrādi atsevišķu koku fenotipiskā plastiskuma novērtēšanai. Koki ar augstu fenotipisko plastiskumu rekomendējami selekcijas darbam un sēklu plantācijām, īpaši šī brīža – sarežģīti prognozējamo klimata izmaiņu – situācijā.

Piemērotība apstākļiem veido īpatņa vitalitāte (dzīves ilgums) un reproducēšanas spējas, un to parasti raksturo vitālo pēcnācēju skaits dzīves laikā. Jo piemērotāks īpatnis būs apstākļiem, jo tas dzīvos ilgāk un atstās vairāk pēcnācēju (sava ģenētiskā materiāla) nākamajām paudzēm. Saskaņā ar Fišera teorēmu mainīgos vides apstākļos populācijas vidējais piemērotības līmenis dabiskās selekcijas procesā nepārtraukti palielinās. Piemērotības izmaiņas (palielinājums) ir proporcionālas populācijā esošo, piemērotību nosakošo gēnu aditīvajai ģenētiskajai dispersijai. Tātad populācija virzīsies uz tuvāko lokālo piemērotības maksimuma vērtību, kas obligāti nav globālā (vispārējā) piemērotības maksimuma vērtība. Rekombinējoties ģenētiskajam materiālam vai imigrācijas / mutāciju rezultātā palielinoties piemērotību nosakošo īpašību aditīvajai ģenētiskajai dispersijai, dabiskā selekcija var turpināt virzīt populāciju uz jauno adaptācijas maksimumu.

5. *Krustošanās* – nodrošinot ģenētiskā materiāla rekombināciju un nodošanu nākamajām paaudzēm. Tātad krustošanās nodrošina genotipisko daudzveidību. Gēnu daudzveidība ir alēļu daudzveidība specifiskam lokusam dotajā populācijā. Genotipu daudzveidība, turpretī ir alēļu kombināciju daudzveidība populācijā (McDonald 2004).

Dabiskās selekcijas procesā izdzīvo pielāgotākie īpatņi (genotipi). Pielāgotību dažādos vides apstākļos nosaka atšķirīgas īpašības, kas saistītas ar spēju saglabāties (tolerances norma), konkurēt ar savas un citu sugu īpatņiem par barības resursiem, kā arī, galvenokārt, vairoties (sēklu daudzums, dīdžība, dīgstu saglabāšanās u.c.). Pielāgotība saistīta ar dažādām, bieži vien savstarpēji korelējošām, pazīmēm, kas izpaužas atšķirīgos vides apstākļos dažādās koka attīstības stadijās; tātad labāk pielāgotais īpatnis ir tas, kuram ir piemērotākais pazīmju (spējas reaģēt uz konkrētajiem vides apstākļiem) komplekss (Booy et al. 2000, Reich et al. 2003). Konstatēts, ka pielāgotība populācijas līmenī pozitīvi un būtiski korelē ar tādiem ģenētisko daudzveidību raksturojošiem rādītājiem kā kvantitatīvā ģenētiskā variācija (ko raksturo iedzimstamības koeficients), populācijas īpatņu skaits (N , N_e), un heterozigotitāte, taču minētie parametri izskaidro tikai 15-20% no kopējās pielāgotības variācijas (Reed & Frankham 2003). Heterozigotitātes līmenis ir tieši saistīts ar indivīda piemērotību konkrētajai videi, tādēļ arī populācijas līmenī spējai pielāgoties būtu jākorelē ar heterozigotitāti (Reed & Frankham 2003). Līdzīgi Booy et al. (2000) literatūras apskatā norāda, ka konstatējama saikne starp heterozigotitāti un pielāgotību, taču raksturīga tā ir galvenokārt situācijās, kad homozigotitāte veidojusies neliela īpatņu skaita dēļ (vairākās paaudzēs uzkrājoties inbrīdīga depresijai, notiekot gēnu dreifam) piemēram, kolonizējot jaunu teritoriju vai pēc nozīmīgas populācijas skaitliskās samazināšanās kāda vides faktora ietekmē. Boreālās koku sugas kopumā raksturojamas ar augstu heterozigotitāti un lielu daļu polimorfu lokusu ar daudzām alēlēm vienā lokusā – t.i. augstu alēļu daudzveidību (*allelic richness*) (Hamrick & Godt 1996).

Eksistējošo ģenētisko daudzveidību (vai sagaidāmo heterozigotitāti) galvenokārt nosaka alēles ar pārstāvētības biežumu virs 0,1 (Yanchuk 2001). Heterozigotitāti var novērtēt izmantojot izoenzīmus un molekulāros marķierus. Parasti tiek aprēķināta sagaidāma heterozigotitāte (*expected heterozygosity*, H_{ep}), kas reprezentē varbūtību, ka divas viena un tā paša lokusa kopijas, kas pēc nejaušības izvēlētas no populācijas gēnu kopas, pārstāvēs atšķirīgas alēles. Daļu no ģenētiskās daudzveidības, kas atšķirīga starp populācijām (G_{ST}) tāpat kā attiecību starp aditīvo ģenētisko dispersiju starp populācijām un kopējo aditīvo ģenētisko dispersiju (F_{ST}), arī parasti aprēķina pamatojoties uz ģenētisko marķieru informāciju. Interpretējot rezultātus no ģenētisko marķieru un lielākajā daļā gadījumu arī izoenzīmu analīzes svarīgi ņemt vērā, ka marķieri (tādi kā AFLP, RAPD, SSR jeb tā saucamie „mikrosatelīti”) raksturo genoma nekodējošo daļu – tātad nav saistīti ar pazīmju kvantitatīvām izpausmēm un nav pakļauti dabiskās selekcijas procesam. Tas arī izskaidro rezultātus, kādēļ meža koku sugām veicot analīzes ar šiem marķieriem lielākā daļa ģenētiskās variācijas konstatēta populācijas ietvaros un tikai neliela (atsevišķo gadījumos ~2-3%) – starp populācijām, pat ja populācijas atrodas samērā attālu viena no otras (Gullberg et al. 1982, Goncharenko et al. 1994, Morand et al. 2002).

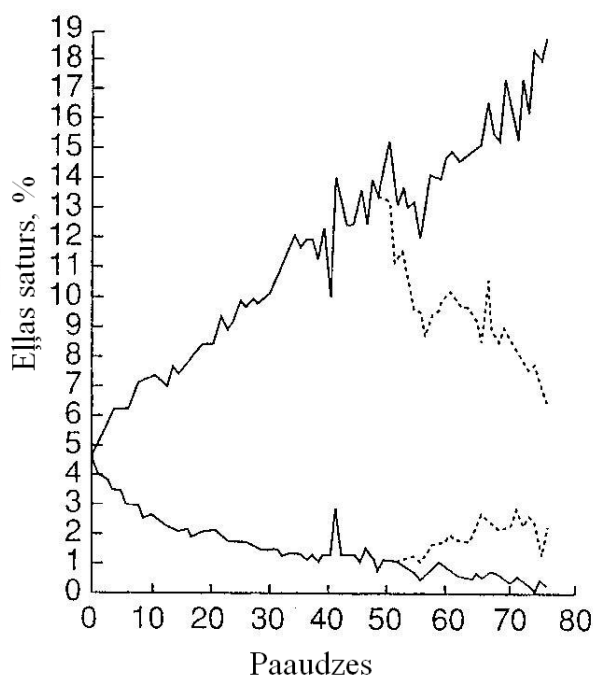
Ir svarīgi nošķirt neitrālo ģenētisko mainību, ko neietekmē dabiskā izlase, un ģenētisko mainību, kas nodrošina kāda konkrēta veida pielāgošanās spējas. Adaptīvo pazīmju ģenētiskā mainība var būtiski atšķirties no neitrālās (Savolainen et al. 2013).

Kvantitatīvo pazīmju atšķirības starp populācijām parasti pārsniedz tās, kas konstatējamās ar neitrālajiem marķieriem (Merilä & Crnokrak 2001). Informācija par korelāciju starp ģenētiskās atšķirības pakāpi starp atsevišķām populācijām pēc selekcijas-neitrālajiem molekulārajiem marķieriem un kvantitatīvām pazīmēm ir pretrunīga (Bucci et al. 2000, Merilä & Crnokrak 2001, Storz 2002). Kopumā tas liecina, ka no selekcijas viedokļa ir maznozīmīgi veikt dabisko un selekcijas populāciju salīdzinājumu ar neitrālajiem ģenētiskajiem marķieriem; taču tie labi izmantojami, piemēram, gēnu plūsmas aprakstīšanai (reizē ar to plantācijās ar mežaudžu putekšņiem „ienākošās” ģenētiskās daudzveidības kvantificēšanai).

Nozīmīgākus rezultātus ģenētiskās daudzveidības raksturošanai un vienlaikus selekcijas procesa paātrināšanai vai sniegt marķieri, kas saistīti ar kvantitatīvās pazīmes ietekmējošiem gēniem, vai vismaz to reģioniem: pielietojot asociāciju studijas vai QTLs kartēšanu (Costa E Silva et al. 2000). Jāņem vērā, ka QTLs kartēšana balstās uz lielām populācijām ar zināmu radniecību (tipiski – selekcijas populācijām) un ar tās palīdzību iespējams identificēt gēnus, kas saistīti ar rezistenci pret sēņu infekcijām, sausuma un aukstuma izturību (Asiegbu et al. 2003, Asiegbu et al. 2005, Neale 2007). Taču tipiski šādi gēni vai lokusi izskaidro tikai nelielu daļu no kopējās pazīmes variācijas (Neale 2007), tādēļ izmantojami tikai kontekstā ar kvantitatīvās ģenētikas datiem.

Jāņem vērā, ka ģenētiskā daudzveidība nenodrošina adaptāciju noteiktiem vides apstākļiem, tikai nosaka potenciālu (populācijas, sugas, selekcijas grupas) ietvaros pielāgoties vides apstākļu svārstībām noteiktā intervālā, tātad zināmām mērā definē tolerances intervālu. Iespējamās samazinātas ĢD sekas var būt samazināts populācijas potenciāls reaģēt uz izmaiņām vidē, ietverot abiotiskus faktorus, piemēram, klimatiskos apstākļus, vai biotisko faktoru izmaiņas, piemēram, jaunu kaitēkļu vai patogēnu ieviešanās (Reusch et al. 2005). Tā kā genotipa un vides mijiedarbība ir diezgan neparedzama, ir grūti prognozēt, kā indivīdi reaģēs uz turpmākajām vides izmaiņām. Piemēram, pat ģenētiski vienveidīgas populācijas var būt fenotipiski ļoti dažādas. Šis jautājums ir aktuāls daudzām komerciālām meža koku sugām, kuru ilgā rotācija liedz paredzēt nākotnes vides apstākļu svārstību ietekmi. Zemas ģenētiskās daudzveidības rezultātā var samazināties arī produktivitāte, jo ģenētiski viendabīgās indivīdu grupās vērojama intensīvāka tuvradniecīga krustošanās nekā ģenētiski daudzveidīgās grupās (Boyden et al. 2008). Kaut arī meža kokos nav iespējams “mutāciju sabrukums”, ņemot vērā to lielo un stabilo indivīdu skaitu, samazināta spēja pielāgoties vides izmaiņām varētu kļūt par problēmu, ja pārmaiņu temps ir straujš. Šī ir joma, kam meža ģenētikas pētījumi tikai relatīvi nesēn sākuši pievērst uzmanību (Aitken & Whitlock 2013).

Līdz ar to selekcijas procesa ilgstoša vadīšana iespējama, sabalansējot ģenētisko ieguvumu un daudzveidību. To uzskatāmi demonstrē lauksaimniecības augi, kuru atlase notiek jau vairākus tūkstošus gadu. Pieejams arī plašs eksperimentālais materiāls, piemēram, veicot selekciju eļļas satura (kas ir kvantitatīva pazīmes – līdzīgi kā koku augstums vai zaru resnums) palielināšanai kukurūzas graudos (3.3. att.).



3.3. att. Kukurūzas selekcija eļļas īpatsvara palielināšanai graudos (attēls no Falconer, Mackay, 1996)

Redzams, ka pazīmes vērtības nepārtraukta paaugstināšana iespējama ilgstoši (pat 80 selekcijas ciklus). Zināmu laiku (30-35 paaudzes) pēc selekcijas uzsākšanas selekcijas efekts atsevišķā ciklā var ar būt arī negatīvs, kas saistīts ar kādu galveno regulatoro gēnu fiksēšanos. Taču pēc dažu paaudžu krustošanas tas turpina paaugstināties. Tāpat eksperiments pierāda, ka pat pēc 50 selekcijas paaudzēm ģenētiskā daudzveidība vēl ir pietiekama, lai veiktu sekmīgi realizētu gan “apgriezto selekciju” – atlasot klonus ar mazāku eļļas procentu, gan turpinātu iegūt ar vien augstāku eļļas % tiešās selekcijas līnijā.

Ģenētiskās daudzveidības līmeņi

Ģenētiskā daudzveidība un tās indikatori var tikt aplūkoti vairākos līmeņos: sugas, provenienču (populāciju), ģimenes un indivīda.

- *Sugas līmenis*

Starpsugu daudzveidības saglabāšana apmežošanā samazina ierīkošanas riskus, palielina bioloģisko daudzveidību un dabiskās atjaunošanās spēju (Ivetić et al. 2016).

- *Provenienču (populāciju) līmenis*

Meža koku sugām raksturīga augsta heterozigotitāte, un to populācijās sastopama liela daļa no kopējās ģenētiskās mainības, kamēr starppopulāciju mainība reti pārsniedz 5 % (Menozzi 1995, Paule et al. 1995, Larsen 1996). Tomēr atšķirības starp proveniencēm novērojamas gan sēklās un sējeņos, gan telpiskās izplatības veidos. Mainība starp populācijām var būt pakāpeniska vai ekotipiska, un zināšanas par mainības veidu ir svarīgas reprodūktīvā materiāla pārvietošanā (Ivetić et al. 2016).

- *Ģimenes līmenis*

Ģimeņu skaits (pusību līnijas) meža atjaunošanā nosaka ĢD pakāpi un jaunās audzes pielāgošanās spējas. Ģimeņu skaits ir atkarīgs no sēkļu avota (sēkļu audze vai sēkļu plantācija), sēkļu apstrādes un ražošanas procesa stādaudzētavā. ĢD vērtē ar efektīvo populācijas īpatņu skaitu N_e , kas nereti tiek izmantots, lai noteiktu meža reprodūktīvā materiāla piemērotību (Stoehr et al. 2004).

- *Indivīda līmenis*

Zemākajā līmenī ĢD ir atkarīga no faktoriem, kas kavē panmiksiju, - krustošanās un gēnu izplatības efektivitātes (Boyle et al. 1997). Ģenētiski mainīgām koku sugām sagaidāms, ka katrai sēklai ir citāds genotips, un starp pēcnācējiem rodas ievērojama mainība pat tad, ja ir daži vecāku koki (Adams et al. 1992). Neradniecīgu indivīdu krustošanās (*outcrossing*) nodrošina augstu ĢD, kamēr daudzveidība indivīdu līmenī ir svarīga klonu mežsaimniecībā (Ivetić et al. 2016).

Runājot par ģenētisko mainību, svarīgi arī atšķirt ģenētisko daudzveidību un genotipisko daudzveidību. Ģenētiskā daudzveidība attiecas uz ģenētisko mainību populācijā un ir atkarīga no atšķirīgo alēļu skaita un biežuma. Genotipiskā daudzveidība attiecas uz unikālajiem genotipiem, kas ir sastopami. Piemēram 10 unikāli kloni nodrošina līdzvērtīgu ģenētisko daudzveidību kā visi to iespējamie pēcnācēji, kas rodas, izmantojot šos kokus kā vecākus. Tomēr genotipiskā daudzveidība šiem 10 kloniem ir zemāka, nekā stādot pēcnācējus, kas radušies, nejauši krustojot šos klonus. Šajā gadījumā atkārtota kombinācija, kas saistīta ar mejozi, nodrošina, ka praktiski visiem pēcnācējiem būs unikāli genotipi, pat tad, ja tos rada tik ierobežots vecāku skaits. Tiklīdz pietiekams skaits klonu tiek izmantots meža atjaunošanā, ģenētiskās daudzveidības zudums būs minimāls. Tomēr genotipiskā daudzveidība tiek būtiski samazināta pat tad, ja tiek izmantots liels skaits unikālu klonu. Tā kā ģenētiskā daudzveidība selekcijas populācijās, no kurām iegūst klonus, nosaka augšējo ĢD robežu, kas būs klonu materiālā, jāuzmanās, lai šī populācija saglabātu ĢD laika gaitā. Selekcijas programmā ģenētiskā daudzveidība saglabājama, sadalot selekcijas pamatpopulāciju apakšpopulācijās, veicot atlasu un krustojot, lai nodrošinātu gandrīz vienādu mātes koku ieguldījumu visās jaunajās paaudzēs (Ingvarsson & Dahlberg 2019).

Mežsaimniecības potenciālā ietekme uz ģenētisko daudzveidību

Mūsdienās viens no galvenajiem iebildumiem pret meža atjaunošanu ar selekcionētu stādmateriālu ir bažas par samazinātu ĢD, kā rezultātā var samazināties bioloģiskā daudzveidība un populācijas dabiskās izlases spēja. Dažādos meža reproduktīvā materiāla ražošanas procesa posmos var tikt izmantīts ģimeņu sastāvs un proporcijas sēklu un stādmateriāla partijās stādītajā audzē. Šie riski salīdzināmi ar risku zaudēt ĢD, nepiemēroti pārvietojot materiālu uz citām sēklu izmantošanas zonām (Campbell & Sorensen 1984). Arī mežkopības darbības, kas selektīvi izņem kokus un attiecīgi to ģēnus no mežaudzes, var ietekmēt mežu genofonu (Schaberg et al. 2003, Farwig et al. 2008, St.Clair & Howe 2011), parasti samazinot reto alēļu frekvenci un tādejādi potenciāli mazinot nākotnes ģenētisko potenciālu (Adams et al. 1998, Schaberg et al. 2003, Hawley et al. 2005). Tomēr ir maz liecību, ka mākslīgā meža atjaunošana noved pie ĢD samazināšanās audzes līmenī neatkarīgi no tā, vai meža reproduktīvā materiāla (MRM) izcelsme ir dabiskas mežaudzes vai sēklu plantācijas (Koski 2000). Ģenētiskā mainība stādītās audzēs ir salīdzināma ar mainību dabiskās audzēs, jo mūsdienās sēklu plantācijas tiek veidotas no pluskokiem, kas pārstāv plašu ģeogrāfisku diapazonu. Tomēr svarīga ir pluskoku izcelsmes piemērotība konkrētajai lokācijai, jo ģēnu plūsma no sēklu plantācijas apkārtesošajās mežaudzēs var samazināt ĢD, ja pēcnācēji nav spējīgi pielāgoties lokālajiem apstākļiem (Ingvarsson & Dahlberg 2019). MRM pārvietošanai jābūt balstītai zināšanās par izmantošanas vietu, sugas ģenētisko daudzveidību un bioloģiju. Pārvietošana ietekmē genofonu, pievienojot jaunus ģēnus vai mainot jau lokāli eksistējošo ģēnu frekvences (Adams et al. 1992). Nekontrolēta nezināmas izcelsmes MRM pārvietošana un izmantošana rada draudus pielāgošanās spējai un/vai adaptācijas potenciālam kā sēklu plantācijās, tā arī plašākā mērogā (Finkeldey & Ziehe 2004).

Selekcijas procesā ir vairāki posmi, kuros var tik samazināta ĢD. Fenotipiskā atlase selekcijas ciklā, kā arī mērķtiecīga konkrētu sēklu un sējeņu atlase var ietekmēt ģenētisko mainību. Selekcija kā tāda ir pārāku indivīdu atlase tālākai pavairošanai, un no daudzu kultūraugu sugu selekcijas ir zināms, ka šāda atlase rada “ģenētiskā pudeles kakla” risku gan mērķa pazīmēm, gan visā genomā. Svarīgākie faktori, kas nosaka ĢD zudumus kultūraugiem, ir kultivēšanas perioda ilgums un populācijas lielums, kas kopā tiek saukti par “domesticācijas pudeles kaklu” (*domestication bottleneck*). Spēcīgs pudeles kakla efekts genomā noved pie zemas mainības. Vairums meža koku sugu nav domesticētas, un, ņemot vērā intensīvas kultūraugu selekcijas sekas, lielākajā daļā meža koku sugu selekcijas procesā tiek nodrošinātas pietiekami lielas selekcijas populācijas, lai samazinātu ĢD zuduma risku (Ingvarsson & Dahlberg 2019). Lielākais risks samazināt ĢD ir sugām ar vidēju ekoloģisko amplitūdu, fragmentētiem biotopiem un neesošu vai nelielu ģēnu plūsmu (Habel & Schmitt 2012), kas tomēr nav raksturīgi mežsaimnieciski nozīmīgām sugām mūsu reģionā (piemēram, eglei vai bērzam).

Kā jau iepriekš minēts, ar uzlabotu meža reproduktīvo materiālu atjaunota meža ģenētiskā daudzveidība nav raksturojama tikai ar statistisku indikatora vērtību, bet tā jāvērtē, salīdzinot ar dabiskajās populācijās konstatējamajām dažādu indikatoru vērtībām (McKinnell 2002). Selekcijas kontekstā visplašāk pētīta ir sēklu plantāciju pēcnācēju ģenētiskā daudzveidība, lai noteiktu optimālo klonu skaitu plantācijā. Bažas par sēklu plantāciju pēcnācēju ĢD ir saistītas ar iespējamu paaugstinātu inbrīdingu, kas var pasliktināt audžu stāvokli (Booy et al. 2000), tādēļ plantācijās izmantojamo klonu skaitam ir jānodrošina tāds pats heterozigotitātes līmenis, kā dabiskās audzēs. Skujkokiem ir raksturīgas daudzas letālas alēles, līdz ar to tie vairāk cieš no inbrīdinga depresijas, un pašappute var novest pie daudzu pēcnācēju zudumiem un zemas pieaugušu koku ražības (Williams & Savolainen 1996).

Dažādu pētījumu rezultāti kopumā neuzrāda negatīvu tendenci - alēļu daudzveidība sēklu plantācijās var būt gan augstāka, gan zemāka, salīdzinot ar dabiskām audzēm; alēļu skaits *Picea sitchensis* sēklu plantācijā novērtēts augstāks nekā mežaudzēs. Polimorfisku lokusu īpatsvars sēklu plantācijās līdzvērtīgs dabiskajām populācijām *Thuja plicata* un *Picea glauca x engelmanni*, augstāks *Picea sitchensis* un *Pseudotsuga menziesii*, bet zemāks *Picea glauca* un

Pinus banksiana. Sagaidāmā heterozigotitāte novērtēta kā augstāka (statistiski nebūtiski) *Picea sitchensis* vai līdzvērtīga pārējām sugām (Ivetić et al. 2016). Šie rezultāti norāda, ka selekcija pirmajos ciklos sugām ar raksturīgu augstu polimorfismu būtiski nesamazina ģenētisko mainību, ko visticamāk nodrošina plašas dabiskās populācijas (El-Kassaby & Ritland 1996). To parāda arī nesenāki *Picea glauca* pētījumi ar SNP marķieriem (Namroud et al. 2012).

Vairums parastās egles sēklu plantāciju veidotas no 30 – 50 kloniem, kas kopumā spēj nodrošināt ĢD, kas ir līdzvērtīga dabiskajām populācijām, izņemot zemāku reto alēļu frekvenci (Funda & El-Kassaby 2012). Augstu ĢD līmeni nodrošina daudzveidība, kas sastopama pašos klonos, kā arī to papildina augstais putekšņu fons. Turklāt ĢD plantācijā var būt arī augstāka nekā vietējā populācijā, ja plantācijas kloni pārstāv plašu ģeogrāfisko areālu (Chaisurisri & El-Kassaby 1994). Zviedrijā, Somijā un Dienvidkorejā tipisks klonu skaits skujkoku sēklu plantācijās (SP) ir robežās no 70 līdz 139 kloniem (Kang et al. 2001), kamēr ASV tie ir 24 (14 – 36) kloni *Pinus taeda* L. un 42 (25-55) kloni *Pinus ellioti* Engelm (McKeand et al. 2003). Minimālais skaits Somijā ir 30 kloni (Koski 1980), bet Zviedrijā rekomendēts izmantot vismaz 20 klonus (Lindgren & Prescher 2005). Autori kopumā rekomendē dažādu klonu skaitu: vairāk nekā 20 (Johnson & Lipow 2002), ne vairāk kā 30 (Yanchuk et al. 2006) vai 40 (Bishir & Roberds 1999), starp 30 un 40 (Roberds & Bishir 1997), vairāk nekā 40 (Koski 2000). Jāņem vērā, ka ne visiem kloniem būtu jābūt pārstāvētiem ar vienādu rametu skaitu (Lindgren & Matheson 1986, Hodge & White 1993, Lindgren et al. 2009).

Latvijā sēklu plantāciju pēcnācēju ĢD salīdzināta ar dabiski atjaunojušos mežaudzi pēc vējgāzes Slīteres Nacionālajā parkā, dabisku populāciju nacionālajā parkā (Moricsala), kā arī ģenētisko resursu mežaudzēm (Ruņģis et al. 2019). Analīze ar mikrosatelītu marķieriem uzrāda, ka ĢD indikatori – alēļu skaits, alēļu skaits ar frekvenci $> 0,05$, Šenona informācijas indekss, sagaidāmā un novērotā heterozigotitāte – ir līdzvērtīgi analizētajās populācijās. Diferenciācija starp populācijām novērtēta kā zema, kas skaidrojams ar vāju populāciju struktūru, vērā ņemamu šķēršļu trūkumu gēnu plūsmai un spēcīga vides gradienta neesamību Latvijas mērogā (Ruņģis et al. 2019). Novērtēts arī, ka ģenētiskās daudzveidības rādītāji vienvecuma egļu audzēs nav būtiski zemāki kā dabiskās audzēs, ko nodrošina sugai raksturīgā brīvappute, ģenētiskā polimorfisma un heterozigotitātes līmenis, kā arī lieli putekšņu izplatības attālumi (Ruņģis et al. 2019). Norvēģijā parastās egles sēklu plantācijās fiksēta neredzama alēļu daudzveidība nekā dabiskās audzēs, bet tas lielā mērā ir atkarīgs no klonu skaita plantācijā. Tikmēr atšķirības sagaidāmajā heterozigotitātē nav būtiskas (Sønstebo et al. 2018). Pētījumi rāda, ka alēļu daudzveidība pieaug, ja vecāku koku atlase tiek veikta plašākā ģeogrāfiskajā amplitūdā (El-Kassaby & Ritland 1986b, Chaisurisri & El-Kassaby 1994, Stoehr & El-Kassaby 1997). Putekšņu fons paaugstina ĢD plantācijās ar mazu klonu skaitu (El-Kassaby & Ritland 1986a, El-Kassaby & Ritland 1986b, Lindgren & Prescher 2005).

Sēklu ievākšana ir kritisks posms ģenētiskajai daudzveidībai masu ražošanas procesā. Liela ĢD daļa var tikt zaudēta, ja sēklas tiek ievāktas no maza koku skaitu vai nepiemērotiem kokiem. Vācot sēklas audzē, rekomendēts ievākšanu veikt vienmērīgi visā platībā (Konnert & Hosius 2010). ĢD zudumi nākamajā paaudzē ir apgriezti proporcionāli izvēlēto vecāku koku skaitam (Bila 2000), līdz ar to efektīvāk ir ievākt mazāk sēklu no viena koka, bet izvēlēties vairāk mātes koku. Vairumā gadījumu ieteicams ievākt sēklas no vismaz 20 (Pacalaj et al. 2011) vai 50 attāliem mātes kokiem. Sagaidāmais heterozigotitātes samazinājums 50 koku paraugkopai ir 1 %. Ir droši pieņemt, ka sēklas jāievāc no vismaz 40 kokiem, bet šis sliekšnis var būt mazāks dabiski plaši izplatītām un pioniersugām.

Jāņem vērā, ka sēklu vākšana neražas gados arī var novest pie samazinātas ĢD, jo sēklas no maza vecāku skaita nepilnīgi pārstāv populāciju. Ņemot vērā sēklu ražas ģenētiskās struktūras mainību starp gadiem (Nikkanen & Ruotsalainen 2000, Baumanis et al. 2012, Nielsen & Hansen 2012), daudzveidība var tikt saglabāta, izmantojot sēklas, kas ievāktas dažādos gados (Kang et al. 2005). Sēklu paraugi no dažāda vecuma kokiem vēl jo vairāk kopē dabisko atjaunošanos un paaugstina pielāgošanās potenciālu (Ivetić et al. 2016).

Zināma ietekme uz ĢD var būt arī sēklu šķirošanai un uzglabāšanai. Sēklu apstrāde un šķirošana var samazināt ĢD, samazinot kādas ģimenes īpatsvaru (vai pilnībā to izslēdzot) sēklu partijā. Ģimenes, kam raksturīgas mazas sēklas, var tikt pakļautas sistemātiskai izslēgšanai. Tomēr, arī nešķirojot sēklas, var notikt līdzīgi procesi, jo sējeņi no mazām sēklām ir mazāki un uzrāda zemāku saglabāšanos (Campbell & Sorensen 1984). Sēklu uzglabāšanas iespējamību spēcīgi ietekmē genotips – sēklu dzīvotspējas saglabāšanās atšķiras dažādām ģimenēm (Schmidt 2000). Arī sēklu miera periods ir ģenētiski noteikts (Ivetić et al. 2016). Dīgtspēja var spēcīgi samazināt ĢD sēklu partijā, jo ģimenēm ir raksturīga dažāda dīgšanas kapacitāte, ātrums un enerģija, kā rezultāta var tikt novērtēts par zemu vai pārvērtēts efektīvais populācijas īpatņu skaits (Funda et al. 2012).

Būtiski atzīmēt, ka augsta ĢD sēklu partijās var būt pretrunā ar vienveidīgumu, kas ir vēlams turpmākajā stādmateriāla masu ražošanā stādaudzētavā; sēklas ar vienmērīgu dīgšanu un sējeņi ar vienveidīgu augšanu ir vieglāk kultivējami.

Risks samazināt ĢD vienveidīgas atlasēs dēļ ir mazāks kailsakņiem, taču uz tiem darbojas skarbāku apstākļu radīta spēcīgāka izlases slodze dīgšanas laikā. Nevienmērīgos vides apstākļos varētu tikt veicināta augstāka saglabāšanās heterozigotiem genotipiem, tomēr vairums studiju nenorāda uz samazinātu sējeņu heterozigotitāti homogēnos apstākļos (Ivetić et al. 2016). Arī konteinerstādu ražošana var potenciāli samazināt ĢD, jo parasti vienā konteinerā šūnā tiek iesēts vairāk par vienu sēklu, bet mazākie sējeņi tiek izrauti, kad izdīguši. Šādā veidā iespējams veicināt īpatsvaru genotipiem ar īsāku miera periodu un ātri dīgstošām sēklām, lai gan tie ne vienmēr var būt labāk augošie lauka apstākļos. Tomēr kopumā pētījumi neuzrāda samazinātu ĢD ražošanas procesa dēļ stādaudzētavās, kurās mazāku izlases slodzi nekā dabā nodrošina labvēlīgi augšanas apstākļi (Stoehr & El-Kassaby 1997, Adams et al. 1998, Thomas et al. 1999, Borovics et al. 2012). Stādu ražošanas process saglabā sēklu partijas ĢD līmeni, neatkarīgi no sugas un stādmateriāla veida (kailsakņi vai konteinerstādi) (Clair & Adams 1993, Konnert & Ruetz 2003).

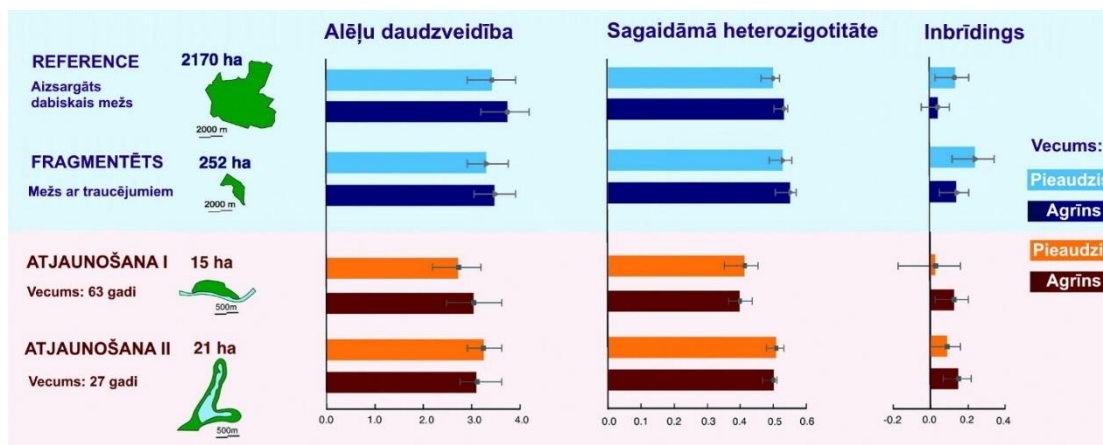
Vēl viens aspekts, kas ņemams vērā stādu ražošanas procesā, ir stādu šķirošana pēc kvalitātes (t.sk. vitalitātes). Fiziski bojātu stādu izbrāķēšana neveicina nevēlamu sistemātisku atlasī, taču brāķēšana pēc izmēriem tāda var būt atkarībā no augstuma un caurmēra iedzimstamības (Campbell & Sorensen 1984). Brāķēšana daļēji izskauž inbrīdinga rezultātā radušos augus un citus vājus vai anormālus genotipus, tādejādi veicinot stādmateriāla partijas pielāgošanās spējas un augšanas kapacitāti. Taču mazāko sējeņu izbrāķēšana var arī atsijāt sākotnēji lēni, bet vēlāk ātrāk augošus genotipus (Rietveld & Van Sambeek 1989, Thompson & Schultz 1995, Jurásek et al. 2009). Šo iemeslu dēļ brāķēšanas standartus vēlams noteikt atkarībā no sēklu izcelsmes un stādaudzētavas apstākļiem, kā arī jāturpina kultivēt arī mazākie sējeņi, tos audzējot vienu papildu gadu (Jurásek et al. 2009).

Stādmateriāla ražošanas procesam sekojošā mākslīgā meža atjaunošana ir redzamākā mežkopības darbība, kas var drastiski izmainīt ģenētiskos struktūru ne tikai stādītājā audzē, bet arī apkārtējās mežaudzēs gēnu plūsmas dēļ (Finkeldey & Ziehe 2004). Atjaunoto audžu ģenētiskā struktūra un mainība var būt nosacīta sugas (monokultūras vai sugu mistrojums) un indivīda (viens vai vairāki kloni) līmeņos atkarībā no sākotnējās sēklu partijas un stādmateriāla. No ģenētikas skatupunkta atjaunošana sējot ir ar zemāku ietekmi uz ĢD, salīdzinot ar stādīšanu, tomēr stādi mūsdienās ir visplašāk izmantotais MRM (Ivetić et al. 2016). Kopumā pētījumu rezultāti rāda, ka mākslīgā meža atjaunošana var potenciāli negatīvi ietekmēt ĢD, tomēr šī ietekme nav viennozīmīga un lielā mērā ir atkarīga no augstāk aprakstītā izmantotā meža reprodūktīvā materiāla un tā ĢD līmeņa (MUONA & HARIU 1989, Rajora 1999, Thomas et al. 1999, Macdonald et al. 2001, Medri et al. 2003, Rajora & Pluhar 2003, Pandey et al. 2004, Burgarella et al. 2007, Kosinska et al. 2007, Gauli et al. 2009, Pacalaj et al. 2011, Al-Hawija et al. 2014, Fageria & Rajora 2014).

Tropiskajās valstīs plantācijās plaši stādītājam tīkkokam (*Tectonia grandis*) ģenētiskā daudzveidība vērtēta Indonēzijas Javas salā, salīdzinot plantācijas un klonu eksperimentu populācijas ar dabiskajām populācijām Indijā, Mjanmā, Taizemē un Laosā. Kopumā ĢD

novērtēta zemāka kā dabiskajās populācijās, bet kā iemesls tam tiek minēts ierobežotais ievāktu sēkļu skaits proveniencēs. Turklāt zemāki rādītāji vecākām plantācijām nekā jaunām (< 60 gadi) norāda, ka pieaugot plantāciju skaitam Indonēzijā, notikusi ģenētiskā materiāla sajaukšanās un ĢD uzlabošanās (Prasetyo et al. 2020). Arī, vērtējot Japānas kriptomērijas selekcijas programmas ietekmi uz ĢD, secināts, ka radniecība plantācijās ir stipri mainīga un atkarīga no tā, kā ievāktas sēklas. Vairums ĢD indikatoru bija līdzīgi plantācijās ar uzlabotu un neuzlabotu ģenētisko materiālu (Iwasaki et al. 2019). Secināts, ka trešās paaudzes tējas koka *Melaleuca alternifolia* selekcijas populācija Austrālijā pietiekami uztver dabiskajās populācijās esošo ģenētiski mainību, par ko liecina statistiski nebūtiskas atšķirības heterozigotitātē (Voelker & Shepherd 2020). Kopējais inbrīdīngs koeficients pat aprēķināts mazāks (0,044) selekcijas nekā references populācijās (0,151), kas skaidrojams ar materiāla ģeogrāfiski daudzveidīgu izcelsmi un krustošanos. Alēļu daudzveidība trešajā selekcijas ciklā gan ir nedaudz mazāka nekā dabiskajās populācijās (attiecīgi 13,54 un 16,02), tomēr atšķirības nav statistiski būtiskas. Selekcijas populācijā trūkstošās alēles ir retas (ar frekvenci < 0,05) dabiskajās populācijās (Voelker & Shepherd 2020).

Globālā mērogā ģenētiskā daudzveidība, salīdzinot ar dabiskām populācijām, tiek vērtēta arī, piemēram, plantāciju apmežošanas projektos tropu reģionos. To mērķis ir mazināt atmežošanas negatīvās sekas un atjaunot meža ekosistēmas un ainavu, izveidojot jaunas vietējo meža koku sugu populācijas vietās, kur tās iepriekš tikušas iznīcinātas (Holl 2017). Piemēram, ĢD un inbrīdīngs līmenis vērtēts koku sugai *Centrolobium tomentosum*, kas plaši tiek izmantotas apmežošanas (atjaunošanas, *restoration*) projektos Brazīlijas Atlantijas mežos, pētīt intensīvas apmežošanas potenciālu atjaunot populācijas (Sujii et al. 2017). Kopumā atjaunotās *C.tomentosum* populācijas raksturojamas ar līdzīgu ĢD (alēļu daudzveidība, heterozigotitāte, neitrālo genoma reģionu alēļu frekvences), haplotipu daudzveidību, radniecības līmeni un inbrīdīngs līmeni kā dabiskās populācijas (3.4. attēls). Tas norāda uz sekmīgu ģenētiski daudzveidīgu dažādas izcelsmes sējeņu izmantošanu apmežošanā. Haplotipu daudzveidība pat novērtēta kā augstāka atjaunotajās audzēs nekā dabiskajās populācijās. Pieaugušo koku paraugkopas neuzrāda samazinātu alēļu daudzveidību un heterozigotitāti (Sujii et al. 2017).



3.4. att. Ģenētiskās daudzveidības rādītāji *Centrolobium tomentosum* populācijām apmežotās platībās Brazīlijas Atlantijas mežos. Divas atjaunotas populācijas (atjaunošana I un atjaunošana II) salīdzinātas ar divām kontroles populācijām: dabisku mežu aizsargājamā teritorijā un aizsargājamu mežu, kas vēsturiski ticis pakļauts antropogēniem traucējumiem (piemēram, izlases cirtēm un ugunsgrēkiem) (Sujii et al. 2017)

Klonu izmantošana mežsaimniecībā

Veģetatīvā pavairošana un klonu izmantošana Baltijas jūras reģionā ir salīdzinoši jauns virziens mežsaimniecībai, kas rada arī jaunus jautājumus. Ņemot vērā pašreiz ļoti ierobežoto klonu izmantošanu gan Latvijā, gan reģionā kopumā (Högberg & Varis 2016), nepieciešams izprast sekas pārejai uz liela mēroga veģetatīvi pavairota stādmateriāla izmantošanu gan nepārbaudītu klonu ģimeņu (pēcnācēji no labākajām ģimenēm), gan pārbaudītu klonu izmantošanas veidā. Būtiski ir analizēt iespējas samazināt riskus gan audzes, gan ainavas līmenī. Tie iekļauj samazinātu ģenētisko mainību, kas var ietekmēt pielāgošanās spēju vides pārmaiņām un izturību pret kaitēkļiem un slimībām. Iespējami palielināta mežaudžu viendabība var arī samazināt bioloģisko daudzveidību un ietekmēt ekosistēmu funkcijas (Rosvall et al. 2019b).

Zināms, ka veģetatīvā pavairošana kokiem izmantota jau sen - Ķīnas koringēmijas *Cunninghamia lanceolata* spraudēņu izmantošana Ķīnā dokumentēta jau pirms 1500 gadiem (Huang & Lan 1988), bet Japānas ciedram *Cryptomeria japonica* – pirms vismaz 800 gadiem (Toda 1974). Arī papeļu veģetatīvā pavairošana Eiropā ir ar senu vēsturi. Organizēta klonu plantāciju ierīkošana sākās 20.gadsimta sākumā, kad monoklonālas audzes kļuva par ierastu zemes izmantošanas veidu Dienvidēiropā. Plaša mēroga industriālu papeļu, kā arī tropisko un subtropisko eikaliptu plantāciju ierīkošana sākās 1970-jos un 80-jos gados (Libby & Ahuia 1993), un ap to laiku sāka arī apzināties potenciālos klonu izmantošanas riskus (Libby 1982). Pašlaik aptuveni puse no eikaliptu audzēm Brazīlijā ir klonu izcelsmes (Wu 2019).

Mūsdienās koku kloni var tikt pavairoti kā apsakņoti spraudēņi no vecāku kokiem vai izmantojot somatiskās embriogēneses audu un kultūru tehnoloģiju. Latvijā veģetatīvās klonu pavairošanas metodes tiek attīstītas parastajai eglei un kārpainajam bērzam. Klonu pavairošana samazina laiku, kas nepieciešams selekcijas mērķu sasniegšanai, novēršot reproduktīvo ciklu nepieciešamību vēlamo pazīmju iekļaušanai. Līdz ar to koki ar uzlabotu augšanu un slimību rezistenci iegūstami relatīvi ātri (Kriebel 1983). Piemēram, subtropu reģionā Kvīnslendā, Austrālijā gandrīz visa priežu plantāciju ierīkošana tiek veikta ar veģetatīvi pavairotu stādmateriālu (Trueman 2006). Teorētiski skujkokiem ir iespējams papildu 15 – 20 % selekcijas efekts, testējot un izmantojot veģetatīvi pavairotus klonus, salīdzinot ar ģimeņu izmantošanu. Šī starpība galvenokārt atkarīga no populācijas izmēra, ģimenē testēto klonu skaita, pēcnācēju pārbaužu precizitātes (Wu 2019). Spēja realizēt selekcijas efektu, klonāli pavairojot konkrētu genotipu, var paaugstināt meža īpašuma vērtību. Klonu plantācijas arī dod iespēju ātrāk pielāgot produktu mainīgam tirgum (Bettinger et al. 2009).

Klonu izplatība dabā

Klona jēdziens nereti rada asociācijas ar kaut ko morfoloģiski vienveidīgu un identisku, taču pētījumi norāda uz morfoloģijas plastiskumu dažādās vidēs. Mežkopības sistēmas un paņēmieni gandrīz vienmēr ir lielākā vai mazākā mērā dabisko procesu atdarināšana. Ņemot vērā pašreizējo interesi par ilgtspējīgu apsaimniekošanu un dabiskās bioloģiskās daudzveidības saglabāšanu, izplatīta ir dabisko sistēmu izpēte, lai izstrādātu labas prakses vadlīnijas to apsaimniekošanā. Šāda pieeja izmantojama arī klonu izpētē. Individuāli kloni var sasniegt lielu vecumu un aptvert plašas teritorijas. Pagaidām ierobežots iegūto datu apjoms rāda, ka 3-5 genotipi klonālā populācijā atspoguļo tipisku situāciju dabā, kā arī kloni, kas aug heterogēnos apstākļos, nav morfoloģiski identiski (Bradshaw et al. 2019).

Klonus var definēt kā jebkuru ģenētiski identisku indivīdu grupu, kas nav vai ir īslaicīgi saistītas kopā, bet var pastāvēt un bieži vien pastāv neatkarīgi (Sebens & Thorne 1985). Klonāli augi dabā ir ļoti plaši izplatīti gan tagad, gan pagātnē. Augu valstī klonu vairošanās notiek visās vaskulāro augu grupās. Lai gan kloni ir ģeogrāfiski plaši izplatīti, tie ir īpaši raksturīgi atsevišķiem biotopiem un florai - lielos platuma un augstuma grādos, ūdens biotopos, mēreno un boreālo mežaudžu pamežā, ganībās un reģionos ar raksturīgiem uguns traucējumiem. Tipiski klonāli pameža augi boreālajos mežos ir *Vaccinium myrtillus* (mellenes), *V. vitis-idaea* (brūklenes) un *Linnaea borealis*. Eiropas mērenā klimata mežos aptuveni 70% no visām augu

sugām spēj vairoties veģetatīvi, lai gan dažas to dara tikai pie konkrētiem nosacījumiem (Bradshaw et al. 2019).

Daudzi no izplatītākajiem kloniem ir zālaugi, bet veģetatīva vairošanās raksturīga arī kokaugiem visā pasaulē (Jeník 1994). Mērenās zonas platlapju mežos sakņu atvases ir bieži sastopams veģetatīvās vairošanās veids. Kā piemērs minamas tādas ģintis kā *Populus* un *Prunus*. Atvasāji ir dabiska augšanas forma, kas Eiropas mežos cilvēku vajadzībām izmantota gadsimtiem ilgi: *Alnus*, *Betula*, *Carpinus*, *Corylus*, *Quercus*, *Salix* un *Tilia* ir ģintis, kam piemīt spēja atjaunoties ar atvasēm. Piemēram, mērenās joslas un Ziemeļrietumeiropas mežos bija ilgs periods ar relatīvi stabilām melnalkšņa un parastās liepas lokālām klonu populācijām, kas radušās agrīnā holocēna laikā (Giesecke et al. 2017). Šo stabilitāti pārtrauca antropogēnā ietekme ar intensīviem dzīvnieku bojājumiem, kas ierobežoja turpmāku atjaunošanos ar atvasēm un iznīcināja klonus, kas varētu būt bijuši vairākus tūkstošus gadu veci. Šajos mežos antropogēnā ietekme mainīja atjaunošanos no veģetatīvās uz ģeneratīvo, veicinot tādas sugas kā Eiropas dižskābardis un parastā egle. Tikai vismazāk skartajos Eiropas mežos saglabājušies seno klonu paraugi, piemēram, *T. cordata* populācijās (Rackham 1980).

Kailsēkļiem boreālajos mežos un taigā ir mazāka spēja vairoties ar atvasēm. Vienīgie dabiskās klonālās vairošanās veidi ir zaru apsākņošanos. Toties tropu zonas lietus mežos plašajai segsēkļu sugu daudzveidībai raksturīga dažādu veidu klonāla augšana. Piemēram, bambusi ir plaši izplatīta grupa tropu zonas kalnos, kas veido klonus, kas izplatās lielās platībās. Kloni raksturīgi arī subtropu mežos un savannā.

Lai gan nav veikts sistemātiski pētījumi par platības lielums, ko aizņem atsevišķi kloni dabā, Cook (1985) norāda, ka zināmie lielākie kokaugu kloni aptver desmitiem hektāru un varētu būt vairākus tūkstošus gadu veci. Kā rāda 45 augu sugu, tostarp kokaugu, literatūras apskats (Widén et al. 1994), daudzi genotipi acīmredzami ir ierobežoti sastopami tikai vienā populācijā, un reti kad konstatēti vairāk par 25 genotipiem populācijā. Tikai retos gadījumos atsevišķs klons dabā aizņem vairāk nekā 50 ha (Bradshaw et al. 2019). Parastajai apsei (*Populus tremula* L.) pētījumā Latvijā aprēķinātais vidējais klonu skaits uz ha bija robežās no 6.1 līdz 26.8 ar vidējo distanci starp rametiem 48 ± 9.5 m, maksimālajai vidējai distanci sasniedzot 85.6 m (Zeps et al. 2017). Šāds klonu skaits ir līdzīgs noteiktajam audzēs Somijā (Suvanto & Latva-Karjanmaa 2005). Intensīva savstarpējā konkurence, kā arī ārējie faktori (piemēram, pārnadžu bojājumi) pirmajos augšanas gados ievērojami samazina genotipu skaitu audzē (Krasny & Johnson 1992, Watkinson & Powell 1993, Edenius & Ericsson 2007). Tā rezultātā sagaidāma pakāpeniska genotipu skaita samazināšanās un plašāka tā klona rametu izplatība, kuri vislabāk pielāgojas konkrētajiem apstākļiem (Zeps et al. 2017).

Pirmatnējiem sauszemes augiem trūka vadaudu un bija neefektīvas ģeneratīvās vairošanās sistēmas. Klonālai augšanai bija priekšrocības, kas nodrošināja fizisku dominēšanu lielās platībās, genotipam izplešoties horizontāli (Tiffney & Niklas 1985). Svarīgs secinājums, kas izdarāms no ģeoloģiskajiem pētījumiem, ir veģetatīvās pavairošanās ietekme uz ilgtermiņa izdzīvošanas spēju vides (īpaši klimatiskajos) stresa apstākļos. Periodos ar raksturīgām straujām pārmaiņām un paaugstinātu vides stresu, piemēram, Perma-triasa robežas laikā un vēlākajā terciārā un kvartārā tendence izdzīvot bija sēklaugiem, kas bija spējīgi vairoties veģetatīvi. Šīs reproduktīvās stratēģijas priekšrocība ir spēja masveidā radīt labi adaptējušos genotipus (Bradshaw et al. 2019). Ir izplatīts uzskats, ka neviens vai ļoti maz koku varēja pārdzīvot pēdējo leduslaikmetu Skandināvijā un ka rekolonizācija no Dienvideiropas notika holocēnā pirms aptuveni 12 tūkstošiem gadu. Tomēr pēdējā laika pētījumos konstatēts, ka skujkoki leduslaikmetā izdzīvoja arī Skandināvijā (Parducci et al. 2012). Šie rezultāti apstiprina agrāku egles fosiliju izpētes atklājumus, kas pierādīja, ka pastāv nepārtraukta egles klonu sērija Zviedrijas kalnos, kuras aizsākums datējams ar agrīno holocēnu (Öberg & Kullman 2011). Vienam klonam, visticamāk, ir vairāk nekā 9000 gadu, ierindojot to starp senākajām zināmajām dzīvajām ģenētiskajām vienībām. Tas skaidri norāda, ka nav nepieciešama ģenētiskā daudzveidība, lai izdzīvotu pat skarbjā un mainīgajā kalnu vidē. Pētījumi rāda, ka senās populācijas ir ļoti maz devušas mūsdienu egles ģenētiskajā daudzveidībā Fenoskandijā

(Tollefsrud et al. 2008, Öberg & Kullman 2011, Parducci et al. 2012). Dabiskās egles populācijas Zviedrijā un Norvēģijā ir ar zemāko ģenētisko mainību Eiropā, taču ar augstu fenotipisko plastiskumu (Bradshaw et al. 2019).

Klonu izplatība dabiskās populācijās norāda uz to, ka skarbos apstākļos tā ir dabiska izdzīvošanas stratēģija, līdz ar to piemērotu klonu izmantošana klimata izmaiņu kontekstā būtu uzskatāma par sava veida dabas procesu atdarināšanu. Savukārt ierobežotais genotipu skaits dabiskās populācijās, kurās raksturīga veģetatīvā vairošanās, norāda, ka audzes līmenī var nebūt nepieciešams liels klonu skaits.

Klonu izmantošanas ietekme uz ģenētisko mainību

Vērtējot veģetatīvi pavairota meža reproduktīvā materiāla ietekmi uz ģenētisko daudzveidību, lielā mērā jāņem vērā iepriekš aprakstītā kopējā mežsaimniecības un mākslīgās meža atjaunošanas ietekme. Klonu plantācijas vitalitātei dzīves laikā svarīga ir genotipiskā daudzveidība, savukārt ģenētiskā mainība starp audzēm samazina riskus izplatīties patogēniem un kaitēkļiem (Aitken et al. 2008b, Jump et al. 2009, Prospero & Cleary 2017). Sugas spēja evolucionēt ilgtermiņā ir atkarīga no kopējās ĢD ainavā, t.i., alēlēm, kas ir pieejamas dabiskai selekcijai nākotnes paaudzēs (Ingvarsson & Dahlberg 2019). Friedman & Foster (1997) definējuši trīs galvenos riskus veģetatīvajā pavairošanā saistībā ar izmainītu ģenētisko struktūru:

- zaudēta ģenētiskā daudzveidība;
- zaudēta koku populāciju adaptēšanās spēja;
- izmaiņas citās ekosistēmas komponentēs, kas saistīts ar ģenētiskajām izmaiņām kokos.

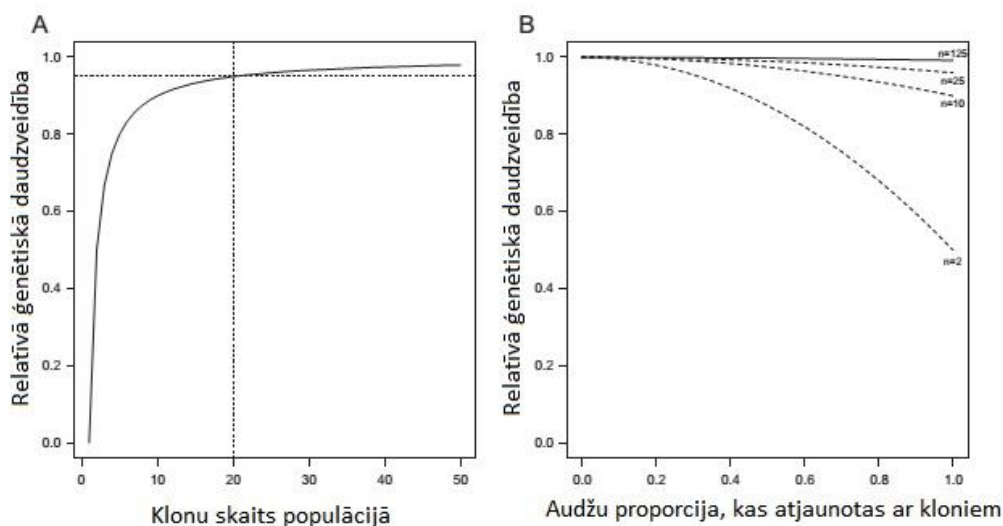
Burdon & Aimers-Halliday (2003) norāda uz samazinātas ĢD riskiem liela mēroga klonu pavairošanas gadījumā. Īpaši aktuāli tas ir monoklonālu plantāciju gadījumā, kas raksturīgas tropiskajā klimatiskajā zonā (Finkeldey et al. 2007). Dažu, labi testētu klonu izmantošana ir ierasta prakse īscirtmeta plantācijās silta klimata apstākļos, lai mērķtiecīgi samazinātu ģenētisko mainību un stādītu vienu klonu audzē (Wu 2019). Šajā gadījumā svarīgs ir vienveidīgums, kas uzlabo apsaimniekošanas efektivitāti un gala produkta viendabīgumu. Savukārt boreālos augšanas apstākļos, kuros raksturīgs garāks rotācijas laiks, zemākas intensitātes apsaimniekošanas režīms un neskaidrība par nākotnes klimatu un tirgus apstākļiem, vēlāmāka ir augstāka ģenētiskā mainība, lai nodrošinātu audzes vitalitāti (Lindgren 1993, Lindgren 2009). To panāk ar klonu maisījuma izmantošanu. Audze, kurā ir kloni ar dažādām raksturīgām iezīmēm, spēj efektīvāk izmantot resursus, pretoties bojājumiem un aklimatizēties mainīgos klimata apstākļos. Individuāli kloni maisījumā spēj panest dažādus apstākļus, aizpildīt atšķirīgas nišas dažādos attīstības posmos. Heterogenitāte plašākā ainavas mērogā tiek uzturēta ar ģenētisko mainību starp audzēm, t.i., dažādi klonu maisījumi tiek izmantoti dažādās audzēs ainavas līmenī (Lindgren 1993).

Ingvarsson & Dahlberg (2019) izšķir trīs faktorus, kas nosaka klonu izmantošanas ietekmi uz ģenētisko daudzveidību:

- galvenokārt, cik labi vecāku koki (selekcijas populācija) pārstāv esošo sugas ģenētisko daudzveidību;
- cik klonu un cik daudz rametu no šiem kloniem tiks izmantoti;
- kopējā platība, kas apstādīta ar klonālo materiālu.

Riskus, kas saistīti ar potenciālu daudzveidības noplicināšanu, iespējams vadīt dažādos veidos. Pirmkārt, tā ir aktīva pretdarbība zināmiem riskiem, pielietojot mežsaimnieciskās darbības un selekcijas procesā iekļaujot uzlabotu rezistenci. Otrkārt, jānodrošinās iespējamiem nākotnes riskiem, saglabājot genofondu ilgtermiņa selekcijai un izmantojot adekvātu klonu skaitu plantācijās ĢD saglabāšanai (Hoban & Schlarbaum 2014, Hoban et al. 2018, Rosvall et al. 2019a, Proschowsky et al. 2020). Lai uzskatāmi aplūkotu klonu izmantošanas ietekmi uz ģenētisko daudzveidību, var izdalīt divus līmeņus – atsevišķas audzes (plantācijas) un ainavas līmenis.

Audzēs līmenis. Zviedrijā egļei analizēti dažādi scenāriji veģetatīvi pavairotas parastās egles populācijai konkrētā platībā, kas satur dažādu skaitu un proporciju klonu no selekcijas populācijas, kura pati par sevi ir dabiskas populācijas paraugkopa (3.5.att.) (Ingvarsson & Dahlberg 2019). Atlasītā parauga lielums, kas nepieciešams, lai efektīvi uztvertu vairāk nekā 95% no ģenētiskās mainības avota populācijā, atkarīgs no izmantotā ģenētiskās daudzveidības indikatora. Piemēram, pēc tādiem mērījumiem kā alēļu skaits vai alēļu daudzveidība vajadzīgais parauga lielums ir daži simti koku (Gapare et al. 2008). Tomēr attiecībā uz nukleotīdu daudzveidību tas pats skaitlis ir tikai 20 indivīdi (3.5.A att.). Nesakritība starp dažādajiem ģenētiskās daudzveidības mērījumiem rodas, kad vairums ģenētisko variantu ir retums. Jāņem vērā, ka retie varianti maz veicina heterozigotitāti vai nukleotīdu daudzveidību, kuras bieži sastopamās alēles ir svarīgākas, līdz ar to nepieciešams mazāks izlases izmērs, lai uzturētu šīs biežāk sastopamās alēles. Ja audzē izmanto pietiekamu skaitu klonu, 95 % ĢD tiek saglabāta, pat ja vairums ir klonāli pavairotu indivīdu. Tomēr pat tad, ja relatīvi neliels paraugs (~ 20 īpatņi) ir pietiekams, lai uzturētu lielāko daļu ģenētiskās daudzveidības populācijā, iespēja zaudēt alēli ir atkarīga no alēles frekvences (biežuma) populācijā. Atlasot nelielu paraugkoku, visbiežāk sastopamās alēles tiks iekļautas, bet ir vērā ņemama varbūtība zaudēt retās alēles pat pie diezgan lieliem izlases izmēriem (Gregorius 1980). Lai gan šīm retajām alēlēm ir vērā ņemama varbūtība tikt zaudētām, tām ir mazs piensums kopējā ģenētiskajā daudzveidībā populācijā (Ingvarsson & Dahlberg 2019).



3.5.att. (A) Uzturētā ģenētiskā daudzveidība kā funkcija no izmantoto klonu skaita; (B) Relatīvā ģenētiskā daudzveidība pret situāciju, kad kloni netiek izmantoti. Tiek pieņemts, ka audzē ir 2000 koki un 125, 25, 10 un 2 kloni tiek izmantoti tās atjaunošanā. Pieņemts, ka dažādas audzes tiek stādītas, izmantojot dažādus klonu komplektus no selekcijas populācijas, kas ir liela un nemainīga laikā (Ingvarsson & Dahlberg 2019)

Nopietni iebildumi par jebkuru mežsaimniecisko darbību, kas samazinātu ĢD, salīdzinot ar “dabisko” stāvokli, ir potenciāli palielināta patogēnu un kaitēkļu ietekme sliktāku pielāgošanās spēju dēļ (Aitken et al. 2008a). Arvien vairāk literatūras avotu dokumentē patogēnu ietekmi klonu plantācijās, bet nav pierādījumu, ka, piemēram, somatiskā embriogēze kā tāda ietekmētu uzņēmību pret patogēniem. Piemēram, Japānā visplašāk izplatītā saimnieciski nozīmīgā koku suga – Japānas ciedrs *Cryptomeria japonica* – tiek kultivēta klonu plantācijās vairāk nekā 40 gadu, un, neskatoties uz pieaugošo patogēnu ietekmi, monitorings visu šo gadu garumā neparāda izmainītu virulenci, kas būtu saistāma ar klonu izmantošanu (Bradshaw et al. 2019). Vērtējot klonu plantācijas bojāejas iespējamību, atšķirības starp riska pakāpēm ir ļoti nelielas, ja tiek izmantoti 13 – 25 kloni (Roberds et al. 1990, Roberds

& Bishir 1997). Bezgalīgs klonu skaits ļoti labi atbilst efektīvajam populācijas īpatņu skaitam $N_e = 25$. Vairumā gadījumu mums nav zināmi nākotnes riski, ko izraisa nezināmi biotiskie faktori. Šī pieeja rāda, ka, izmantojot vairāk kā 20-40 klonu, netiek vairs būtiski samazināti potenciālie nākotnes riski (Bishir & Roberds 1995, Bishir & Roberds 1997). Modelējot situāciju ar kompleksu rezistenci (daudzu gēnu noteiktu) pret zināmiem un nezināmiem nākotnes kaitēkļiem, rezultāti lielā mērā apstiprina šo tendenci - aptuveni 18 genotipi ir optimums, lai samazinātu nākotnes nezināmos riskus, lai gan atšķirības starp 6, 18 un 30 genotipiem ir ļoti mazas (Yanchuk et al. 2006). Šie skaitļi ir pietiekami vispārīgi un izmantojami daudzām sugām, kurām ir gari aprites cikli (Wu 2019).

Trešās paaudzes tējas koka selekcijas populācijas pētījumā Austrālijā netika novērotas atšķirības heterozigotitātē starp dažāda skaita klonu komplektiem (10, 15 un 20 indivīdi atkārtoti izvēlēti (10 reizes) no 114 koku selekcijas populācijas). Tomēr 10 klonu komplektā konstatēta samazināta heterozigotitāte, salīdzinot ar 20 indivīdu komplektu un selekcijas populāciju. Inbrīdinga koeficients 20 klonu komplektam ir būtiski mazāks kā 10 kloniem. Kā sagaidāms, komplekta lielums lielā mērā ietekmē iekļauto alēļu skaitu, mazākai paraugkopai saturot mazāk retās alēles. Tomēr alēļu daudzveidība visiem komplektiem ir līdzvērtīga, izvēloties 7 indivīdus no visām populācijām (Voelker & Shepherd 2020).

Heterozigotitātes vai adaptīvās ģenētiskās mainības zudumus izsakot kā funkciju no efektīvā populācijas īpatņu skaita, $N_e \approx 10$ pirmajā paaudzē nodrošina aptuveni 95 % no sākotnējās ģenētiskās mainības populācijā, un varētu nodrošināt 80 % pēc 10 paaudzēm (Roberds et al. 1990). Lindgren (2009) parastajai eglei Zviedrijas apstākļos iesaka izmantot 25 klonu maisījumu ar minimālo gēnu daudzveidību, izteiktu kā statusa efektīvu skaitli (status effective number) $N_s = 4$. Tas līdzvērtīgs gēnu daudzveidībai divās bezgalīgi lielās sibu ģimenēs ar četriem neradniecīgiem vecākiem, vai vienai lielai pussibu ģimenei, t.i., viens mātes koks un bezgalīgi liels skaits tēva koku. Ilgtermiņā šāds klonu maisījums ar $N_s = 4$ nodrošina 87.5% no sākotnējās gēnu daudzveidības (Wu 2019). Aptuveni 5-14 kloni parasti tiek izmantoti eikalptu plantācijās. Šie cipari ilgtermiņā ir arī efektīvais skaits, lai nodrošinātu nepieciešamo ĢD (Rosvall et al. 2019a). Eiropā sugām pašlaik praksē bieži tiek izmantoti 10 – 20 kloni (Lelu-Walter et al. 2013) Jāatzīmē, ka aptuveni tāds pats klonu skaits sastopams arī dabiskos apstākļos sugām, kas dabā vairojas veģetatīvi (Bradshaw et al. 2019).

Visas pieejas minimālā klonu skaita noteikšanā norāda uz vienādu tendenci – genotipu skaita palielināšana virs noteikta sliekšņa maz ietekmē ar ĢD zaudēšanu saistīto risku iespējamību: 5 – 30 klonu nodrošina tik pat augstu “drošību” pret sagaidāmajiem nākotnes riskiem kā bezgalīgi liela populācija, un optimālais daudzveidības līmenis eksistē 18 genotipu lielā populācijā (Wu 2019). Praksē klonu maisījumā vērts izmantot nedaudz vairāk klonu, iekļaujot vairāk indivīdu no labākajiem kloniem (Weng et al. 2012). Regulējot klonu īpatsvaru maisījumā, iespējams uzlabot gan ražību, gan tās stabilitāti telpā un laikā, šādā veidā mazinot riskus (Weng et al. 2013). Stādot klonu maisījumu ieteicams sajaukt visus klonus kopā, lai samazinātu viena klona rametu telpisku saistību (Prospero & Cleary 2017).

Alternatīva pieeja bez klonu skaita palielināšanas audzes līmeņa ģenētiskās mainības veicināšanai ir veģetatīvi pavairota materiāla un sējeņu vienlaicīga izmantošana (Park et al. 1998). Šāda pieeja izmantojama, kad augstvērtīgs uzlabots materiāls ir ierobežoti pieejams, kā arī ļauj izmantot tikai pāris klonus. Piemēram, Īrijā tiek rekomendēts 50:50 klonu un sējeņu maisījums, kam ekonomiskā analīze uzrāda uzlabotu finansiālo atdevi (Thompson 2013). Izmantojot šādu pieeju, sākotnējā ģenētiskā mainība visticamāk tiek samazināta kopšanas rezultātā, kad lēnāk augoši īpatņi (galvenokārt sējeņi) tiek izņemti (Bullock et al. 2010). Tomēr augsta fenotipiskā daudzveidība un konkurence starp kokiem ļauj tajā pašā laikā mazāk uzlabotam materiālam būt starp dominantajiem un kodominantajiem kokiem, uzturot ģenētisko daudzveidību. Jāatzīmē, ka tipiskā stādītā parastās egles audzē nereti ir dabiski iesējušies egles un citu sugu īpatņi, kas arī uztur ĢD. Iespējams veidot arī jauktu audzi no vairākām sugām, lai veicinātu mainību (Rosvall et al. 2019a).

Ainavu līmenis. Riski bieži vien saistāmi nevis ar pavairošanas veidu, bet vienas sugas plantācijas formu kā tādu, tādēļ svarīga ir plānošana ainavu līmenī. Nodrošināt ainavas līmeņa ģenētisko mainību nozīmē uzturēt genotipisko daudzveidību starp audzēm, samazināt kaitēkļu un patogēnu izplatību, kā arī aizsargāt genofondu, lai nodrošinātu potenciālu pielāgošanās spējām nākotnē (Lindgren 1993, Aitken et al. 2008b, Prospero & Cleary 2017). Ilgtermiņā tas nozīmē uzturēt selekcijas populāciju un pielietot atkārtotu jaunu klonu maisījumu atlasī meža atjaunošanai un ģenētiskās mainības nodrošināšanai starp audzēm (Bettinger et al. 2009, Rosvall et al. 2019a).

Selekcijas populācijas gēnu daudzveidība ir tā, kas ierobežo kopējo gēnu daudzveidību, kas var tik pārnesta mežaudzēs ainavas līmenī. Lai arī tas sevī ietver ĢD saglabāšanu, ne visas alēles var tikt saglabātas. Kā iepriekš jau minēts, selekcijas populācija ir dabiskās populācijas paraugkopa, kas neietver sevī vairums reto alēļu (Gregorius 1980, Yanchuk 2001) kā arī sākotnēji iekļautās retās alēles var tikt zaudētas gēnu dreifa rezultātā. Tomēr, ja retajām alēlēm ir pozitīvs efekts, to frekvencei lielāka iespēja paaugstināties ir tieši mazākās selekcijas populācijās nekā lielās dabiskās populācijās (Falconer & Mackay 1996). Visi šie aspekti ir ņemami vērā, nosakot selekcijas populācijas struktūru un atlasē shēmu Latvijā.

Latvijā egles selekcijas populācijas pamatmateriālu veido 1700 pluskoku un kvalitatīvu mežaudžu koku brīvapputes pēcnācēju ģimenes, no kurām 77 koki iekļauti plantācijās. Bez pamatmateriāla grupas selekcijas darbam pieejamas vēl trīs grupas: 200 plantāciju kloni ar brīvapputes pēcnācēju pārbaudīto stādījumiem; 200 kloni ražojošās sēkļu plantācijās bez pēcnācēju pārbaudēm; 360 kloni jaunās, sākot no 2000. gada ierīkotās, populāciju tipa sēkļu plantācijās bez pēcnācēju pārbaudēm un bez to ierīkošanai ievākta brīvapputes sēkļu materiāla. Bērzam pamatmateriālu veido 650 pluskoku un kvalitatīvu mežaudžu koku brīvapputes pēcnācēju ģimenes, bet otrā grupā ietilpts 360 kontrolēto krustojumu un 100 brīvapputes pēcnācēju ģimenes no fenotipiski atlasītiem pluskokiem. Piemēram, Zviedrijā parastās egles selekcijas populācijas izmērs (pamatpopulāciju veido vairāk nekā 1000 pluskoku) un struktūra (apakšpopulācijas) ir noteikta tā, lai saglabātu ģenētisko mainību nepārtrauktai atlasei un nodrošinātu zemu radniecību un inbrīdingu (Danell 1993a, Danell 1993b, Rosvall et al. 2011). Populācijas izmēri novērtēti kā pietiekami lieli, lai uzturētu bieži sastopamās alēles (ar frekvenci 1-2 %) ilgā periodā (50 paaudzēs) (Danell 1993a, Danell 1993b), tādējādi pluskoki ar augstu iespējamību uztver lielāko daļu ģenētisko mainību, kas ir sastopama Zviedrijas egļu mežos (Androsiuk et al. 2013). Šo koku atlase veikta ģeogrāfiski plaša, lai palielinātu varbūtību iekļaut lokāli biežas, bet kopumā reti pārstāvētas alēles (Ingvarsson & Dahlberg 2019).

Pētījumos arvien biežāk tiek uzsvērta ģeogrāfiski plašas koku atlasē nozīme ģenētiskās daudzveidības saglabāšanā. Lai arī potenciāli efektīvākie atlasē veidi visbiežāk tiek analizēti un vērtēti saistībā ar dažādu koku sugu *ex situ* kolekciju veidošanu, piemēram, botāniskajos dārzos, iegūtās zināšanas un likumsakarības iespējams izmantot arī selekcijas populācijas atlasei, lai nodrošinātu pēc iespējas pilnvērtīgāku dabisko populāciju reto alēļu saglabāšanu atlasē paraugkopā. Populāciju struktūrai raksturīgi, ka daļa alēļu ir sastopamas bieži, līdz ar to ar augstāku iespējamību tikt iekļautām paraugkopā (Brown & Marshall DR 1995), kamēr dažas alēles var būt ierobežotas vienā vai vairākās populācijās vai reģionos. Šādas alēle ir ar augstu prioritāti *ex situ* kolekcijām (Bataillon & David 1996, Schoen & Brown 2001), taču arī selekcijas populāciju veidošanā retu alēļu saglabāšana ir nozīmīga. Vienkāršs minimālais protokols ar 50 paraugiem tiek ieteikts un izmantots kā vispārīgs likums dažādām sugām dažādās ainavās (Brown & Briggs 1991, Lockwood et al. 2007). Tomēr kolekcija var neietvert prognozēto daudzveidības proporciju, ja alēļu daudzveidība nav telpiski vienmērīga. Paraugu vākšanas stratēģija bez telpiskiem apsvērumiem var būt arī neobjektīva attiecībā uz ģenētiskajiem resursiem, ignorējot to daudzveidību, kas sastopama neietvertajās teritorijās (Hoban & Strand 2015). Dažām populācijām raksturīga augstāka ģenētiskā mainība nekā citām, bet citas populācijas satur unikālu mainību, kas nav atrodamā citur (Petit et al. 1998, Swatdipong et al. 2009). Piemēram, Lielbritānijā Karaliskie Botāniskie dārzi kopš 2013.gada attīsta nacionālo koku sēkļu kolekciju, kurā sēkļu zonas (iedalītas pēc bioģeogrāfiskajiem

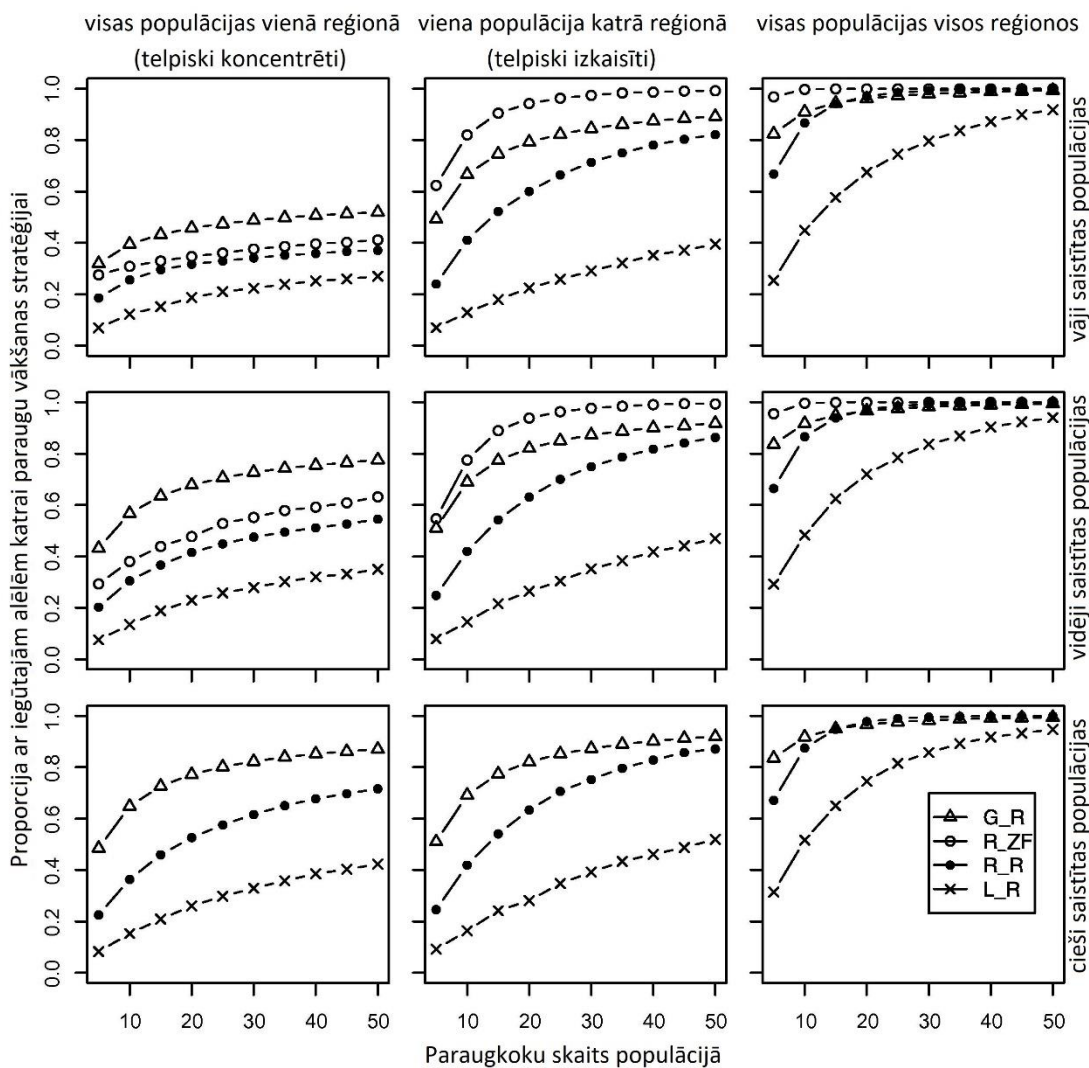
faktoriem) izmantotas kā rāmis paraugu vākšanas stratēģijai ar mērķi ievākt sēklas katrā zonā, kurā sastopama mērķa sugas vietējā populācija. Šāda stratēģija ir efektīva gan izplatītu, gan retu, lokāli sastopamu alēļu saglabāšanai (Hoban & Schlarbaum 2014), kuras ir ekoloģiski un ekonomiski nozīmīgas. Šādas paraugkopas turklāt ļauj saglabāt populāciju telpisko struktūru. Paraugi vācami no autohtonām, vietējiem apstākļiem labi pielāgojušām populācijām (Kallow & Trivedi 2017). Hoban & Schlarbaum (2014) analizējuši optimālu paraugu skaitu populācijā, ņemot vērā reālu populāciju ģenētisko struktūra reģionālā līmenī, kas ir svarīgs, bet parasti vērā neņemts nosacījums paraugu ņemšanā (Brown & Marshall DR 1995, Brown & Hardner 2000). Izmantojot simulācijā balstītu pieeju (Bataillon & David 1996), vērtētas trīs hipotētiskas sugas ar atšķirīgu populāciju izmēru un struktūru: 1) lielas, cieši saistītas (augsta gēnu plūsma) populācijas; 2) lielas, vidēji saistītas populācijas; 3) mazas, vāji saistītas populācijas. Vērtētas trīs telpiskas stratēģijas paraugu vākšanai: 1) paraugu vākšana visās populācijās, 2) paraugu vākšana vienā populācijā katrā reģionā, un 3) paraugu vākšana visās populācijās vienā reģionā; paraugu skaits populācijā: no 5 līdz 50. Ievācot veģetatīvus paraugus no visām populācijām, globāli bieži sastopamas, globāli reti sastopamas un reģionāli bieži sastopamas alēles iespējams atlasīt ar > 0,999 iespējamību (3.1. tab.), pat ņemot paraugus no 5 augiem populācijā. Tā kā šīs alēļu kategorijas veido aptuveni pusi no visām alēlēm, pat 5 paraugi no populācijas uztver ievērojamu globālās daudzveidības daļu. Tomēr globāli reti sastopamās alēles sastopamas neregulāri, pat ar augstāko atlasē intensitāti (50 indivīdi no populācijas) uztverot 40 %. Paraugkopā sastopamo alēļu skaits ir līdzīgs dažādām sugām (3.6.att., 3.kolonna). Piemēram, lai visām sugām iegūtu > 95 % no globāli un reģionāli retajām alēlēm (>0.05 frekvence), nepieciešami 20 paraugi no populācijas. Salīdzinoši lokāli retas alēles (sastopamas tikai vienā populācijā) ir grūtāk uztvert – nepieciešami aptuveni 50 paraugi no populācijas, lai iegūtu > 95 % no lokāli retajām alēlēm.

3.1. tabula. Alēļu sastopamības kategorijas paraugu vākšanas efektivitātes vērtēšanai (Hoban & Schlarbaum 2014)

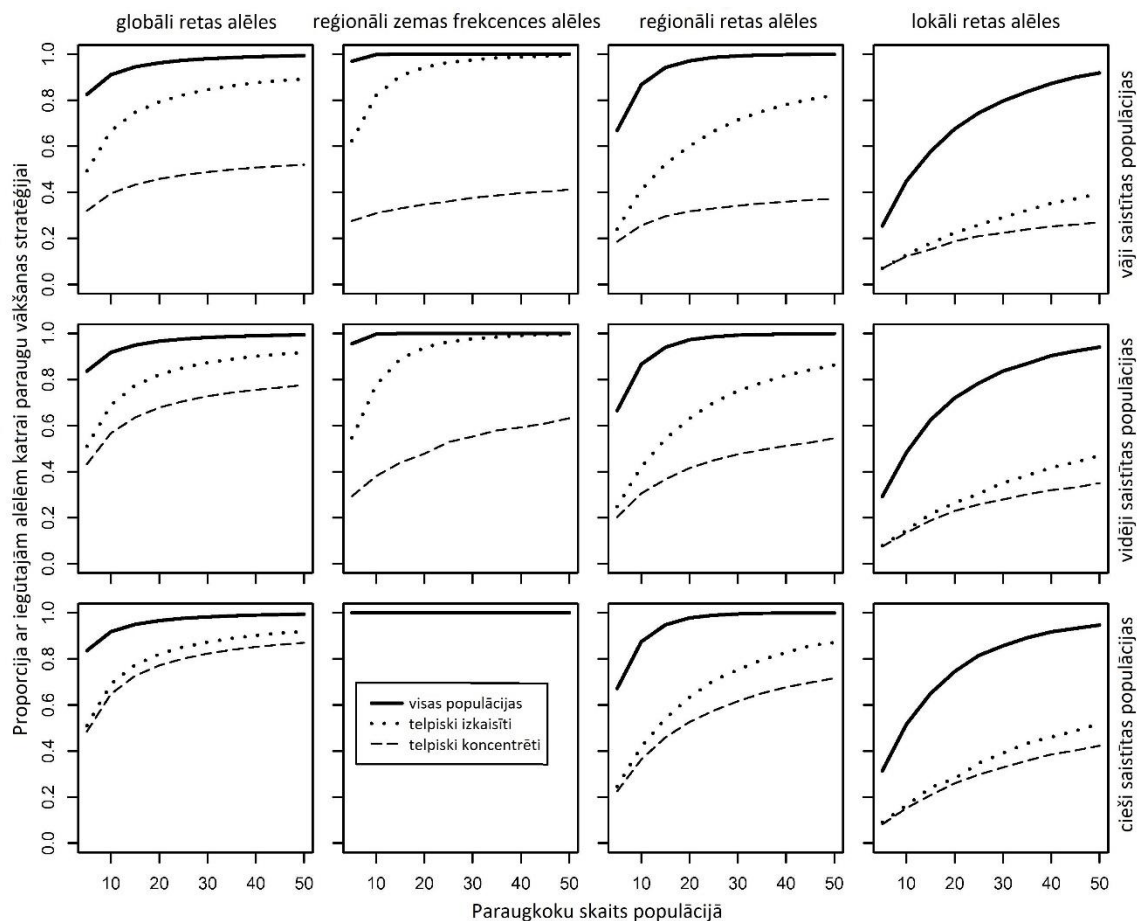
| Alēļu kategorija | Apraksts |
|----------------------------|---|
| Globāli plaši sastopamas | Alēles, kuru frekvence sugā > 0.20 |
| Globāli zemas frekvences | Alēles, kuru frekvence sugā > 0.05 un <0.20 |
| Globāli retas | Alēles, kuru frekvence sugā > 0.001 un < 0.05 |
| Globāli ļoti retas | Alēles, kuru frekvence sugā < 0.001 |
| Reģionāli plaši sastopamas | Alēles, kuru frekvence reģionā (vidējā frekvence reģiona populācijās) > 0.20 un pārējos reģionos < 0.01 |
| Reģionāli zemas frekvences | Alēles, kuru frekvence reģionā > 0.05 un < 0.20, un citos reģionos < 0.01 |
| Reģionāli retas | Alēles, kuru frekvence reģionā > 0.01 un < 0.05, un citos reģionos < 0.01 |
| Lokāli plaši sastopamas | Alēles, kuru frekvence populācijā > 0.20, un citās populācijās < 0.01 |
| Lokāli zemas frekvences | Alēles, kuru frekvence populācijā > 0.05 un < 0.20, un citās populācijās < 0.01 |
| Lokāli retas | Alēles, kuru frekvence populācijā > 0.01 un < 0.05, un citās populācijās < 0.01 |

Starp telpiskajām stratēģijām vērojamas lielas atšķirības alēļu uztveršanā (3.6. att., 1.un 2.kolonna). Telpiski koncentrēta paraugu ievākšana ir visneefektīvākā visām sugām un visiem alēļu veidiem. Mazās, vāji saistītās populācijās, ievācot 20 paraugus, reģionāli retu alēļu frekvence ir 0.63 reizes augstāka (> 175 % vairāk alēļu) telpiski izkaisītas stratēģijas gadījumā

nekā telpiski koncentrēti. Stratēģijas izvēle visvairāk ietekmē alēles ar reģionāli zemu frekvenci un reģionāli retas alēles. Salīdzinot trīs sugu veidus (3.7.att.), stratēģijas nozīme paraugu ievākšanā ir atkarīga no sugas. Telpiski izkaisīta paraugu ņemšana vienmēr uztver vairāk alēles, bet atšķirības samazinās, palielinoties ģenētiskajai saistībai (gēnu plūsmai) starp sugas populācijām (3.7.att.). Cieši saistītām sugām pieaugums, salīdzinot abas stratēģijas, ir mazāk izteikts (par 22 % vairāk alēles). Jāatzīmē, ka paraugu vākšana visās populācijās (visos reģionos) vienmēr ir efektīvāka par abām pārējām stratēģijām pie jebkuras intensitātes. Ja paraugus iespējams ievākt tikai dažās populācijās, telpiski izkaisītā stratēģija ir labāka par telpiski ierobežoto, un reizēm var būt tikpat efektīva, kā ievācot paraugus visās populācijās (3.6.un 3.7.att.). Ja suga ir iedalīta ekoreģionos un/vai ir ar lielu izplatības areālu, jau iepriekš ieteikts vākt paraugus vienmērīgi no visa areāla, tādā veidā nodrošinot daudzveidību un izvairoties no inbrīdīngā (Brown & Hardner 2000, Broadhurst et al. 2008). Šī pētījuma rezultāti apliecina, ka ir vēlams izvēlēties pluskokus no iespējami plašas ģeogrāfiskās un ekoloģiskās vides amplitūdas. Stratēģijas efektivitāte gan ir atkarīga arī no sugas ģenētiskās struktūras – telpiski izkaisītā stratēģija ir mazāk būtiska sugām ar augstu gēnu plūsmu, kas praktiski var nozīmēt samazinātas loģistikas izmaksas paraugu vākšanā (Hoban & Schlarbaum 2014). Kā šādas sugas būtu raksturojamas Latvijas meža koku selekcijas programmā iekļautā parastā egļe un āra bērzs.



3.6. attēls. Proportija ar iegūtajām alēlēm (y ass) pie dažādas intensitātes atlasē (x ass) dažāda tipa sugām pēc ģenētiskās saistības starp populācijām (rindas), atkarībā no paraugu vākšanas stratēģijas (kolonnas). G_R – globāli retas alēles, R_ZF – reģionāli zemas frekvences alēles, R_R – reģionāli retas alēles, L_R – lokāli retas alēles (Hoban & Schlarbaum 2014)



3.7.attēls. Proporcija ar iegūtajām alēlēm atkarībā no alēļu kategorijas (kolonnas) un ģenētiskās saistības starp sugas populācijām (rindas). Līknes reprezentē dažādas paraugu vākšanas stratēģijas. Piezīme: ģenētiski cieši saistītu populāciju gadījumā neeksistēja reģionāli zemas frekvences alēles (Hoban & Schlarbaum 2014)

Ainavu līmenī būtiska ir ne tikai kopējā ĢD, ko uztur selekcijas populācija, bet arī klonu plantāciju īpatsvars. Ņemot vērā ilgu rotāciju un to, ka $\frac{1}{2}$ no egles populācijas tiek atjaunota antropogēni (Rosvall 2019), būtu nepieciešama ļoti augsta stādīšanas intensitāte plašā mērogā, lai ietekmētu ainavu līmeņa genofondu, un tas aizņemtu ļoti ilgu laiku (Rosvall et al. 2019a). Atlase stādmateriāla pavairošanai ir intensīvāka nekā ilgtermiņa selekcijā, tomēr regulāra klonu maisījumu veidošana jebkurā gadījumā laika gaitā pārvieto visu selekcijas populācijas genofondu atpakaļ mežaudzēs. Tādejādi ilgtermiņā klonālo mežaudžu genofonds pieaug, saturot gēnus, kas jau ir dabiskajos mežos. Stratēģija ar vairākām selekcijas populācijām uztur daudzveidību ainavas līmenī (Namkoong 1984, Eriksson et al. 1993, Rosvall 2019). Lai gan stādītu mežu genofonds ir pietiekami daudzveidīgs, lai uzturētu dabisko izlasi un pielāgošanos, tas ir nabadzīgāks nekā dabiskās mežaudzēs. Tomēr oriģinālais genofonds plašās teritorijās tiek uzturēts ar dabisko atjaunošanos. Piemēram, Zviedrijā novērtēts, ka pat pie visintensīvākā apsaimniekošanas scenārija, 50 % no egles populācijas atjaunosies dabiski (Rosvall 2019). Tas ļautu pielietot klonu veģetatīvu pavairošanu kā galveno metodi stādmateriāla ražošanā, reizē uzturot gēnu daudzveidību un pamatu evolūcijai (Ingvarsson & Dahlberg 2019).

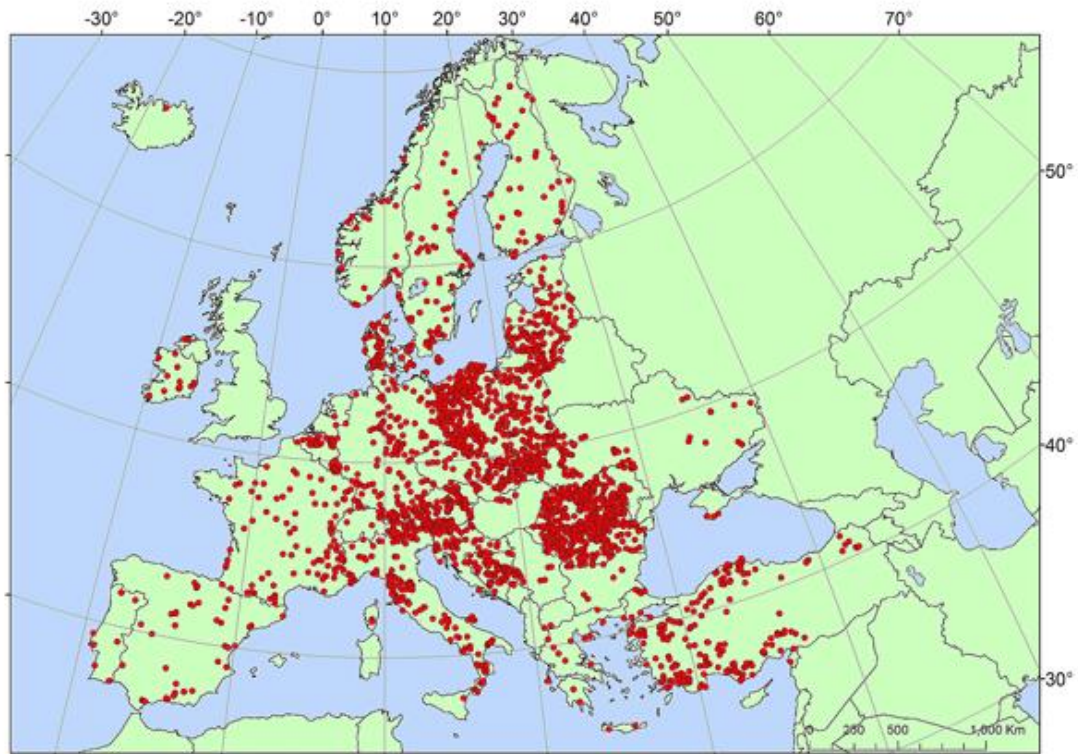
Jebkura veida veģetatīvās pavairošanas gadījumā ir iespējams izlemt, cik liela būs gala komerciālā stādmateriāla ģenētiskais uzlabojums un ģenētiskā daudzveidība. Ir iespējams saglabāt augstu stādmateriāla ģenētisko mainību, izvēloties lielu selekcijas populācijas daļu veģetatīvai masu pavairošanai (Rosvall et al. 2019a). Gadu gaitā jauni klonu maisījumi, kas tiks ieviesti, būs ģenētiski saistīti ar iepriekšējiem komplektiem. Šī saistība starp maisījumiem būs

mazāka klonu maisījumiem ar mazāku N_e . Galējā situācijā, kad pirmajā klonu maisījumā tiek izmantota visa pieejamā gēnu daudzveidība selekcijas populācijā, maisījums konkrētajā ainavā liks visiem sekojošajiem maisījumiem būt līdzīgiem gēnu kompozīcijas ziņā. Līdz ar to mazāka ģenētiskā daudzveidība maisījumā nodrošina augstāku daudzveidību starp audzēm, kas ir tuvāk dabiskai situācijai, kad audzē ir lielāka koku radniecība nekā starp audzēm, lai gan lielāka ģenētiskā mainība sastopama audzes iekšienē (Androsiuk et al. 2013). Ir grūti vērtēt labāko iespējamo līdzsvaru starp ĢD audzē un starp audzēm. Ilgtermiņā regulāra klonu maisījumu uzlabošana jebkurā gadījumā uzkrās līdzīgu gēnu daudzveidību kā stādīti meži kopumā selekcijas populācijas papildināšanas dēļ, neatkarīgi no daudzveidības katrā klonu maisījumā (Rosvall et al. 2019a). Klonu izmantošana var būt efektīvāka par brīvapputes sējeņiem ĢD aspektā, jo daudzveidības līmeni iespējams kontrolēt, stratēģiski izvēloties indivīdus (Voelker & Shepherd 2020).

Kā vispiemērotākais scenārijs uzskatāma ātraudzīgu koku sugu klonu plantāciju ierīkošana, apmežojot marginālas lauksaimniecības zemes, tādā veidā ainavas līmenī papildinot dabiskās un tradicionāli atjaunotās mežaudzes, kas nodrošinātu pamata daudzveidību. Klonu izmantošana dod arī jaunas iespējas klimata pārmaiņu mazināšanā. Proti, ātrāka augšana nodrošina augstāku oglekļa piesaisti rotācijas laikā. Savukārt, ja dabiskās mežaudzes ciestu klimata izmaiņu dēļ, adaptēties spējīgu klonu atlase ļautu pielāgoties jaunajiem apstākļiem (Bettinger et al. 2009).

Ģenētisko resursu saglabāšana

Lai arī dabiskās populācijas reti raksturojamas ar visiem mežsaimnieciski vēlamajiem fenotipiem, tomēr, iekļaujot ģenētisko mainību no dabiskajām populācijām selekcijas programmā, kļūst pieejamas vērtīgas alēles un pazīmes, kas ļauj augiem būt produktīviem ļoti mainīgos vai skarbos apstākļos (Maxted et al. 2007, Trethowan & Mujeeb-Kazi 2008, Houry et al. 2010, Hanso & Drenkhan 2012, McCouch et al. 2012). Šīs retās alēles nenodrošina vērā ņemamu dabisko populāciju aizsardzību, bet var būt nozīmīgas, lai saglabātu evolūcijas potenciālu. Šo alēļu saglabāšana ir svarīga meža ģenētisko resursu (MGR) saglabāšanas programmu sastāvdaļa, līdz ar to dabisku un daļēji dabisku mežaudžu apsaimniekošana ir svarīga, lai varētu paralēli droši izvērst plaša mēroga klonu mežsaimniecību (Wu 2019). Ģenētisko resursu vākšana, saglabāšana un aprakstīšana tiek arvien vairāk atzīta par nepieciešamību, lai uzturētu funkcionējošu mežsaimniecību un lauksaimniecību, nodrošinot izmantojamu ģenētisko mainību rezistencei pret slimībām un kaitēkļiem un veicinot pielāgošanos vides izmaiņām (Harlan 1975, Damania 2008, Hoban et al. 2018). Valstis nacionālā līmenī veic Apvienoto Nāciju Pārtikas un Lauksaimniecības organizācijas (FAO) Globālā meža ģenētisko resursu plāna un Paneiropas meža ģenētisko resursu stratēģijas saistību izpildi ģenētisko resursu saglabāšanai (Proschowsky et al. 2020). Latvijā meža ģenētisko resursu saglabāšana tiek veikta ar mērķi nodrošināt daudzveidības saglabāšanu nākotnei un izejmateriālus selekcijas programmām, un *in situ* saglabāšana mežaudzēs pēc atbilstošiem apsaimniekošanas plāniem dod iespēju saglabātam materiālam adaptēties un pielāgoties vides izmaiņām. Latvijas MGR tiek saglabāti ģenētisko resursu mežaudzēs kā ģenētisko resursu saglabāšanas vienības, kuras noteiktas balstoties uz ārējo pazīmju vērtējumu un ģeogrāfisko izvietojumu. Šobrīd Latvijā ir reģistrētas 34 vienības, no kurām 10 parastās priedes, 7 parastās egles un 5 āra bērza ģenētisko resursu mežaudzes (EUFGIS 2020), bet kopumā Eiropas meža ģenētisko resursu programma aptver 3644 ģenētisko resursu saglabāšanas vienības 109 koku sugām 35 valstīs (3.8.attēls).



3.8. attēls. Meža koku sugu ģenētisko resursu saglabāšanas vienības Eiropā (EUFGIS 2020)

Jau minētā *in situ* saglabāšana nav vienīgais veids, kā nodrošināt meža ģenētisko resursu un to uzturētās ģenētiskās daudzveidības saglabāšanu.

- *In situ* saglabāšana notiek dabiskajā vidē. Galvenokārt pielietota platībās, kurās raksturīgi saimnieciskās darbības ilgstoši neskarti meži un/vai pašsējas ceļā atjaunotas saimnieciskās mežaudzes. Šādās audzes nozīmīgi nodrošināt koku paaudžu maiņu ar vietējo (autohtono) ģenētisko materiālu, tādēļ bieži vien ir kļūdaini tajās neveikt saimniecisko darbību.
- *Ex situ* saglabāšana ir bioloģiskās daudzveidības komponentu saglabāšana ārpus sugas dabiskās vides. Tā tiek nodrošināta kā sēkļu plantācijas vai klonu arhīvi meža selekcijas programmās, *ex situ* gēnu saglabāšanas audzes, sēkļu un putekšņu bankas, *in vitro* vai DNS uzglabāšana (Proschowsky et al. 2020). *Ex situ* kolekcijas ir arī botāniskie dārzi, selekcijas un provenienču izmēģinājumu stādījumi, aktīvas atjaunošanas kolekcijas (Hoban et al. 2018). *Ex situ* saglabāšana bieži tiek izmantota kā papildu metode, kad *in situ* saglabāšana nav iespējama tādu risku kā lokālu klimata izmaiņu dēļ. *Ex situ* ir piemērota arī tad, ja suga ir reta, ar fragmentētu populāciju, vai kad dabiskā atjaunošanās nav veiksmīga (Koskela et al. 2007). Tā tiek izmantota selekcijas programmās introducētajām sugām. Piemēram, Somijā koku kolekcijās tiek saglabātas sugas, kam ir augsta ekoloģiskā un mērena ekonomiskā vērtība un kas aug sadrumstalotās audzēs (Proschowsky et al. 2020). Visām kolekcijām raksturīgs kopīgs izaicinājums: sasniegt maksimālu ģenētisko mainību ar mazāko iespējamo papildinājumu ierobežoto resursu dēļ (platība, laiks, finanses, darbaspēks utt.) (Hoban et al. 2018).
- Evolucionējošā jeb dinamiskā saglabāšana ir attiecināma uz dabisku sistēmu, kurā ļauts notikt evolucionējošiem procesiem un dabiskai izlasei, laika gaitā mainot alēļu frekvences. Var tikt veikta gan *in situ*, gan *ex situ* (Proschowsky et al. 2020).
- Statiskā saglabāšana tiek veikta individuāliem genotipiem. Piemērs *ex situ* statiskai saglabāšanai ir potēti klonu arhīvi, ilgtermiņa sēkļu uzglabāšana un kriptogēnā uzglabāšana. Klimata pāmaiņu dēļ tā kļūst par aizvien nozīmīgāku metodi arī meža ģenētisko resursu saglabāšanā (Proschowsky et al. 2020).

Sistemātiska ģenētisko resursu saglabāšana nodrošina ĢD un tādēļ ilgtermiņā ir nozīmīga arī selekcijai, radot iespējas selekcijas populācijā iekļaut jaunus genotipus ar pazīmēm, kas var būt svarīgas pašlaik nezināmos mainīgos nākotnes apstākļos (gan vides, gan mežsaimniecības vai tirgus). Tātad, lai cik tas varbūt pirmajā mirklī liktos paradoksāli, ģenētisko resursu saglabāšana ir daļa no bāzes plašākai klonu (kā selekcijas populācijas elites daļas) izmantošanai mežsaimniecības praksē.

Daži klonu izmantošanas ekoloģiskie aspekti

Mežkopība klonu plantācijās var atšķirties no tradicionālās, kad tiek izmantoti sējeņi, kas iegūti no sēkļu plantācijām, - mainās augsnes gatavošana, stādīšanas biežums, jaunaudžu un krājas kopšanas režīms, cirtmeta vecums (Bettinger et al. 2009). Klonu izmantošana var nenozīmēt tikai augstas intensitātes mežsaimnieciskas darbības. Klonu maisījumu izmantošana var tikt kombinēta ar praksē jau izmantotām vai jaunām mežkopības vadlīnijām un dažādiem apsaimniekošanas mērķiem (Bradshaw et al. 2019). Piemēram, atlasīti genotipi ar tieviem zariem var tikt stādīti retāk, sasniedzot vēlamās dimensijas bez kopšanas cirtēm un radot atvērtākus apstākļus bagātīgākai pameža veģetācijai. Jebkādas izcelsmes stādītām egles audzēm ir potenciāls kļūt ļoti biežām un viendabīgām ar maz telpu florai, faunai un rekreācijas iespējām (Rosvall et al. 2019a). Visa veida egles audzēs, ieskaitot klonu plantācijas, tradicionālas mežkopības darbības var tikt izmantotas, lai uzlabotu audzes biotopa īpašības (Ratcliffe & Peterken 1995). Dažādu dzīvu un jau mirušu koku sugu grupas var tikt atstātas jau cirsmas plānošanas laikā. Kopjot jaunaudzes, dabiski atjaunojušās lapu koku sugas var tikt atstātas kā piemaisījums (Felton et al. 2010). Kopšanas ciršu intensitāte un rotācijas ilgums var tikt regulēts. No ekoloģisko draudu un bioloģiskās daudzveidības viedokļa iebildumi ir pret daļēji dabisko mežaudžu nomaiņu ar stādītām plantācijām. Kā iepriekš minēts, vispārēja rekomendācija ir ļaut plantāciju (vienalga – veģetatīvi vai ģeneratīvi pavairota stādmateriāla izcelsmes) ierīkošanu iepriekš intensīvi jau apsaimniekotu audžu vietā vai bijušajās lauksaimniecības zemēs (Bettinger et al. 2009, Bradshaw et al. 2019). Ekoloģiskās sekas lielā mērā atkarīgas no tā, cik platības ir atvēlētas intensīvai vai klonu mežsaimniecībai un cik ainavā saglabājas daļēji dabisks vai dabisks mežs. Ir vispārēja atziņa, ka plantāciju meži parasti ir mazāk labvēlīgi kā dzīvotne dažādiem taksoniem nekā dabiski atjaunojušās audzes, jo īpaši attiecībā uz vienvecuma vienas sugas (īpaši eksotisko sugu) audzēm (Carnus et al. 2006). Lai gan šāda situācija ir bieži sastopama dažādās klonu plantācijās virknē valstu ar siltāku klimatu, to nevar attiecināt uz tādām boreālo reģionu sugām kā, piemēram, parastā egle. Daudzi pētījumi rāda samazinātu sugu daudzveidību un to īpatņu skaitu putniem, zīdītājiem, kukaiņiem un augiem plantācijās, taču to nevar vispārināt. Ir konstatēti gadījumi, kad sugu daudzveidība plantāciju mežos var būt salīdzināma ar dabiski atjaunotām audzēm (Peterken & Game 1984, Humphrey et al. 2002, Plue et al. 2017). Zviedrijā klonu plantācijas neviendabīgajos augšanas apstākļos ir morfoloģiski daudzveidīgākas, nekā varētu gaidīt. Pat kontrolētos eksperimentos 75–95% no fenotipiskās mainības daudzām augšanas pazīmēm ir vides noteikta. Piemēram, monoklonālos parastās egles parauglaukumos eksperimentā lauksaimniecības zemē fenotipiskā variācija koku diametram novērtēta tādā pašā līmenī, kā parauglaukumos ar sējeņiem (Eriksson 1999). Viendabīgi augšanas apstākļi un standartizētas mežkopības darbības ir faktori, kas rada vienveidību klonu plantācijās. Heterogēnos augšanas apstākļos un mazāk intensīvas kopšanas režīmā klonu stādījumā tiek uzturēta liela fenotipiskā dažādība starp kokiem (Bradshaw et al. 2019).

Kritika klonu izmantošanai, tāpat kā jebkuram citam ģenētiski uzlabotam meža reproduktīvajam materiālam, ir saistīta arī ar “ģenētisko piesārņojumu” no fona ziedputekšņiem vai sēklām, kas izplatās apkārtējās audzēs no plantācijas. Tomēr nav pamata reāliem riskiem, ja kloni nav iegūti no ģenētiski modificēta materiāla ar ieviestiem, svešzemju gēniem (Bradshaw et al. 2019). Piemēram, veģetatīvajai pavairošanai izmantojamo klonu komplektu veido attiecīgā meža reproduktīvā reģiona atlasīts materiāls.

Vērtējot klonu plantācijas dažādu ekosistēmu pakalpojumu kontekstā, ir skaidrs, ka klonālā mežsaimniecība paredzēta, lai veicinātu apgādes pakalpojumus (koksne), tāpat kā lielākā daļa komerciālas meža apsaimniekošanas formas. Tomēr tās ietekmei uz ūdens kvalitātes, plūdu un erozijas riskiem nevajadzētu būt atšķirīgai no citām mežsaimniecības formām. Oglekļa (C) uzkrāšana mūsdienās ir visplašāk apspriestais jautājums, un lielāka C uzkrāšana klonu plantācijās varētu tikt uzskatīts par ieguvumu (Rosvall et al. 2019b). Jones (2011) piedāvā apkopojumu ar intensīvas selekcijas ieguvumiem un trūkumiem, uzsverot plašāk maz aplūkotas priekšrocības, kā samazināta pesticīdu izmantošana, samazināta fosilā kurināmā izmantošana, zemākas CO₂ emisijas mazākas augsnes apstrādes dēļ. Līdzvērtīgi ieguvumi var tikt identificēti arī klonu izmantošanas gadījumā (Rosvall et al. 2019a). Potenciālie ieguvumi ir:

- koksnes ieguve tiek koncentrēta mazākās platībās, atbrīvojot daļu mežaudžu citiem mērķiem, kā citu ekosistēmu pakalpojumu nodrošināšana (C uzkrāšana daļēji dabiskās mežaudzēs un uzlabota bioloģiskā daudzveidība) (Bonga 2016);
- somatiskās embriogēneses potenciāls apdraudētu koku sugu saglabāšanā un atjaunošanā (Merkle 2014);
- potenciāls samazināt pesticīdu un mēslojuma izmantošanu, tādu pašu efektu iegūstot ar piemērotu klonu materiālu (Lundmark et al. 2014);
- tādu materiālu un produktu aizvietošana, kas rada lielu siltumnīcas gāzu apjomu, ar koksnes produktiem (Lundmark et al. 2014).

Kopumā virkne potenciālo vides risku, kas tiek minēti saistībā ar klonu izmantošanu, līdz šim nav realizējušies. Klonu plantāciju platība, salīdzinot ar kopējo meža platību, jebkurā reģionā ir neliela. Pat ASV dienvidos, kas ir reģions ar pasaulē lielākajām meža plantāciju platībām, liela daļa koksnes tiek iegūta no dabiski atjaunotām mežaudzēm, un netiek prognozētas izmaiņas tuvākajā nākotnē. Nav ticams, ka viens vai daži genotipi varētu jebkad dominēt reģiona ainavas līmenī, ļaujoties tikai uz klonu pavairošanas tehnoloģijām. Stādaudzētāji vērtē un atlasa vēlamos klonus, un šo koku ģenētiskā struktūra variē atkarībā no vēlamā gala produkta un augšanas apstākļiem. Laika gaitā jauni atlasīti kloni nomaina iepriekš pavairotos (Bettinger et al. 2009).

Kopsavilkums un rekomendācijas veģetatīvi pavairotu klonu izmantošanai mežsaimniecībā

Ilgtermiņā ģenētisko resursu apsaimniekošana cenšas saglabāt kopējo sugas genofondu. Visbiežāk gēnu saglabāšana izpaužas kā atsevišķa programma un kā ilgtermiņa selekcijas programmu sastāvdaļa (Namkoong 1984), kas ir nodalīta no drošas klonu plantāciju apsaimniekošanas (de Vries et al. 2015). Ainavā, ko veido daļēji dabiskas mežaudzes, jāvērtē, kā stādītas klonālas audzes vienas pašas un kopā ar citām mežaudzēm var uzturēt dabiskās atjaunošanās kapacitāti, pielāgošanos dabiskās izlases veidā un gala rezultātā evolūcijas spēju. Boreālajos apstākļos, kuros raksturīga bagātīga bērza un egles dabiskā atjaunošanās, tas nozīmē, ka klonu plantācijām ir relatīvi maza ietekme uz kopējo genofondu, kamēr šīs plantācijas neveido lielāko daļu audžu ainavā un kamēr satur daudzveidīgus gēnu komplektus (Rosvall 2019). Vairums no alēlēm, kas sastopamas populācijā citās mežaudzēs, būs arī klonu maisījumā, tikai ar dažādu biežumu. Klonu maisījums spēj ietvert plašu genofondu arī ar ierobežotu genotipu skaitu (Ingvarsson & Dahlberg 2019). Ilgtermiņā secīgi veidojot klonu maisījumus, visas alēles, kas sastopamas selekcijas populācijā, tiek atgrieztas atpakaļ mežā. Vēl garākā periodā mutāciju rezultātā rodas jaunas alēles, kas bagātina ĢD populācijā (Rosvall et al. 2019a).

Bradshaw et al. (2019) ekoloģisko risku novēršanai rekomendē izmantot klonus platībās, kurās jau tiek veikta intensīva mežsaimniecība, vai uz bijušajām lauksaimniecības

zemēm, lai saglabāt dabisko un daļēji dabisko audžu ekoloģisko vērtību. Gan rekreācijas, gan bioloģisko klonu plantāciju vērtību iespējams paaugstināt, dažādojot mežkopības darbības tajās. Arī temporāli dažādi klonu maisījumi pasargā no nevēlamas ietekmes uz vidi.

Izanalizējot līdz šim zināmo informāciju un secinājumus par parastās egles veģetatīvās pavairošanas ietekmi uz ģenētisko daudzveidību, Rosvall et al. (2019a) izveidojuši sekojošas klonu izmantošanas vadlīnijas:

- Audzēs līmeņa ĢD nodrošināšanai audzes genofonds jāuztur, lai saglabātu pielāgošanās potenciālu. ĢD vislabāk regulējama, nosakot maksimālu pieļaujamo radniecību starp indivīdiem audzē. Rekomendējams saglabāt 90 % no ĢD, kas sastopama dabiskās populācijās.
- Audzēs līmeņa ģenētiskā daudzveidība pietiekamā līmenī nepieciešama rezistences nodrošināšanai pret kaitēkļiem un patogēniem, produktivitātes un pielāgošanās spēju nodrošināšanai visā rotācijas periodā. Ieteicami 5-30 kloni. Pārbaudītu klonu gadījumā ieteicams maisījums ar vismaz 6 kloniem, vislabāk 15-20 kloni. Veģetatīvi pavairojot ģimenes, izmantojami 25 kloni.
- Ainavas līmeņa ģenētiskā un ģenētiskā daudzveidība: kopējā sugas genofonda saglabāšana prasa daudzveidības uzturēšanu starp audzēm. Boreālajos apstākļos tas nodrošināms ar ilgtermiņa selekcijas programmas palīdzību, kura sadalīta apakšpopulācijās, no kurām regulāri tiek veidotas jauni, labi adaptējušies klonu maisījumi. Paralēli ģenētiskā mainība dabiskā līmenī tiek uzturēta plašās platības ar dabisko atjaunošanos.
- Klonu izmantošanas mērogs: rekomendējams klonu skaits un ģenētiskās daudzveidības līmenis ir pielietojams neatkarīgi no kopējās apstādāmās platības ainavu līmenī. Jo lielāka apstādāmā platība, jo vairāk klonu maisījumu tiks radīti un izmantoti. Tādā veidā arvien vairāk gēnu no selekcijas populācijas nonāk atpakaļ mežaudzēs. Maksimālais klona rametu skaits izmantojams kā vienkāršs instruments, lai kontrolētu ģenētisko daudzveidību.
- Šūnu līniju pavairošana: lai nodrošinātu adekvātu stādmateriāla gēnu daudzveidību, rekomendējams izmantot lielāku gēnu daudzveidību starp šūnu līnijām, kas tiek izmantotas pavairošanā somatiskās embriogēneses gadījumā.
- Ekoloģiskās vērtības: klonu maisījumu izmantošana saglabā līdzīgu fenotipisko mainību kā tradicionāli stādītās mežaudzes. Standarta mežkopības darbības var tikt izmantotas, lai uzlabotu audzes biotopa stāvokli. Vispārēja rekomendācija ir ierīkot klonu plantācijas tikai audzēs, kuras iepriekš jau intensīvi ir apsaimniekotas, vai uz neizmantojamas lauksaimniecības zemes.
- Adaptīvā apsaimniekošana ir fleksibla un nodrošina atbildes reakciju uz pieredzi, kas tiek gūta pielietojot jaunu metodoloģiju lielā mērogā pirms iespējams izvērtēt sekas (klonu mežsaimniecības situācija). Rekomendējama sadarbība starp mežu īpašniekiem, balstīta uz koku un audžu monitoringu, vērtēšanu, lēmumu pieņemšanu un zināšanu pārnesi. Lai gūtu pieredzi, rekomendējams ierīkot liela mēroga eksperimentālo plantāciju sēriju ar samazinātu ģenētisko mainību, t.i., monoklonālas plantācijas, kas tiktu salīdzinātas ar plantācijām, kas ierīkotas no klonu maisījumiem un/vai sējeņiem.
- Atbalsts zinātnei: rekomendējama meža īpašnieku sadarbība ar pētniekiem, iesaistoties datu ieguvē pētījumos eksperimentālajās plantācijās. Svarīga ir vienota datubāzes uzturēšana.

Kā turpmāko pētījumu prioritātes uzskatāmi lauka pētījumi, lai turpinātu labāk izprast ģenētiskās un ekoloģiskās sekas izmainītai ģenētiskajai mainībai mežaudzēs. Ilgtermiņa selekcijas un klonu izmantošanas efekts vērtējams ar simulāciju palīdzību. Ir svarīgi noteikt ģenētiskās mainības pamata līmeni, vērtējot, kāda ir ĢD vecās mežaudzēs, kas radušās pirms selekcijas materiāla izmantošanas meža atjaunošanā. Ideālā gadījumā šādiem pētījumiem ir jāvērtē liels skaits populāciju dažādās selekcijas zonās, kā arī stādītās audzēs. Īpaša interese pievēršama lokālo populāciju mainībai iedalītajās selekcijas zonās ar atlasītām selekcijas

populācijām, lai novērtētu klonu izmantošanas ietekmi uz ģenētisko daudzveidību (Rosvall et al. 2019a). Ierīkojami eksperimentālie stādījumi, kas atspoguļotu dažādu ģenētisko kompozīciju – no monoklonāla stādījuma līdz klonu maisījumiem ar dažādu skaitu klonu, brīvapputes ģimeņu stādījumiem un pilnībā nesaistītu sējeņu audzēm (Bradshaw et al. 2019).

4. Egles sēklu ražas kāpināšanas metožu aprobācija

4.1. Egles čiekuru rūsas patogēnu analīze un darba plāna izstrāde

Parastā egle (*Picea abies* (L.) H. Karst.) ir viens no saimnieciski vērtīgākajiem kokaugiem Latvijā, ko plaši izmanto mērķtiecīgā mežaudžu atjaunošanā. Tā aug visā valsts teritorijā un pēc 2020. gada datiem aizņem 19% no mežaudžu platības Latvijā (Meža nozare skaitļos un faktos, 2021). Svarīga ir ne tikai kokmateriālu, bet arī egles sēklu ieguve, kas nepieciešama kokaudzētavām. Labas sēklu ražas ir ik pēc 4-7 gadiem (Baumanis, 2003; Dreimanis, 2016). Egles sēklu deficītu no sēklu plantācijām rada ne tikai neregulāra ziedēšana, bet arī čiekuru rūsas, kas ievērojami samazina sēklu ražu (Capador et al., 2018).

Egles čiekurus bojā gan kaitēkļi (Ozols, 1985; Bičevskis, 2003), gan vairākas sēņu izraisītas slimības, jo īpaši rūsas (Šica, 2003). Kā parastās egles čiekuru parazitiskās rūsas sēnes jāatzīmē *Thekopsora areolata*, *Chrysomyxa abietis*, *C. ledi*, *C. woroninii* (Kurkela, Jalkanen, 1998), kā arī *Chrysomyxa pirolata* (Kaitera et al., 2009).

Latvijā konstatēts, ka egļu audzēs no rūsas sēnēm var būt sastopamas egļu – ievu rūsas (*Thekopsora areolata*), egļu - vaivariņu rūsas (*Chrysomyxa ledi*) un egļu skuju zeltainā rūsas (*Chrysomyxa abietis*) (Eglītis, 1938; Miezīte, 2017).

Sēklu ražu būtiski samazina galvenokārt ievu-egļu rūsas, kaut arī atzīmēts, ka bojājumus egļu audzēs Somijā izraisa arī citas rūsas sēņu sugas (inland spruce cone rust) *Chrysomyxa pirolata* (Kaitera et al., 2009), kas Latvijā nav konstatēta (detalizēti pētījumi līdz šim nav veikti). Somijas un Zviedrijas pieredze rāda, ka ievu-egļu rūsas ir daudz bīstamāka: Zviedrijā 2006. gadā 70% čiekuru analizētajās sēklu plantācijās bija ar ievu-egļu rūsas simptomiem (Almqvist, Rosenberg, 2016) Arī Somijā novērots, ka *T. areolata* radītie čiekuru zudumi ir augstāki nekā *C. pirolata* radītie, kaut abas sugas bieži ir sastopamas sēklu plantācijās (Kaitera 2013).

Tā kā pēdējos gados LVM sēklu plantācijās, kā arī Igaunijā, Somijā, Zviedrijā un Krievijā ziņots par nozīmīgiem sēklu zudumiem rūsas dēļ, šobrīd tiek veikta padziļināta analīze par ievu-egļu rūsas bioloģiju un iespējamiem slimības ietekmes mazināšanas pasākumiem.

Izplatība

Ievu-egļu rūsas ir izplatīta Eiropā un Ziemeļāzijā. Detalizēti pētījumi par šo slimību un tās bioloģiju veikti Somijā, un ziņojumi par to ir kopš 1940. gada (Kaitera, 2013, Kaitera et al., 2014, Kaitera. et al., 2021b), kā arī Zviedrijā (Capador et al., 2018, 2020).

Avotā <https://www.cabi.org>isc.>datasheets> (2020. gada janvāra dati) ir atsauces par ievu-egļu rūsas atradnēm 21 Eiropas valstī, tai skaitā Igaunijā, Latvijā un Lietuvā. Attiecībā uz Baltijas valstīm minēta publikācija 1957. gadā (Kuprevich, Transchel, 1957). Ievu-egļu rūsas kā Latvijā sastopama slimība aprakstīta jau M. Eglīša grāmatā “Augu slimības” (1938). Līdz ar to uzskatāms, ka slimība ir jau ilgstoši Latvijā sastopams patogēns.

Ievu-egļu rūsas attīstības cikls

Ievu – egļu rūsas izraisa bazīdijsēne *Thekopsora areolata* (Fr.) Magnus, sinonīmi *Thekopsora padi* Grove., *Pucciniastrum areolatum* (Fr.) G.H.Oth., *Melampsora areolata* (Fr.) Fr. u.c. *Thekopsora areolata* pieder pie *Basidiomycota* nodalījuma, *Pucciniomycetes* klases, *Pucciniales* rindas un *Pucciniastraceae* dzimtas. (<https://www.cabi.org>isc.>datasheets>). Rūsas sēnēm sēņu valstī (*Fungi*) ir viens no sarežģītākajiem attīstības cikliem - ar vairākām

stadijām un saimniekaugu maiņu. *T. areolata* ir rūsas sēne ar pilnu attīstības ciklu - ar 5 sporu veidiem un konkrētu saimniekaugu maiņu – parastās egles čiekuriem un parasto ievu (*Padus avium* Mill., sinonīmi *Padus racemosa* (Lam.) Gilib., *Prunus padus* L.). Ir ziņas, ka arī ķirši (*Prunus cerasus*) un plūmes (*Prunus domestica*) (Kuprevich, Transchel, 1957) var būt saimniekaugi, tomēr galvenā nozīme ir savvaļas ievām un introducētajām tai radniecīgām sugām kā Virdžīnijas ievai (*Prunus virginiana*) (Smith et al., 1988). Somijā noskaidrots, ka *T. areolata* var attīstīties arī uz Virdžīnijas ievas lapām (Kurkela, Jalkanen, 1998). Virdžīnijas ieva introducēta arī Latvijā kā krāšņumaugs (Latvijas daba, 1995). Tomēr jaunākie pētījumi Somijā sēklu plantācijās norāda uz ievu kā vienīgo otro saimniekaugu sēnei *Thekopsora areolata* (Kaitera et al., 2021c).

Pavasari uz eglēm no ievu lapām ar vēju nonāk **bazīdijsporas**, kas veido micēliju uz egļu čiekuru zvīņu ārējās virsmas; dažādiem micēlijiem saplūstot, veidojas spermogoniji jeb piknīdas ar sporām – **spermācijiem**. Spermogoniji var veidoties arī zem dzinumu mizas. Spermācijiem nevar izraisīt infekciju, tie piedalās apaugļošanas procesā. Seko nākamā stadija vasarā – ecīdijsporas ar **ecīdijsporām** uz čiekuru zvīņu iekšējās virsmas. Ecīdijsporas izdalās nākošajā pavasarī un arī turpmākajos gados, jo to dzīvotspēja ir ilgāka par vienu gadu. Ecīdijsporas var veidot izcēlumus tieši zem epidermas vai attīstīties tās virspusē. Ecīdijsporas ir oranžā krāsā, tās var būt apaļas vai ovālas. Ecīdijsporas veidošanās laikā čiekuram agri atvērties, un tas var šādā stāvoklī palikt mitrā laikā. Ecīdijsporu ir ļoti daudz, un tās ar vēju nonāk uz ievas lapām, kur tās dīgst, dīglstobri pa atvārsnītēm iekļūst auga audos un veidojas micēlijs. Uz micēlija veidojas uredosporas un teleitosporas. Uz lapām veidojas raksturīgi plankumi. **Uredosporas** ir vasaras sporas, un lapas apakšējā pusē sakopotas oranžos, dzeltenos vai sarkanos spilventiņos, kas sākumā ir zem epidermas, bet vēlāk virspusē. Uredosporas izplatās ar vēju un inficē citas lapas, dīgst, un pēc apmēram 10 dienām izaug jauna uredosporu ģenerācija. Vienā veģetācijas periodā var būt vairākas, pat 5-6 šādas paaudzes. Uredosporu dīgšanu sekmē siltums un mitrums. Vējainos apstākļos tās var izplatīties lielā attālumā. **Teleitosporas** veidojas vasaras beigās un rudenī, pārziemo uz nobirušajām lapām, nākamajā pavasarī dīgst, izkļūst cauri epidermai un veido bazīdijsporas, katrā ar vienu **bazīdijsporu**, kas ar vēju nonāk uz egļu čiekuriem, un cikls sākas no jauna. Cikla aprakstam izmantotie avoti – Piterāns u. c., (1975), Miezīte, (2017) un <https://www.cabi.org/isc/datasheets>.

Diagnosticēšana

Slimību diagnosticē, izmantojot simptomus, kas parādās uz egļu čiekuriem un ievu lapām. Jāapskata čiekuru zvīņu iekšpusi, sevišķi, ja zvīņas ir agri atvērušās un tādās paliek mitrā laikā. Uz ievu lapām pievērš uzmanību purpura krāsas stūrainiem plankumiem abās lapas pusēs, ko mikroskopē.

Ar vizuālām pazīmēm vien nevar noteikt infekcijas izraisītāja sugas piederību – jānoskaidro arī ecīdijsporu un uredosporu morfoloģiju. Tā kā *T. areolata* ir obligāti parazitiska sēne, nav iespējama tās micēlija pavairošana uz agara barotnes. Precīzai sugas noteikšanai izmanto arī molekulārās metodes (Kaitera et al., 2014, Capador et al., 2018).

Izpētei ievāc tekošā un iepriekšējā gada čiekurus, pavasarī arī nobirušos čiekurus. Ievu lapas, arī nobirušās, ievāc no maija līdz oktobrim, līdz mikroskopēšanai uzglabā 3-5 °C temperatūrā (Kaitera et al., 2009).

Ir arī norādījumi, ka slimības pazīmes var būt egļu sējeņiem – izlocīti stumbri ar nekrotiskiem bojājumiem, pat galotņu atmiršana (Roll-Hansen, 1965).

Radītie zaudējumi

Ievu- egļu rūsa var ievērojami samazināt egļu sēklu ražu un pazemināt tās kvalitāti. Sevišķi bīstama ir slimības izplatīšanās sēklu plantācijās, bet dabiskās audzēs tā var kavēt egļu populācijas atjaunošanos. Pētījumā Somijā sēklu plantācijās inficēto čiekuru daudzums bija 10-89%. *T. areolata* traucē sēklu veidošanos čiekuros, un tajos pilnīgi attīstās tikai dažas sēklas (Kaitera, 2013). Citā pētījumā Somijas ziemeļos egļu audzēs 1998. gadā konstatēts, ka caurmērā 25% čiekuru ir inficēti ar *T. areolata*. Ap 20% sēklu bija zaudējušas dīgspēju

(Jalkanen, Nikula, 1998). Krievijā 2014. gadā egļu čiekuru rūsas simptomi konstatēti 20 - 30 % apsekoto egļu (Сазанова et al. 2017).

Klimatisko apstākļu ietekme

Klimata pārmaiņu dēļ biežāk ir sagaidāmi ekstrēmi apstākļi, kas atšķirīgi var ietekmēt sēnes dažādās attīstības stadijas. Arī Latvijā egļu sēklu plantācijās nepieciešams veikt čiekuru slimību monitoringu un noteikt, kādi faktori būtiski ietekmē slimības izplatību.

Komplicētā inficēšanās procesa dēļ ir grūti precīzi novērtēt klimatisko un meteoroloģisko apstākļu ietekmi uz pilnu ievu-egļu rūsas attīstības ciklu, tomēr, kā visām rūsas sēnēm, svarīgākais faktors sporu dīgšanai un saimniekaugu inficēšanai ir nokrišņi un mitrums. Paaugstināts mitruma daudzums veicina sēnes izplatību. Otrs būtisks faktors ir temperatūra.

Somijā novērots, ka *T. areolata* ecīdijas veidojas uz tekošā gada čiekuriem jūnijā, bet sporulē galvenokārt uz iepriekšējā gada čiekuriem no maija līdz augustam (Kaitera et al., 2009). Pētīts, kā temperatūra ietekmē arī ecīdijsporu dīgšanu uz agarizētas barotnes. Tā variē no 6 līdz 27°C, ar lielāko intensitāti 15-24 °C, bet 30 °C kavē dīgšanu. Tas nozīmē, ka sporas var dīgt arī pavasarī, zemā temperatūrā (Kaitera, Karhu, 2021). Līdzīgi optimālā temperatūra teleitosporu dīgšanai un sēnes bazīdijsporu veidošanai parasti ir 15-25 °C. Savukārt vasaras jeb uredosporas uz ievu lapām attīstās no jūnija līdz augustam (Kaitera et al., 2009).

T. areolata sastopamības uz ievām modelim visatbilstošākie un būtiskie faktori bija temperatūras summa, kumulatīvais nokrišņu daudzums un novērojumu laiks (Kaitera et al., 2021b). Attiecībā uz iekšzemes rūsas (*C. pirolata*), somu zinātnieki konstatējuši, ka uredosporu veidošanos pozitīvi ietekmē intensīvas lietavas ar nokrišņiem vairāk par 10mm dienā maija beigās. Savukārt, optimums teliosporu dīgšanai un bazīdijsporu veidošanas ir kumulatīvie nokrišņi virs 150 mm (Kaitera, Tillman-Sutela, 2015).

Ierobežošanas pasākumi

Somu kolēģi atzīst, ka slimības ierobežošanas iespējas ir nepilnīgi apzinātas (Kaitera et al., 2021b). Lai ierobežotu ievu-egļu rūsas ļoti svarīgi ir novērst infekcijas avota - tā auga, uz kura veidojas teleitosporas (šīnī gadījumā – parasto ievu) - atrašanos egļu tuvumā. Parastā ieva ir bieži sastopama visā valsts teritorijā (Priedītis, 2014).

Ievu-egļu rūsas vasaras sporas jeb uredosporas un bazīdijsporas var izplatīties samērā lielā attālumā (līdz pat 1 km) (Kaitera et al., 2009, 2021a). Uredosporas veicina infekcijas izplatību tikai starp ievām, taču to izplatība var sekmēt infekcijas pārnesi plašākā teritorijā un līdz ar to plašāku infekcijas risku eglēm (Kaitera et al., 2009). Bazīdijsporas, kas inficē egles, ar vēju var tikt atnestas no pārziemojušām ievu lapām no mazāk par 100 m līdz dažiem km attāluma. Līdz ar to rūsas ierobežošanai egļu sēklu plantācijās viens no stratēģiskiem paņēmieniem ir ievu izciršana. Somu kolēģi iesaka ievas izcirst 1km rādiusā ap sēklu plantācijām (Kaitera et al., 2021b). Tā kā tas nozīmē ļoti lielus darba apjomus, iesakām izsvērt ievu izciršanu vismaz 100 m rādiusā ap sēklu plantācijām. Arī somu zinātnieki šo atzīmē kā galveno slimības ierobežošanas pasākumu, uzsverot, ka ievu-egļu rūsas ierobežošanā jākoncentrējas uz ievām, lai sēklu plantācijās nebūtu pārziemojušas inficētas ievu lapas (Kaitera et al., 2021b).

Ievu lapu inficētība ir arī tieši saistāma ar *T. areolata* slimības sastopamību. Tā Somijā konstatēts, ka slimības sastopamība sēklu plantācijās 2018.gadā bija zema (zem 30%) un uz mazāk kā 10% ievu lapu bija simptomi, savukārt infekcija plantācijās sasniedza līdz pat 100% 2019. gadā, kad 10-40% lapu bija inficētas (Kaitera et al., 2021b).

Sākotnēji uzskatīts, ka čiekuri var inficēties arī no tuvumā esoša ecīdijsporu avota (Jalkanen, Nikula, 1998) - sēklu plantācijās atstātajiem inficētajiem čiekuriem. Tomēr jaunākie ģenētikas pētījumi rāda, ka čiekurus inficē tikai bazīdijsporas, un līdz ar ecīdiju heterogenitātes pierādīšanu tiek izslēgta hipotēze, ka rūsas izplatītās no egles uz egli (no čiekura uz čiekuru) ar ecīdijsporām (Kaitera et al., 2019; Capador et al., 2020). Tomēr, neskatoties uz to, inficēto čiekuru izvākšana ir būtiska un rekomendējama, lai kavētu ecīdiju nonākšanu uz ievu lapām maijā un jūnijā (Kaitera et al., 2021b).

Ir veikti eksperimenti, kas ietver mehāniskas barjeras rūsas attīstībai: egļu zarus ar sievišķajiem strobiliem apsegt ar maisiem, lai pasargātu no inficēšanās ar rūsas. Rezultātā

izdevās inficēšanos ar *Thekopsora areolata* un *Chrysomyxa pirolata* samazināt, bet tas kavēja arī čiekuru normālu attīstību (Kaitera et al., 2009).

Audzū retināšana un inficēto zaru izgriešana samazina infekciju un pasargā neinficētos kokus, bet vienlaicīgi var veicināt infekcijas izplatīšanos, veicinot gaisa plūsmu un sporu cirkulāciju (Hamelin, 2013).

Noteiktos apstākļos rūsas sēnes var kontrolēt, izmantojot fungicīdus. Biežāk lietotais un efektīvākais fungicīds ir sterolus inhibējošais triadimefons, kas pielietots apsmidzināšanai, augsnes un sēkļu apstrādei. Nav norādes par tā lietošanu *T. areolata* ierobežošanai (Hamelin, 2013). Zviedrijā, lai samazinātu egļu inficēšanos ar *T. areolata*, pārbaudīta apsmidzināšana ar pieskares fungicīdu *Amistar* un apstrāde ar sistēmisko fungicīdu *Tilt*. Tomēr pozitīvi rezultāti nav iegūti (Almquist, Rosenberg, 2016). Domājams, ka augstāka efektivitāte sagaidāma, pielietot sistēmiskos fungicīdus, jo pieskares fungicīdus lietus noskalo. Citos pētījumos atzīmēts, ka fungicīdu izmantošana var būt lietderīga kokaudzētavās un Ziemassvētku eglīšu plantācijās (Zhang et al., 2021), savukārt *T. areolata* ķīmiskā kontrole sēkļu plantācijās ir ļoti grūti realizējama (Kaitera et al., 2009).

Kā preventīvie pasākumi jāatzīmē rūsas simptomu novērtējumu dažādiem egļu kloniem un rezistentāko atlasī. Tomēr jāsecina, ka gan Latvijas, gan Somijas pētnieku dati neliecina par izteiktu kādu klonu rezistenci. Turpmākajos pētījumos svarīgi apzināt patogēna sastopamību sēkļu plantāciju kokos – vai sēnes genoms saglabājas eglēs arī, ja nav ārējas infekcijas pazīmes, noskaidrot iespējamo infekcijas pārnesi iegūtajā sēkļu materiālā un tālāk - stādos.

No literatūras apskata var secināt, ka nepieciešams pievērst uzmanību ievu klātbūtnei sēkļu plantācijās, izlases veidā pārbaudīt aizdomīgus egļu sējeņus kokaudzētavās ar molekulārām metodēm, noskaidrot, vai ecīdijsporas un bazīdijsporas var saglabāties uz egļu sēklām, sevišķi, ja sēkļu partijai ir čiekuru zvīņu klātbūtne. Jāpievērš uzmanība no ārvalstīm ievestam materiālam – stādiem, čiekuriem, varbūt arī sēklām, kā arī introducētajām egļu un ievu sugām. Ievu-egļu rūsas attīstības cikls ir ļoti sarežģīts un līdzšinējiem pētījumi ir nepilnīgi, līdz ar to svarīgi ir arī monitoringa pasākumi un sadarbība ar Ziemeļvalstu kolēģiem, kas jau aizsākta šī pētījuma ietvaros.

4.2. Egles sēklu plantāciju ziedēšanas stimulēšanas eksperimentu ietekme uz čiekuru ražu

Sēklu plantācijās iegūtās sēklas ir nozīmīgs resurss mežsaimniecības ilgtspējas un saimniecisko mežu adaptācijas klimata pārmaiņām nodrošināšanai. Sēklu ražu plantācijās ietekmē: a) ģenētika (klonu sastāvs); b) meteoroloģiskie apstākļi; c) kaitēkļi un slimības

Ģenētikas ietekme

Viena no sēklu ieguves plantāciju galvenajām funkcijām ir sēklu ražošana, tomēr līdz ar selekcijas attīstību, arvien lielāka nozīme ir arī pievienotajai vērtībai - ģenētiskajam ieguvumam. Ģenētisko ieguvumu no sēklu plantācijas var palielināt ar ģenētisko retināšanu, kurā tiek izņemti vecāku kloni ar viszemāko selekcijas vērtību, vai ar selektīvu ražu – kur sēklas novāc tikai no labākajiem vecākiem. Šo metodi gan parasti izmanto tikai tad, ja plantāciju sēklu ražošanā ir pārpalikums (Rosvall et al., 2001). Bez tam, katras sēklu plantācijas ražas veidošanā iesaistīto klonu sastāvs un to līdzdalība ir mainīga. Danusevičius (1987) konstatējis, ka 19 % parastās egles plantāciju klonu ražo katrus 5-6 gadus, 56 % - katrus 3-4 gadus un 25 % klonu katru otro gadu. Retāk ražojošiem kokiem gados, kad tie zied, novērota lielāka raža. Tas jāņem vērā klonu izvēlē plantāciju ierīkošanai un tie jāizvērtē gan pēc augšanas, gan sēklu ražotspējas.

Sēklu plantācijas tiek veidotas ar mērķi ražot sēklas ar augstu ģenētisko vērtību, un diskutabls ir jautājums par šīs kvalitātes savienošānu ar kvantitāti (Philippe, 2004). Līdz ar stimulēšanu, palielinoties ziedošo – vecāku koku skaitam, kas iesaistīti sēklu ražas veidošanā, tiek veicināta panmiksija - visu iespējamo krustojumu kombināciju vienāda varbūtība (Wheeler et al., 1985). Taču pētījumos (Sweet, Krugman, 1977) konstatēts, ka ziedēšanas stimulēšana īpaši veicina genotipus, kuriem jau piemīt labas ziedēšanas spējas. Tas rada risku, ka stimulēšana izjauc vecāku koku līdzsvaru un panmiksiju samazina. Apstrādes ietekmi uz iegūto sēklu ģenētisko kvalitāti raksturo atšķirības starp genotipu skaitu stimulētajās un kontroles populācijās, kas salīdzinātas izmantojot ražības indeksu $F\%$ - neradniecīgo un neradniecīgi krustojušos vecāku koku skaits, izteikts % no kopējā vecāku koku skaita:

$$F\% = F \cdot 100/N = (1/S P_i^2) \cdot 100/N,$$

kur P_i =i vecāka gametu ($\sigma + \rho$) dalība (kontribūcija); N = vecāku skaits populācijā.

$F\%$ variē no 0 % līdz 100 %, jo tas ir augstāks, jo viendabīgāka vecāku koku dalība apputeksnēšanā. Konstatēts, ka parastai eglei šis indekss vienmēr ir augstāks ar GA stimulētajās populācijās nekā kontroles populācijās. Tas apstiprinājies gan vājas, vidējas, gan bagātīgas ziedēšanas gados (Philippe, 2004). Iespēja, ka ziedošie kloni savstarpēji krustosies, ir atkarīga no vairākiem faktoriem – klona fenoloģijas, attāluma starp kloniem, apputeksnēšanās efektivitātes, kas savukārt atkarīgi no apstrādes metodes un iespējami viendabīgākas gametu līdzdalības, lai varētu notikt panmiksija. Turklāt stimulēšanā panāktajai pastiprinātai putekšņu ražošanai jābūt tik lielai, lai samazinātu gan svešapputes, gan arī pašapputes iespēju. Tādējādi ziedēšanas stimulēšanas pasākumi plantācijas apsaimniekotājam nodrošinās lielāku iespēju iegūt gaidīto ģenētisko ieguvumu, respektējot pieņēmumus, kas iegūti no teorētiskajiem ģenētiskā ieguvuma aprēķiniem. Philippe (2004) secina, ka ziedēšanas stimulēšanas izmēģinājumos iegūtie rezultāti apstiprina, ka nav konflikta starp sēklu ražošanu, sēklu ģenētisko kvalitāti un izmaksu efektivitāti, un plantācijas apsaimniekotājam vajadzētu būt ieinteresētam ziedēšanas stimulēšanas pasākumu pielietošanā.

Koku ziedēšanas process ir komplekss, kuru, iespējams, kontrolē vairāki faktori. Svarīga loma ziedēšanu iniciējošo faktoru radīšanā vai to līdzsvarošanā ilgtermiņā ir augšanas hormoniem (Kong, Aderkas, 2004). Pamatā tradicionālajām sēklu ražas uzlabošanas metodēm ir procedūras, kas ļauj manipulēt ar vecāku koku fizioloģisko stāvokli un ar kuru palīdzību ziedēšanu iespējams uzlabt. Saīsinot juvenilo augšanas fāzi vēl nenobriedušiem kokiem un panākot to agrīnu ziedēšanu, bet jau reproduktīvi nobriedušiem sēklu plantāciju kokiem,

veicinot lielāka skaita ģeneratīvo pumpuru veidošanos, var iegūt priekšrocības selekcijā un arī sēklu ražošanā.

Katrai koku sugai ir kāda vispiemērotākā metode, kura dod vislabāko efektu. Parastai eglei vairākos pētījumos analizēta giberelīna GA_{4/7} pielietošana. Giberelīni ir augu hormonu grupa, kas ne tikai regulē augšanu, bet arī ietekmē dažādus auga attīstības procesus – sēklu dīgšanu, auga augšanu garumā, miera periodu, ziedēšanu, ziedu dzimumu, enzīmu veidošanos, lapu un augļu novecošanu. Fogal et al. (1996) veiktā pētījumā dzinumu augšanas beigu fāzē (19. un 20. jūnijā) egles tika apstrādātas ar GA_{4/7} 60:40, lietojot 1,53 mg GA_{4/7} uz 1 cm² stumbra šķērslaukuma krūšu augstumā, stumbrā injicējot šķidrums vai ievadot GA_{4/7} kapsulu implantus. Piemērotas GA_{4/7} devas noteikšanai, izmantots koka šķērslaukums krūšu augstumā, bet ne diametrs. Tas drošāk ļauj izvairīties no devu pārdozēšanas iespējas mazākiem vai nepietiekamas devas noteikšanas lielākiem kokiem. Konstatēts, ka bez apstrādes ar stimulatoriem viena parastā egle ražoja 8±6 sievišķos un 59±22 vīrišķos strobilus, to pārsvars ir relatīvi ievērojams. Apstrādes rezultātā, pielietojot gan mazāko (0,76 mg GA_{4/7}/cm²), gan lielāko (1,53 mg GA_{4/7}/cm²) preparāta devu, statistiski būtiski (P<0,05) pieauga sievišķo strobilu skaits.

Veicot injekcijas stumbrā, sievišķo strobilu skaits vidēji pieauga līdz 42±17, lietojot zemāko preparāta devu, vidēji līdz 21±5 sievišķajiem strobiliem uz 1 koku, lietojot lielāko devu. Implantu ar 1,53 mg GA_{4/7}/cm² lielu giberelīna devu būtiski (P<0,05) palielināja sievišķo strobilu skaitu – 16±6 vienam kokam, bet statistiski nebūtisks (P>0,05) bija vidējais vīrišķo strobilu skaita pieaugums. Ievērojami samazinājās veģetatīvo dzinumu attīstība (skaits) gan ar zemāko, gan augstāko GA_{4/7} injekcijas devu: no 1537±186 uz attiecīgi 955±135 un 623±99, bet ar implantiem - nē. Novērots, ka implantu pielietošana parastai eglei izrādījās efektīva vienīgi ar augstāko preparāta devu. To izskaidro ar iespējamām transporta funkciju anomālijām, jo urbūmi implantu ievietošanai tika izdarīti zem potējuma vietas. Dunberg et al. (1983) atzinuši, ka optimālais laiks stimulēšanai ar injekcijām parastai eglei ir vienu vai divas nedēļas pirms dzinumu augšanas pārtraukšanās, kad 80 % sānu dzinumu augšana ir beigusies. Vislielākā praktiskā pieredze ziedēšanas stimulēšanā, pielietojot giberelīnu, šobrīd ir zināma Zviedrijā. Ziedēšanas stimulēšanas izmēģinājumos ar GA₄, GA₇, GA₃, GA₉ un sintētisko auksīnu naftiletiķskābi konstatēts, ka klonu reakcijā uz pielietotajiem preparātiem novērojamas lielas atšķirības gan starp kloniem, gan arī klonu robežās, pa gadiem. Visefektīvākā izrādījusies apstrāde ar GA₄ un GA₇ maisījumu, bet neefektīga ar GA₃ un GA₉. Arī naftiletiķskābes izmantošana cerētos rezultātus nav devusi (Dunberg, 1980). Minētie pētījumi bija pamatā pirmo rekomendāciju izstrādei giberelīnu pielietošanā ziedēšanas stimulēšanai egles sēklu plantācijās, vienlaicīgi arī uzsverot, ka visiem kloniem pielietotā metode pozitīvu efektu nedod.

Almqvist (2007) veicot stimulēšanas izmēģinājumus 4 egles sēklu plantācijās Dienvidzviedrijā uzsāka praktisku metodes pielietošanu. Eksperimentā iekļauto plantāciju vecums bija atšķirīgs – divas bija tuvu ekspluatācijas laika beigām, divas - sēklu ražošanas sākuma fāzē. Izmēģinājumos iekļauto potējumu skaits un sēklu plantāciju raksturojums apkopots 4.1. tabulā (Almqvist 2007).

Ar GA_{4/7} apstrādāts katrs potējums rindā (4.2. tab.), devas lielums aprēķināts pēc stumbra krūšaugstuma diametra. Katra otrā potējumu rinda atstāta bez apstrādes - kontrolei. Potējumi apstrādāti, izmantojot GA_{4/7} pielietošanas standartmetodi – izdarot iurbūmu koksni, kurā ar mikropipeti ievada GA_{4/7} šķidrumu. Plantācijā 504 Ålbrunna lietota gan standartmetode, gan arī GA_{4/7} injicēšana, izmantojot ArborSystem, kas sākotnēji izveidota insekticīdu injicēšanai koku stumbros.

Ziedēšanas laikā 2006. gadā visās četrās plantācijās izvēlētiem paraugkokiem veikta vīrišķo un sievišķo ziedu uzskaitē, tā vērtēta ballēs no 0 (nav ziedu)-10 (visbagātīgākā ziedēšana konkrētajā plantācijā). 2006. gada rudenī trijās plantācijās veikta čiekuru uzskaitē. Lai novērtētu sēklu ražošanas potenciālu, katra klona visiem potējumiem (rametiem) nolasīti visi - gan vitālie, gan kaitēkļu bojātie čiekuri. Sēklu plantācijā 504 Ålbrunna būtiski (P<0.049) par 69 % pieauga čiekuru skaits, salīdzinot ar kontroli, izmantojot standartmetodi, bet ar injekciju

metodi panākts statistiski nebūtisks (33 %) pieaugums. Sēklu plantācijā 501 Bredinge savukārt GA_{4/7} pielietošanai nebija pozitīva efekta, taču šajā plantācijā gan apstrādātajiem, gan kontroles potējumiem bija ekstremāli liela čiekuru raža (vidēji 877 čiekuri 1 potējumam), lielākais čiekuru skaits potējumam – 2828.

4.1. tabula. Izmēģinājumos ar GA_{4/7} iekļauto sēklu plantāciju raksturojums, apstrādes laiks 2005. gadā un pētījumā iekļauto potējumu un paraugu skaits.

| | 504 Ålbrunna | 501 Bredinge | 52 Maglehem | 68 Slogstorp |
|--|--------------------|---------------------|-------------------------------|----------------------------|
| Ierīkošanas gads | 1984 | 1983 | 1958 | 1965 |
| Sēklu plantācijas apsaimniekotājs | Bergvik Skog AB | Södra Odlarna AB | Svenska skogsplantor AB | Svenska Skogsplantor AB |
| Platība | 25 | 26 | 5 | 19 |
| Klonu skaits | 137 | 100 | 36 | 45 |
| Stādīšanas shēma | 7 × 4 | 7 × 3.5 | 5 × 5 | 7 × 3.5 |
| Apstrādes laiks 2005. gadā | July 6–8 | June 30 – July 2 | July 7 | July 4–5 |
| Potējumu skaits, kuriem uzskaitīti ziedi | 1600 | 243 | 363 | 400 |
| Potējumu skaits, kuriem uzskaitīti čiekuri | 210 | 99 | 100 | - |
| Paraugu skaits sēklu kvalitātes vērtēšanai | 9 | 4 | 2 | - |
| Potējumu, kuriem uzskaitīti čiekuri, krūšaugstuma caurmērs: min – vid. – max | 73 – 171 – 278 | 126 – 185 – 298 | 111 – 290 – 445 | - |

4.2. tabula. Apstrādes ar GA_{4/7} punktu skaits un GA_{4/7} devas katram potējumam sēklu plantācijā (Almqvist, 2007)

| Potējuma diametrs krūšaugstumā (cm). | GA _{4/7} deva mg/1 potējumu | Ķīmiskās apstrādes ar GA _{4/7} punktu skaits ar standartmetodi vai injekcijām |
|---|---|--|
| < 7 | 15 | 1 |
| 7–15 | 30 | 2 |
| 15–20 | 45 | 3 |
| 20–25 | 60 | 4 |
| > 25 | 100 | 5 |

Almqvist (2007) šajā pētījumā konstatējis, ka GA_{4/7} pielietošana dod būtiski pozitīvu efektu vīrišķās ziedēšanas palielināšanā jaunajās plantācijās. Vecajās sēklu plantācijās netika novērots nekāds būtisks efekts, to izskaidro ar iespējams nepietiekošu GA_{4/7} preparāta devu lielā koku caurmēra dēļ. Par būtiski pozitīvu GA_{4/7} pielietošanas efektu liecina sievišķo ziedu uzskaitē trijās no četrām izmēģinājumā iekļautajām plantācijām. Jaunākajās plantācijās, paraugam ņemot sēklas no 30 čiekuriem, vērtēta arī sēklu kvalitāte. Nosakot 1000 sēklu svaru

ar GA_{4/7} apstrādātajiem potējumiem, konstatētas statistiski nebūtiskas atšķirības sēklu svarā - tās bija nedaudz vieglākas salīdzinājumā ar neapstrādāto potējumu sēklām, bet sēklu kvalitāti neietekmēja. Parastās egles apstrāde ar GA_{4/7} sēklu plantācijās palielina gan sēklu ražas apjomu, gan tās ģenētisko daudzveidību – ražas veidošanā piedalās lielāks, bagātīgi ziedošu koku skaits. Ekonomiskie aprēķini savukārt liecina, ka šī metode uzskatāma par lētu un izdevīgu paņēmieni egles plantāciju ražas palielināšanai pat tad, ja tikai viena no 7 izdarītām stimulēšanas procedūrām izrādās veiksmīga (Almqvist, 2007). Līdz 2012. gadam egles sēklu plantāciju stimulēšana Zviedrijā izmantota tikai selekcijas programmās, bet ne kā standarta procedūra sēklu plantāciju apsaimniekošanā, jo GA_{4/7} nebija reģistrēts un apstiprināts lietošanai sēklu plantācijās (Almqvist, 2012). Preparāts Gibb Plus Forest (koncentrācija ir 10 mg/ml, analogs tam, ko izmanto augļu dārzos ābeļu un bumbieru ražas stimulēšanai) Zviedrijā kopš 2012. gada ir reģistrēts un atļauta tā lietošana, plašāku tā izmantošanu uzsācis SKOGFORSK.

Uzņēmums SVENSKA SKOGSPLANTOR egles plantāciju ziedēšanas stimulēšanu (2011. un 2012. gadā) veica, iesaistot 2 cilvēku komandu, un darbu secību organizēja sekojoši: 1) novērtē koka diametru preparāta devas noteikšanai, 2) preparāta injicēšanai atzaro attiecīgo stumbra daļu 3) iepriekš izdarītā urbumā injicē preparātu GA_{4/7} vairākās vietās stumbrā krūšu augstumā. Šādi bija iespējams apstrādāt 50-60 kokus stundā. 2013. gadā plānoja izmēģināt 3 cilvēku komandas, kur viens sagatavo koku, otrs injicē preparātu, trešais izņem injekcijas adatas. Šāda komanda var apstrādāt ap 90 kokiem stundā. Preparāta devas aprēķina atbilstoši koka krūša augstuma diametram (4.3. tab.), giberelīna GA_{4/7} cena Zviedrijā ir 230 € par 1 litru. 2013. gadā SVENSKA SKOGSPLANTOR laikā no 24. jūnija līdz 5. jūlijam plānoja ar GA_{4/7} apstrādāt 145 ha egles plantāciju, strādājot 15 trīs cilvēku brigādēm un, ja šādi organizēts darbs izrādītos efektīvs, tad to pieņemt par standarta procedūru egles plantāciju apsaimniekošanā (Preshier, 2013).

4.3. tabula. Preparāta Gibb Plus Forest devas un izmaksas (Preshier, 2013)

| Koka diametrs, cm | Preparāta deva, ml | 1 koka apstrādes izmaksas, € |
|-------------------|--------------------|------------------------------|
| 7 -15 | 2 | 0,46 |
| 15 – 20 | 4 | 0,92 |
| 20 – 25 | 6 | 1,38 |
| 25 - 30 | 8 | 1,84 |
| etc, utt. | etc, utt. | etc, utt. |

Zviedrijas kompānijas Skogsplantor AB sēklu un kvalitātes pārvaldnieks Dr. Finvid Preshier uzskata, ka sēklu plantācijas ir izmaksu visefektīvākais ceļš meža produktivitātes palielināšanai nākotnē (Preshier, 2013). Iespējamie riski egles sēklu plantāciju stimulēšanai ar GA_{4/7} - pārāk liela preparāta deva var izraisīt koka bojāeju (Preshier, 2013); savukārt gredzenošana, ievainojot koka mizu, veicina tā nolūšanu, tāpēc tās izmantot plantācijās tomēr neiesaka (Almqvist, 2013).

Lai arī augšanas regulatoru pielietošana ziedēšanas stimulēšanā skujkokiem ir devusi labus rezultātus, tomēr, lai to sekmīgi izmantotu plantāciju sēklu ražas veidošanā un apsaimniekošanā, ļoti svarīgi ir saprast koka iekšējo fizioloģisko procesu, kuri regulē noteikta ziedu dzimuma izpausmi, nozīmi. Visticamāk, skujkoku iekšējo hormonālo un barības vielu līmenis, ir tas, kas nosaka labi pamanāmo ziedu dzimuma zonējumu vainagā un arī atsevišķi tā zaros. Apstrāde ar giberelīniem vai augsniem, vai arī noteikti kopšanas pasākumi ietekmē koka iekšējo hormonu līmeni, kas arī ir primārais, kas nosaka vīrišķo vai sievišķo ziedēšanu. To ietekmē arī apstrādātā zara atrašanās vieta koka vainagā un ziedu aizmetņu attīstības stadija ķīmiskās apstrādes veikšanas laikā, tāpēc rezultāti var būt dažādi. Eksogēno giberelīnu pielietošanas laiks dzimuma aizmetnī var veicināt vai nu vīrišķo, vai sievišķo ziedēšanu, vai arī turpinātu veģetatīvo attīstību.

Meteoroloģisko apstākļu un vides ietekme

Parastās egles spēju ražot sēklas ietekmē divu veģetācijas periodu – pirms ziedēšanas gada un ziedēšanas un sēklu nogatavošanās gada laika apstākļi. Augsta efektīvo temperatūru summa un mitruma deficīts (sauss laiks) ģeneratīvo orgānu (ziedpumpuru) formēšanās laikā (jūlijs, augusts); vēss laiks, maz nokrišņu ziedēšanas periodā un pietiekoša efektīvo temperatūru summa sēklu nobriešanas laikā - no jūnija līdz septembrim. Parasti dabā laika apstākļi ģeneratīvo pumpuru veidošanai ir labvēlīgi 1 reizi 5-7 gados (Preshler, 2013).

Liels skaits pētījumu liecina, ka vairākām mērenās joslas skuju koku sugām sievišķās un vīrišķās ziedēšanas asinhronitāte (ne vienlaicīgums) ir nopietna problēma – *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco; *Picea sitchensis* (Bong.) Carr.; *Pinus radiata* D. Don; *Pinus taeda* un *Pinus nigra* Arnold (Nikkanen, 2001), arī *Picea abies* (L.) Karst – parastai eglei. Lai ziedēšanas stimulēšana izdotos sekmīgi, ir svarīgi prognozēt laiku (datumu), kad augs (koks) sasniegs apstrādei vispiemērotāko attīstības fāzi. Tādu iespēju dod fenoloģisko novērojumu veikšana. Parastai eglei nav īpaši daudz reproduktīvās fenoloģijas pētījumu. Sarvas (1968) Somijā pētījis ziedēšanu un sēklu ražošanu mežaudzēs, Erikson et al. (1973) – ziedēšanu 4 gadus vecā klonu izmēģinājumā un Luomajoki (1993) – egles piemērošanos klimata izmaiņām Somijā, bet ziedēšanas fenoloģijas pētījumu egles sēklu ieguves plantācijās trūkst (Nikkanen, 2001).

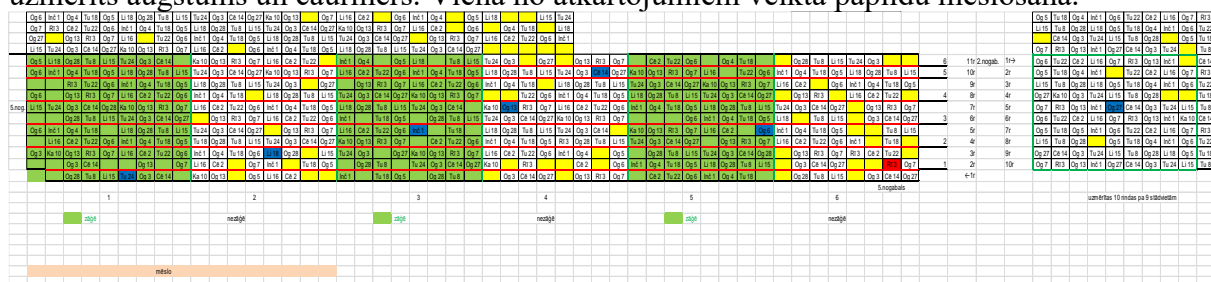
Auga attīstības procesus laika apstākļi var gan veicināt, gan kavēt. Aktīvo temperatūru summas, kāda nepieciešama noteiktai attīstības stadijai, sasniegšanas (iestāšanās) laiks pa gadiem ir atšķirīgs. Egles sēklu plantācijas Heināmāki (Somijā) 12 gadu novērojumu datus analizējis Nikkanen (2001) un secinājis, ka pa gadiem ziedēšanas maksimums svārstās laikā no 15. maija līdz 6. jūnijam un efektīvo temperatūru summa šajā laikā ir no 122-159° C, vidēji 141° C. Līdz ar to pa gadiem variē sievišķās un vīrišķās ziedēšanas sinhronitāte (vienlaicīgums). Ļoti siltos laika apstākļos, kad ziedēšana ir īsa un atšķirības starp dažādiem kloniem ļoti nelielas, tā var būt pilnīgi vienlaicīga. Citu gadu sievišķie strobili spēju uztvert putekšņus sasniedz straujāk nekā sākas putekšņu izlidošana un tad ziedēšana ir ilgāka, atšķirības starp kloniem lielākas. Iespējams, ka atsevišķiem kloniem receptivitāte (putekšņu uztveršanas spēja) beidzās vēl pirms sākās citu klonu putekšņu izlidošana. Tas arī rada plantācijas ražu veidojošo klonu atšķirības pa gadiem (Nikkanen, 2001; Danusevičius, 1987). Novērojumi liecina, ka vīrišķajiem strobiliem ir būtiskākas atšķirības ziedēšanas fenoloģijā nekā sievišķajiem, tātad spēcīgāk vides faktors ietekmē tieši vīrišķo ziedēšanu. Starp klonu ģeogrāfisko izcelsmi un sievišķo un vīrišķo ziedu fenoloģiskajiem novērojumiem netika konstatētas korelatīvas sakarības, bet starp potējumu vainaga lielumu (apjomu) un apputeksnēšanās sākuma laiku korelācija bija statistiski būtiska ($r=0,52$, $p=0,016$), līdz ar to, kloniem ar lielu vainagu ziedēšana sākas vēlāk. Agrāk sākas vainaga augšējās (> 4 m) daļas putekšņu izlidošana, zemākās – vēlāk. Arī vainaga ekspozīcija ietekmē apakšējās vainaga daļas strobilus. Heināmāki sēklu plantācijā konstatēts, ka potējumiem nogāzes dienvidu pusē atšķirības laikā starp putekšņu izlidošanu un to uztveršanas spēju saīsinās. Jo plantācijā lielāks attālums starp potējumiem, jo agrāka putekšņu izlidošana (Nikkanen, 2004). Egles sēklu plantācijās būtiski svarīgi, lai potējumu vainaga apakšējai daļai ir iespēja saņemt vairāk saules radiācijas un labāku ventilāciju. Agrākas putekšņu izlidošanas veicināšanai un putekšņu piesārņojuma samazināšanai var tikt pielietota retināšana, kas arī sekmēs reproduktīvo sinhronizāciju un paaugstinās sēklu plantācijas ģenētisko efektivitāti. Pakkanen et al. (2000) konstatējis, ka plantācijas retinātajā daļā arī putekšņu piesārņojums ir zemāks nekā neretinātajā. Himanen (2017), papildus apputeksnēšanu vai arī gaisa plūsmu radīšanu putekšņu pārnesei no viena koka uz otru uzlabošanai, min kā vienu no iespējamām ražas uzlabošanas metodēm. Tāpat tiek vērtēts atšķirīgu genotipu plaukšanas laiks.

Pieejamais barības vielu daudzums augsnē arī ir koku (potējumu) veselību un līdz ar to sēklu plantāciju ražību ietekmējošs faktors. Regulāra pieejamo barības vielu analīze ļauj ievērot un izmantot optimālu plantācijas mēslošanas režīmu. Pētījumā par dažādu minerālmēsli (N, P, K, NPK un kontrole) pielietošanu egles sēklu plantācijā Pauska Dienvidigaunijā, vērtējot

mēslojuma veida un mēslošanas gada ietekmi uz klonu, paralēli analizēta arī iegūto čiekuru un sēklu kvalitāte. Konstatēta nozīmīga klona ietekme uz sēklu ražu, sēklu masu un dīdžību. Dažādie mēslojumi atšķirīgi ietekmē čiekuru masu un skaitu, sēklu masu un tukšo sēklu īpatsvaru. Amonija nitrāts samazina čiekuru skaitu potējumam, slāpekļis (N) samazina čiekura un sēklu svaru, skaitu un arī tukšo sēklu skaitu. Superfosfāts un pilnmēslojums (complete fertilizer) samazina potējuma čiekuru skaitu, kālija mēslojums savukārt palielina (Kurm, Kiviste, 2004).

Koki dzīves laikā neizbēgami ir pakļauti dažādiem nelabvēlīgiem apstākļiem, vai stresiem un visbiežākā to reakcija uz šiem stresiem ir veidot vairāk ziedu, tātad arī vairāk sēklu. Vides apstākļus, kas provocē šādu stresu rašanos un attiecīgo hormonu producēšanu, var radīt un pielietot apzināti un mērķtiecīgi. Viss pasākumu komplekss - savlaicīga plantācijas kopšana, ja nepieciešams - retināšana, mēslošana un paralēla ziedēšanas stimulēšana ar ķīmiskām (giberelīni, kas skujkokiem izrādījušies visefektīvākie) un arī mehāniskām (galotņu apgriešana, sakņu atgriešana, stumbra gredzenošana) metodēm, kas eglēm plantācijā rada sausuma stresu un pastiprina giberelīnu radīto efektu (Almqvist, 2013), paaugstina sēklu plantācijas ražību. Kombinēta metožu pielietošana uzlabo katras atsevišķās metodes iedarbības efektu.

Ierīkojot parauglaukums, selekcijas iepriekšējo gadu pētījumu ietvaros ziedēšanas stimulēšanas izmēģinājumi ar sakņu atgriešanu 2018. gadā uzsākti egles sēklu plantācijā Stradi. Plantācijas 5. nogabalā eglēm nozāģēti zari vainaga apakšējā daļā, ar traktortehniku 3 blokos (iekrāsoti shēmā 4.1. att. zaļi) katrā otrajā rindstarpā veikta sakņu atzāģēšana, 3 bloki izvēlēti kontrolei. Parauglaukumos, kā arī vienā blokā, kurā nav veikta zaru zāģēšana, visiem kokiem uzņēmēts augstums un caurmērs. Vienā no atkārtojumiem veikta papildu mēslošana.



4.1. att. Plantācijas klonu izvietojuma shēmas fragments ar ierīkotajiem parauglaukumiem

2019. gada pavasarī sēklu plantācijā Stradi novērota ļoti vāja ziedēšana (atsevišķi ziedi 2-3 plantācijas kloniem) – gan ierīkotajos parauglaukumos, gan pārējā plantācijas daļā, tāpēc stimulēšanas efekts nav vērtēts. Čiekuru raža vērtēta 2020. gadā (4.4. tabula). Parauglaukumos, kuros veikta sakņu atgriešana, iegūta turpat divas (1,8) reizes lielāka čiekuru raža kā kontroles parauglaukumos, vērtējot visus – gan veselīgos, gan bojātos čiekurus. Vērtējot tikai veselos čiekurus, raža stimulētajos parauglaukumos ir 2,1 reizi lielāka.

Lai sēklu plantācijā izaudzētā egles sēklu raža būtu iespējami pilnvērtīgāka, svarīgs ir arī ražas novākšanas laiks. Ievācot sēklas, kas vēl nav pilnībā fizioloģiski nobriedušas (ja čiekurus sēklu plantācijā novāc relatīvi agri) un tām ir pārāk augsts mitruma saturs, tiek samazināta sēklu dīgtspēja (Himanen, 2017). Izteiktu saistību starp mitruma saturu čiekuros un dīgtspēju klonu līmenī pētījumi neuzrāda, tomēr abi rādītāji būtiski variē dažādiem egles kloniem. Tas rada jautājumu – vai, lai nodrošinātu augstāku dīgtspēju, dažādu klonu sēklas būtu jāievāc dažādā laikā? Visas sēklas ievācot vienlaicīgi, pastāv risks samazināt reprodūktīvā materiāla ģenētisko daudzveidību, jo kloni ar vēlāk nobriestošām un attiecīgi pēc tam lēnāk dīgstošām sēklām no stādu ražošanas varētu tikt izslēgti. Kokaudzētāvās sēklas tiek šķirotas un iegūtas tīras, vienāda izmēra (svara), dīgstošas sēklas. Liels sēklu daudzums, kas ir par vieglu vai par smagu, šķirotot tiek zaudēts. Rezultātā pilno (dīgtspējīgo) egles sēklu ir tikai 30–60 % (atšķirības ir starp kloniem), tādēļ tiek analizēta arī putekšņu kvalitāte, arī sēklu svars starp kloniem ļoti atšķiras (Himanen, 2018).

4.4. tabula. Ražas novērtējums egles sēklu plantācijas Stradi eksperimenta parauglaukumos

| čiekuri | 1.paraug - laukums , hl | 2.paraug - laukums , hl | 3.paraug - laukums , hl | 4.paraug - laukums , hl | 5.paraug - laukums , hl | 6.paraug - laukums , hl | 7.paraug - laukums , hl | Kopā , hl |
|-------------|-------------------------------|-------------------------------|-------------------------------|-------------------------------|-------------------------------|-------------------------------|-------------------------------|--------------|
| veselie | 2,4 | 0,9 | 4,4 | 2,4 | 6,3 | 2,9 | 2,8 | 22,1 |
| bojātie | 0,5 | 0,3 | 0,8 | 0,7 | 0,4 | 0,6 | 0,4 | 3,7 |
| kopā | 2,9 | 1,2 | 5,2 | 3,1 | 6,7 | 3,5 | 3,2 | 25,8 |

Apzīmējumi:

| | |
|--|---|
| | parauglaukumi, kuros veikta sakņu atgriešana 2018. gadā |
| | parauglaukums citā blokā |
| | kontroles parauglaukumi |

Kaitēkļu un slimību ietekme

Parastās egles sēklu plantāciju ražu svārstību cēlonis ir vājā ziedēšanas intensitāte un ievērojami biotisko faktoru izraisītie bojājumi. Efektīvu vērtīgo egļu sēklu aizsardzības metožu izstrādāšanai, ir nepieciešami visaptveroši pētījumi par bioloģiju, ekoloģiju un čiekurus apdzīvojošo kukaiņu, kā arī sēņu, kas veicina sēklu ražošanas un čiekuru kvalitātes samazināšanos, lomu (Buraczyk et al., 2021). Intensīva sēklu plantāciju apsaimniekošana, tas nozīmē ne tikai plantācijas kopšanas pasākumus, bet arī koku veselības uzturēšanu, pielietojot metodes sēklas iznīcinošo kaitēkļu ierobežošanai, lai nodrošinātu pieprasījumu pēc uzlabota un augstvērtīga egles sēklu materiāla (Almqvist et al., 2010).

Zviedrijā un Somijā liela uzmanība tiek pievērsta kaitēkļiem un patogēniem, kas bojā čiekurus un nereti iznīcina pat 80–90 % no sēklu ražas. Līdzīgi kā Latvijā galvenie draudi eglei ir *Dioryctria abietella* (egļu čiekuru svilnis), *Cydia strobiliella* (egļu sēklu kode), *Eupithecia abietaria* (čiekuru ziedsprīžmetis), *Strobilomyia anthracina*, kā arī inficēšanās ar patogēniem: egļu-ievu rūsu *Thekopsora areolata* un egļu čiekuru rūsu *Chrisomyxa pirolata*. Par egļu čiekuru rūsu un tās ierobežošanas iespējām skatīt šī pārskata 4.1. nodaļu.

Pašlaik nav efektīvu un videi draudzīgu kaitēkļu un patogēnu ierobežošanas iespēju. Skandināvijas valstu kopīgos pētījumos konstatēts, ka bioloģiskā insekticīda Turex WP 50 (*Bacillus thuringiensis* var. aizawai x kurstaki) pielietošana dod pozitīvus rezultātus egļu sviļņa (*Dioryctria abietella*) un čiekuru ziedsprīžmeša (*Eupithecia abietaria*) apkarošanā - bojājumu apjomu izdevies samazināt no 65 % uz 30 %, bet citas sugas – egļu sēklu kodes (*Cydia strobiliella*) kontrolei tas izrādījies neefektīvs, kas varētu būt saistīts ar kāpuru barošanās īpatnībām.

Ziemeļvalstīs aktuāli ir pētījumi, kā efektīvi samazināt kaitēkļu bojājumus egles sēklu plantācijās, izmantojot feromonu slazdus. Tā tiek uzskatīta par videi draudzīgu alternatīvu tradicionālu ķīmisko pesticīdu pielietošanai. Sasniegtie rezultāti rāda, ka, sintētisku feromonu pielietošana: 1) vienlaikus ir arī insektu monitorings; 2) kaitēkļus gan piesaista, gan nogalina vienlaicīgi; 3) spēj izjaukt kukaiņu uzvedību pārošanās laikā (Löfstedt, 2017; Rosenber, 2017).

Kombinētas sistēmisko insekticīdu un ziedēšanas stimulēšanas hormona gibberelīna injekcijas vienlaikus samazina *Dioryctria abietella* (svilnis) un *Eupithecia abietaria* (čiekuru ziedsprīžmetis) bojājumus un palielina čiekuru ražu. Insekticīdu tieša injicēšana koku stumbrā ir daudz dārgāka nekā tradicionālā miglošana, bet izmaksu efektivitāte pieaug, ja vienlaikus izdodas palielināt čiekuru ražu. Injekcijas arī samazina negatīvo ietekmi, ko insekticīdu miglošana nodara apkārtējai videi.

SKOGFORSK praksē pielieto un arī rekomendē iespējamo darbību shēmu egles plantāciju aizsardzībā (Rosenberg, 2013):

- 1) gadā pirms prognozētās ziedēšanas
 - giberelīna un insekticīda injekcijas;
- 2) ziedēšanas gadā
 - miglošana ar Btk (*Bacillus thuringiensis*);
 - insekticīda injekcijas īpaši vērtīgajiem kokiem;
 - kaitēkļu monitorings, lietojot feromonu slazdus;
 - miglošana ar kontaktfektīviem insekticīdiem, ja nepieciešams;
 - tiešā insektu uzraudzība, lietojot feromonu ar mērķi - traucēt, piesaistīt un nogalināt;
- 3) egļu čiekuru rūsa un egļu - ievu rūsa
 - apstrāde ar fungicīdu;
 - sanitārijas ievērošana - visu čiekuru nolasīšana;
 - inokulācija (injicēšana).

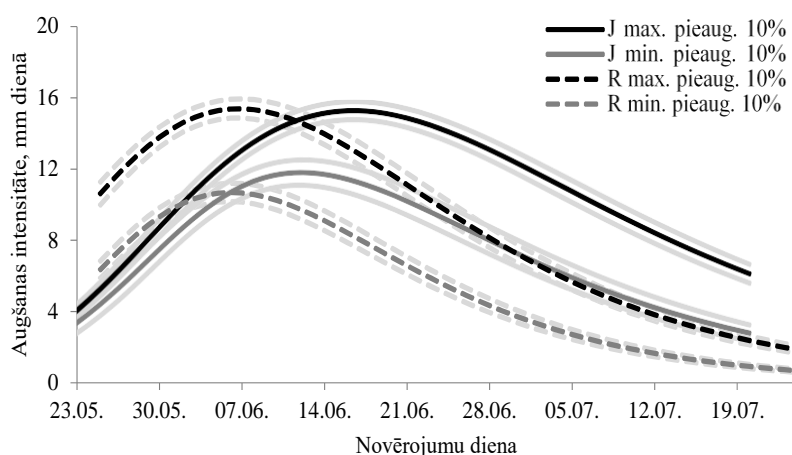
Vadoties no praktiskās pieredzes plantāciju apsaimniekošanā Zviedrija un Vācija rekomendē: pirmo reizi eglēm galotnes griezt 6 gadu vecumā, bet sānu zarus apgriezt ik pēc 5-7 gadiem; sakņu apgriešanu eglei veic vienā pusē, tad nākamajā gadā - otrā pusē stādu rindai; miglošanu kaitēkļu apkarošanai veic 2 līdz 3 reizes maijā un 2 līdz 3 reizes jūnijā.

5. Metožu klimata noturīgu genotipu atlasei selekcijā attīstība

Šī pētījuma etapa ietvaros ievākti dati egles fenoloģijas un stumbra kvalitātes saiknes analīzei (5.1.), kā arī egles sausuma jutības izvērtējums kontrolētos apstākļos (5.2.). Ņemot vērā kopējo darba pajomu, detalizēta analīze paredzēt pētījuma nākamā etapa ietvaros.

Veikta plānotā egles brīvapputes pēcnācēju pārbaužu stādījumu atsevišķu ģimeņu, pa kurām ir iepriekšēja informācija par koku bojājumiem, fenoloģiju un arī iepriekšēji koku augšanu raksturojoši dati. Modificējot sākotnējo plānu, objekti izvēlēti MPS Jelgavas (nevis Auces) MN un Ogres novadā.

Vērtējot ģenētisko faktoru ietekmi uz egles pieauguma veidošanās dinamiku, konstatēts, ka labāk augošās ģimenes augšanas intensitātes kulmināciju sasniedza nedaudz vēlāk nekā lēnāk augošās ģimenes (5.1. att.), turklāt pēc tā sasniegšanas labāk augošās ģimenes arī ilgāk saglabāja lielāku pieauguma intensitāti, savukārt sliktāk augošajām ģimenēm pieauguma intensitāte samazinājās straujāk.



5.1. attēls. Augstuma pieauguma veidošanās dinamika ģimenēm ar lielu (max) un mazu (min) pieaugumu eksperimentālajos stādījumos MPS Jelgavas MN (J) un Ogres novadā (R)

Iegūtie rezultāti tiks analizēti kontekstā ar šo ģimeņu plaukšanas fenoloģiju un augsta dzinumu veidošanās biežumu.

Veikta eksperimenta ierīkošana, radot sausuma stresu kokiem klimata kamerās un nodrošinot fizioloģisko rādītāju uzmērīšanu. Šīs pētījuma sadaļas un citu pētījumu attīstības šajā virzienā pamatojums saistīts ar attālās izpētes metožu attīstību un iespējām to pielietošanā (Roy u.c., 2017). Tradicionāli attālās izpētes metožu pamatā bija datu iegūšana no satelītiem vai lidmašīnām, abos gadījumos tos aprīkojot ar aktīvajiem vai pasīvajiem sensoriem elektromagnētiskā starojuma uztveršanai. Tomēr šo sensoru izmantošana ar satelītiem neļauj operatīvi novērtēt teritorijas reģionālā vai lokālā mērogā. Lai gan šādas teritorijas būtu iespējams apsekot ar lidaparātiem, tomēr ilgtermiņā, kur nepieciešami atkārtoti mērījumi, būtu jārēķinās ar lielām izmaksām. Alternatīva šādu pasākumu veikšanai ir bezpilota lidaparātu izmantošana (Chianucci u.c. 2016). Bezpilota lidaparāti (droni) var tikt aprīkoti ar dažādiem sensoriem elektromagnētiskā starojuma uztveršanai (piemēram, multispektrālie vai hiperspektrālie), tādējādi radot plašākas iespējas dažādos zemes izpētes virzienos, t.sk. ekoloģiskajās pētījumos (Anderson un Gatson, 2013). Visbiežāk ekoloģiskajos pētījumos izmanto dronus, kuri aprīkoti ar multispektrāliem sensoriem; lidojot lēni un zemu ar tiem var iegūt augstas detalizācijas attēlus ar dažām spektra joslām (3-10), no kuriem vēlāk aprēķina veģetācijas indeksus, spektrālos paraugus, tādējādi iegūstot kartes, kas raksturo, piemēram, zemes seguma klasifikāciju, koku sugu izplatību vai koku veselības stāvokli (Lisein u.c., 2015, Michez u.c. 2016, Chen u.c., 2020). Hiperspektrālās kamerās elektromagnētiskais starojums tiek uztvers simts un vairāk šaurās spektra joslās (Manolakis u.c. 2016). Attīstoties datu apstrādes tehnoloģijām (Khan u. c., 2015), hiperspektrālās kameras kļūst daudz pieejamākas, kā arī ir iespējama to izmantošana ar droniem (Zhang u.c. 2019). Tieši hiperspektrālo kameru spektrālās joslas augstā detalizācija ļauj iegūt citādi neidentificējamu informāciju (datus), piemēram, efektīvi identificēt hlorofilu, ūdens saturu un pat nelielas strukturālas izmaiņas (Song un Wang, 2016). Tādējādi hiperspektrālo kameru izmantošana var būt noderīga meža dažādu traucējumu, piemēram – meža kaitēkļu invāzijas, sausuma stress, savlaicīgai konstatēšanai (Nasi u.c., 2015).

Literatūras avoti

1. Adams WT, Campbell RK, Kitzmiller JH (1992). Genetic considerations in reforestation. In: Reforestation practices in southwestern Oregon and northern California (S Hobbs, S Tesch, P Owston eds). Forest Research Laboratory, Oregon State University, Corvallis, OR, USA. Retrieved from <https://ir.library.oregonstate.edu/downloads/12579s64h>
2. Adams WT, Zuo J, Shimizu JY, Tappeiner JC (1998). Impact of alternative regeneration methods on genetic diversity in coastal Douglas-fir. *Forest Science*. 44: 390–396. - doi: 10.1093/forestscience/44.3.390
3. Aguilar JM, Boecklen WJ (1992). Patterns of Herbivory in the *Quercus grisea* × *Quercus gambelii* Species Complex. *Oikos*. 64: 498. - doi: 10.2307/3545167
4. Aitken SN, Whitlock MC (2013). Assisted Gene Flow to Facilitate Local Adaptation to Climate Change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 44: 367–388. - doi: 10.1146/annurev-ecolsys-110512-135747
5. Aitken SN, Yeaman S, Holliday JA, Wang T, Curtis-McLane S (2008a). Adaptation, migration or extirpation: climate change outcomes for tree populations. *Evolutionary Applications*. 1: 95–111. - doi: 10.1111/j.1752-4571.2007.00013.x
6. Aldinger, E., Seemann, D., Konnert, V. (1996). Wurzeluntersuchungen auf Sturmwurfflächen 1990 in Baden-Württemberg. *Mitt. Ver. Forstl. Standortskunde u. Forstpflanzenzüchtung*, 38, 11-24.
7. Al-Hawija BN, Wagner V, Hensen I (2014). Genetic comparison between natural and planted populations of *Pinus brutia* and *Cupressus sempervirens* in Syria. *Turkish Journal of Agriculture and Forestry*. 38: 267–280. - doi: 10.3906/tar-1211-24
8. Alizoti P, Kilimis K (2008). Synchronization and fertility variation among *Pinus nigra* Arn. clones in a clonal seed orchard. In: *Seed orchards: ...* Retrieved from <https://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/20113212222>
9. Almquist C., Rosenberg, O. (2016) Control of cherry spruce rust infection (*Thekopsora areolata*) by use of fungicides. <https://www.skogforsk.se/contentassets>
10. Almquist C, Pulkkinen P (2005). Improved utilization of the internal pollen production in a *Pinus sylvestris* seed orchard by use of a mist blower. In: *Status, monitoring and targets for breeding programs: Proceedings of the Meeting of Nordic Tree Breeders and Forest Geneticists*, Syktyvkar, Komi Republic, Russia, September 13-15, 2005 (Fedorkov, A eds).
11. Almquist, C. (2007) Practical use of GA_{4/7} to stimulate flower production in *Picea abies* seed orchards in Sweden. *Proceedings of the TREEBREDEX conference on Seed Orchards*, Umeå, Sweden, 26-28 September, 2007. pp. 16-24.
12. Almquist, C. (2013) Methods to stimulate flowering and seed production in spruce seed orchards. Presentation in workshop *Improving seed production from forest seed orchards in the Baltic Sea region countries- establishment, flowering stimulation and protection*, April 5, Riga, Latvia.
13. Almquist, C., Wennström, U. and Karlsson, B. (2010). Improved forest regeneration material. (In Swedish with English summary). *Redogörelse nr 3*: 1-59. Skogforsk, Uppsala.
14. Androsiuk P, Shimono A, Westin J, Lindgren D, Fries A, Wang XR (2013). Genetic status of Norway spruce (*Picea abies*) breeding populations for Northern Sweden. *Silvae Genetica*. 62: 127–136. - doi: 10.1515/sg-2013-0017
15. Asiegbu FO, Choi W, Li G, Nahalkova J, Dean RA (2003). Isolation of a novel antimicrobial peptide gene (Sp-AMP) homologue from *Pinus sylvestris* (Scots pine) following infection with the root rot fungus *Heterobasidion annosum*. *FEMS Microbiology Letters*. 228: 27–31. - doi: 10.1016/S0378-1097(03)00697-9
16. Asiegbu FO, Nahalkova J, Li G (2005). Pathogen-inducible cDNAs from the interaction of the root rot fungus *Heterobasidion annosum* with Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). *Plant*

- Science. 168: 365–372. - doi: 10.1016/j.plantsci.2004.08.010
17. Bataillon TM, David JL (1996). Neutral genetic markers and conservation genetics: Simulated germplasm collections. *Genetics*. 144: 409–417. - doi: 10.1007/978-1-4020-9005-9_14
 18. Baumanis I, Veinberga I, Ļubinskis L, Ruņģis D, Jansons Ā (2012). Parastās priedes (*Pinus sylvestris* L.) plantāciju sēkļu kvalitāte un ģenētiskā daudzveidība mainīgos vides apstākļos. *Mežzinātne*. 26: 74–87. Retrieved from http://silava.lv/userfiles/file/ESF_Jansons_A/2012_Mezzinatne_26/MZ26_2_Baumanis.pdf
 19. Baumanis I. (2003) Čiekuru raža. Broks J. (red.) *Meža enciklopēdija, Apgāds “Zelta grauds”*, Rīga. 69. lpp.
 20. Best practice for tree breeding in Europe [www.skogforsk.sehttps://www.skogforsk.se/contentassets/42acda01f83843bf925f690bd0a6ed37/best-practice-hela-low.pdf](http://www.skogforsk.se/https://www.skogforsk.se/contentassets/42acda01f83843bf925f690bd0a6ed37/best-practice-hela-low.pdf).
 21. Bettinger P, Clutter M, Siry J, Kane M, Pait J (2009). Broad implications of southern United States pine clonal forestry on planning and management of forests. *International Forestry Review*. 11: 331–345. - doi: 10.1505/ifor.11.3.331
 22. Bičevskis M. (2003) Sēkļu kaitēkļi. Broks J. (red.) *Meža enciklopēdija, Apgāds “Zelta grauds”*, Rīga. 288.-289. lpp.
 23. Bila AD (2000). Fertility variation and its effects on gene diversity in forest tree populations. Retrieved from <http://www.repositorio.uem.mz/handle/123456789/425>
 24. Bishir J, Roberds J (1995). Analysis of failure time in clonally propagated plant populations. *Mathematical Biosciences*. 125: 109–125. - doi: 10.1016/0025-5564(94)00030-4
 25. Bishir J, Roberds J (1997). Limit theorems and a general framework for risk analysis in clonal forestry. *Mathematical Biosciences*. 142: 1–11. - doi: 10.1016/S0025-5564(96)00184-8
 26. Bishir J, Roberds JH (1999). On numbers of clones needed for managing risk in clonal forestry. *Forest Genetics*. 6: 149–155. Retrieved from <https://www.fs.usda.gov/treearch/pubs/1620>
 27. Bonga JM (2016). Conifer clonal propagation in tree improvement programs. In: *Vegetative Propagation of Forest Trees*. Retrieved from <https://www.researchgate.net/publication/299263644>
 28. Bonnesoeur, V., Fournier, M., Bock, J., Badeau, V., Fortin, M., Colin, F. (2013). Improving statistical windthrow modeling of 2 *Fagus sylvatica* stand structures through mechanical analysis. *Forest ecology and management*, 289, 535-543.
 29. Booy G, Hendriks RJJ, Smulders MJM, Van Groenendael JM, Vosman B (2000). Genetic diversity and the survival of populations. *Plant Biology*. - doi: 10.1055/s-2000-5958
 30. Borovics A, Cseke K, Molnár T (2012). Genetic consequences of utilization artificial populations in forestry. In: *Seed Orchards and Breeding Theory Conference, 21 - 25 May 2012, Antalya, Turkey*. (N Bilir ed). Forestry Faculty of Suleyman Demirel University, Isparta, Turkey. Retrieved from <https://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/20183019954>
 31. Boyden S, Binkley D, Stape JL (2008). Competition among eucalyptus trees depends on genetic variation and resource supply. *Ecology*. 89: 2850–2859. - doi: 10.1890/07-1733.1
 32. Boyle TJB, Cossalter C, Griffin AR (1997). Genetic resources for plantation forestry. In: *Management of soil, nutrients and water in tropical plantation forests*, Vol. 43. Retrieved from <c:%5CUsers%5Cobrendel%5CMyPDFs%5C1997%5CBoyle.1997.pdf>
 33. Bradshaw RHW, Ingvarsson PK, Rosvall O (2019, July 4). The ecological consequences of using clones in forestry. *Scandinavian Journal of Forest Research*. Taylor and Francis AS. - doi: 10.1080/02827581.2018.1557246
 34. Broadhurst LM, Lowe A, Coates DJ, Cunningham SA, McDonald M, Vesk PA, Yates C (2008). Seed supply for broadscale restoration: Maximizing evolutionary potential.

- Evolutionary Applications. 1: 587–597. - doi: 10.1111/j.1752-4571.2008.00045.x
35. Brown A, Marshall DR (1995). A basic sampling strategy: Theory and practice. Collecting Plant Genetic Diversity: Technical Guidelines. Retrieved from <http://croppgenbank.sgrp.cgiar.org/images/file/procedures/collecting1995/Chapter5.pdf>
 36. Brown AHD, Briggs JD (1991). Sampling strategies for genetic. Genetics and Conservation of Rare Plants. 99. Retrieved from https://books.google.com/books?hl=lv&lr=&id=YzOYG0ZP9nMC&oi=fnd&pg=PA99&dq=Brown,+A.H.D.,+Briggs,+J.D.,+1991.+Sampling+strategies+for+genetic+variation+in+ex+situ+collections+of+endangered+plant+species&ots=yeMTZVC2_J&sig=-QfG9v6wrFOJtMFVIXLsMNR6sak
 37. Brown AHD, Hardner CM (2000). Sampling the gene pools of forest trees for in situ conservation. In: Forest conservation genetics: principles and practice. - doi: 10.1079/9780851995045.0185
 38. Bucci G, Vendramin GG, Ellstrand NC (2000). Delineation of genetic zones in the European Norway spruce natural range: Preliminary evidence. Molecular Ecology. 9: 923–934. - doi: 10.1046/j.1365-294X.2000.00946.x
 39. Bullock BP, Nyström K, Rosvall O (2010). Mixed stand establishment with genetically improved and unimproved plant material for Norway spruce: simulations of future yields and impacts on forest management. Ökad Tillgång Och Användning Av Förädlade Plantor. Slutrapport–Uppdrag Om Förbättrat Växtodlingsmaterial, Jo2008/1883. Skogforsk, Uppsala.
 40. Buraczyk, W.; Konecka, A.; Sacharczuk, J.; Ledochowicz, A. (2021). Seed Production and Its Quality on Norway Spruce (*Picea abies* (L.) H. Karst) Seed Orchard Originated from the Białowieża Primeval Forest. Environ. Sci. Proc. 2021, 3, 33. <https://doi.org/10.3390/IECF2020-08165>.
 41. Burdon RD, Aimers-Halliday J (2003). Risk management for clonal forestry with *Pinus radiata* - Analysis and review. 1: Strategic issues and risk spread. New Zealand Journal of Forestry Science. 33: 156–180. Retrieved from https://www.scionresearch.com/_data/assets/pdf_file/0008/59219/02-Burdon.pdf
 42. Burgarella C, Navascués M, Soto Á, Lora Á, Fici S (2007). Narrow genetic base in forest restoration with holm oak (*Quercus ilex* L.) in Sicily. Annals of Forest Science. 64: 757–763. - doi: 10.1051/forest:2007055
 43. Campbell RK, Sorensen FC (1984). Genetic Implications of Nursery Practices. In: Forestry Nursery Manual: Production of Bareroot Seedlings. Springer, Dordrecht. - doi: 10.1007/978-94-009-6110-4_17
 44. Capador, H, Samils, B, Kaitera, J, Olson, Å. 2020. Genetic evidence for sexual reproduction and multiple infections of Norway spruce cones by the rust fungus *Thekopsora areolata*. Ecol Evol. 2020; 10: 7389–7403. <https://doi.org/10.1002/ece3.6466>
 45. Capador, H., Samils, B., Olson, Å. (2018) Development of microsatellite markers for *Thekopsora areolata*, the causal agent of cherry spruce rust. For. Path. 48, 3: 1-10.
 46. Carnus JM, Parrotta J, Brockerhoff E, Arbez M, Jactel H, Kremer A, Lamb D, O'Hara K, Walters B (2006). Planted forests and biodiversity. Journal of Forestry. 104: 65–77. - doi: 10.1093/jof/104.2.65
 47. Chaisurisri K, El-Kassaby YA (1994). Genetic diversity in a seed production population vs. natural populations of Sitka Spruce. Biodiversity and Conservation. 3: 512–523. - doi: 10.1007/BF00115157
 48. Chałupka, W. (1991). Usefulness of hormonal stimulation in the production of genetically improved seeds. Silva Fennica, 25 (4), pp. 235-240.
 49. Charlesworth B (2009). Effective population size and patterns of molecular evolution and variation. Nature Reviews Genetics. 10: 195–205. - doi: 10.1038/nrg2526
 50. Clair JBS, Adams WT (1993). Family composition of Douglas-fir nursery stock as

- influenced by seed characters, mortality, and culling practices. *New Forests*. 7: 319–329. - doi: 10.1007/BF00036752
51. Cleveland MA, Blackburn HD, Enns RM, Garrick DJ (2005). Changes in inbreeding of U.S. Herefords during the twentieth century. *Journal of Animal Science*. 83: 992–1001. - doi: 10.2527/2005.835992x
 52. Cook RE (1985). Growth and Development in Clonal Plant Populations. In: *Population Biology and Evolution of Clonal Organisms*. - doi: 10.2307/j.ctt2250w9n.11
 53. Costa E Silva J, Borralho NMG, Wellendorf H (2000). Genetic parameter estimates for diameter growth, pilodyn penetration and spiral grain in *Picea abies* (L.) Karst. *Silvae Genetica*. 49: 29–36. Retrieved from https://www.ratingsrc.eu/media/institute/fg/PDF/Silvae_Genetica/2000/Vol._49_Heft_1/49_1_29.pdf
 54. Damania AB (2008). History, Achievements, and Current Status of Genetic Resources Conservation. *Agronomy Journal*. 100. - doi: 10.2134/agronj2005.0239cs
 55. Danell Ö (1993a). Tree breeding strategy: are we too concerned conservationists but inefficient breeders. In: *Proc. Nordic Group for Tree Breeding*. Edinburgh, Scotland.
 56. Danell Ö (1993b). Breeding programmes in Sweden. In: *Progeny testing and breeding strategies*.
 57. Danusevičius, J. (1987). Flowering and seed production of clones and their stimulation in seed orchards. *Forest Ecology and Management* 19: 233–240.
 58. de Vries SMG, Alan M, Bozzano M, Buriánek V, Collin E, Cottrell J, Ivankovic M, Kelleher CT, Koskela J, Rotach P (2015). Pan-European strategy for genetic conservation of forest trees and establishment of a core network of dynamic conservation units. *European Forest Genetic Resources Programme (EUFORGEN)*, Bioversity International, Rome, Italy. xii, pp. 3.
 59. Detter A., Richter K., Rust C., Rust S. (2015) Aktuelle Untersuchungen zum Primärversagen von grünem Holz—Current studies on primary failure in green wood. In: *Jahrbuch der Baumpflege*. D. Dujesiefken (ed.). p. 156–167.
 60. Detter A., Rust S. (2013) Aktuelle Untersuchungsergebnisse zu Zugversuchen. In: *Jahrbuch der Baumpflege*. D. Dujesiefken (ed.). p. 87-100.
 61. Detter, A., van Wassenae P. J., Rust S. (2019) Stability Recovery in London Plane Trees Eight Years After Primary Anchorage Failure. *Arboriculture & Urban Forestry*, Vol. 45 (6), p. 279–288.
 62. Dunberg, A. (1980) Stimulation of flowering in *Picea abies* by gibberellins. *Silvae Genetica* 29(2), pp. 51-53.
 63. Dunberg, A., Malmberg, G., Sassa, T., Pharis, R.P. (1983) Metabolism of Tritiated Gibberellins A₄ and A₉ in Norway Spruce, *Picea abies* (L.) Karst. *Plant Physiol.*, 71, pp. 257-262.
 64. Edenius L, Ericsson G (2007). Aspen demographics in relation to spatial context and ungulate browsing: Implications for conservation and forest management. *Biological Conservation*. 135: 293–301. - doi: 10.1016/j.biocon.2006.10.052
 65. Eglītis M. (1938) Augu slimības. Izdevniecība “Zemnieka domas”, Rīga. 455 lpp.
 66. El-Kassaby Y, Ritland K (1986a). Low levels of pollen contamination in a Douglas-fir seed orchard as detected by allozyme markers. *Silvae Genetica*. 35: 224–229.
 67. El-Kassaby YA, Ritland K (1986b). The relation of outcrossing and contamination to reproductive phenology and supplemental mass pollination in a Douglas-fir seed orchard. *Silvae Genetica*. 35: 240–244. Retrieved from https://www.researchgate.net/profile/Yousry_El-Kassaby/publication/235763592_The_relation_of_outcrossing_and_contamination_to_reproductive_phenology_and_supplemental_mass_pollination_in_a_Douglas-fir_seed_orchard/links/0fcfd5134be0f6144a000000.pdf
 68. El-Kassaby YA, Ritland K (1996). Impact of selection and breeding on the genetic

- diversity in Douglas-fir. *Biodiversity and Conservation*. 5: 795–813. - doi: 10.1007/BF00051787
69. El-Kassaby YA, Rudin D, Yazdani R (1989). Levels of outcrossing and contamination in two *Pinus sylvestris* L. seed orchards in northern Sweden. *Scandinavian Journal of Forest Research*. 4: 41–49. - doi: 10.1080/02827588909382544
 70. Eriksson G (1998). Evolutionary forces influencing variation among populations of *Pinus sylvestris*. *Silva Fennica*. 32: 173–184. - doi: 10.14214/sf.694
 71. Eriksson G, Namkoong G, Roberds JH (1993). Dynamic gene conservation for uncertain futures. *Forest Ecology and Management*. 62: 15–37. - doi: 10.1016/0378-1127(93)90039-P
 72. Eriksson J (1999). Norway spruce clonal trial 8702 Bubbarsbo—difference in growth, stratification and blanks between monoclonal and seedling plots. *SkogForsk. Arbetsrapport*. 442: 39.
 73. Eriksson, G., Jonsson, A.. & Lindgren, D. 1973. Flowering in a clone trial of *Picea abies* Karst. *Studia Forestalia Suecica* 110. 45 p.
 74. EUFGIS (2020). European Information System on Forest genetic Resources. Retrieved 7 July 2020, from <http://portal.eufgis.org/search/simple/>
 75. Fady B, Aravanopoulos FA, Alizoti P, Mátyás C, von Wühlisch G, Westergren M, Belletti P, Cvjetkovic B, Ducci F, Huber G, Kelleher CT, Khaldi A, Kharrat MBD, Kraigher H, Kramer K, Mühlethaler U, Peric S, Perry A, Rousi M, Sbay H, Stojnic S, Tijardovic M, Tsvetkov I, Varela MC, Vendramin GG, Zlatanov T (2016). Evolution-based approach needed for the conservation and silviculture of peripheral forest tree populations. *Forest Ecology and Management*. Elsevier B.V. - doi: 10.1016/j.foreco.2016.05.015
 76. Fageria MS, Rajora OP (2014). Effects of silvicultural practices on genetic diversity and population structure of white spruce in Saskatchewan. *Tree Genetics and Genomes*. 10: 287–296. - doi: 10.1007/s11295-013-0682-0
 77. Falconer DS, Mackay TF. (1996). Introduction to quantitative genetics. Longman Group Ltd., London, Fourth, pp. 465.
 78. Fang J., Lechowicz M.J. (2006). Climatic limits for the present distribution of beech (*Fagus L.*) species in the world. *Journal of Biogeography* 33: 1804–1819.
 79. Farwig N, Braun C, Böhning-Gaese K (2008). Human disturbance reduces genetic diversity of an endangered tropical tree, *Prunus africana* (Rosaceae). *Conservation Genetics*. 9: 317–326. - doi: 10.1007/s10592-007-9343-x
 80. Felton A, Lindbladh M, Brunet J, Fritz Ö (2010). Replacing coniferous monocultures with mixed-species production stands: An assessment of the potential benefits for forest biodiversity in northern Europe. *Forest Ecology and Management*. - doi: 10.1016/j.foreco.2010.06.011
 81. Finkeldey R, Genetics HH-TF, 2007 U (2007). Genetic Aspects of Plantation Forestry in the Tropics. In: Springer. - doi: 10.1007/978-3-540-37398-8_13
 82. Finkeldey R, Ziehe M (2004). Genetic implications of silvicultural regimes. In: *Forest Ecology and Management*, Vol. 197. - doi: 10.1016/j.foreco.2004.05.036
 83. Fogal, W H. Jobin, G. Schooley, H O. Coleman, S J. Wolynetz, M S. (1996) Stem incorporation of gibberellins to promote sexual development of white spruce, Norway spruce, and jack pine. *Can. J. For. Res.* 26, pp. 186-195.
 84. Friedman ST, Foster GS (1997). Forest genetics on federal lands in the United States: Public concerns and policy responses. In: *Canadian Journal of Forest Research*. Canadian Science Publishing, Vol. 27. - doi: 10.1139/x96-198
 85. Fritz RS, Price PW (1988). Genetic variation among plants and insect community structure: willows and sawflies. *Ecology*. 69: 845–856. - doi: 10.2307/1941034
 86. Funda T, El-Kassaby YA (2012). Seed orchard genetics. *CAB Reviews: Perspectives in Agriculture, Veterinary Science, Nutrition and Natural Resources*. 7: 21–43. - doi: 10.1079/PAVSNNR20127013

87. Funda T, Lstibůrek M, Klápště J, El-Kassaby YA (2012). Optimization of genetic gain and diversity in seed orchard crops considering variation in seed germination. *Scandinavian Journal of Forest Research*. 27: 787–793. - doi: 10.1080/02827581.2012.686627
88. Gapare WJ, Yanchuk AD, Aitken SN (2008). Optimal sampling strategies for capture of genetic diversity differ between core and peripheral populations of *Picea sitchensis* (Bong.) Carr. *Conservation Genetics*. 9: 411–418. - doi: 10.1007/s10592-007-9353-8
89. Gauli A, Gailing O, Stefenon VM, Finkeldey R (2009). Genetic similarity of natural populations and plantations of *Pinus roxburghii* Sarg. in Nepal. *Annals of Forest Science*. 66: 703–703. - doi: 10.1051/forest/2009053
90. Ghazoul J, Hellier A (2000). Setting critical limits to ecological indicators of sustainable tropical forestry. *International Forestry Review*. 2: 243–253. Retrieved from https://www.jstor.org/stable/42609321?casa_token=46kFWHxyyScAAAAA:3vxY2Wg34PCFgNP02HcE3Gp6JIS02_aTII5PhkLNxJkgQ7_jiuSia-VgA61KjeNI781q8ALHbv6cvL94l_AkhK_znjtwdw-jOrhBYDlwQeCUobTfxig
91. Giesecke T, Brewer S, Finsinger W, Leydet M, Bradshaw RHW (2017). Patterns and dynamics of European vegetation change over the last 15,000 years. *Journal of Biogeography*. 44: 1441–1456. - doi: 10.1111/jbi.12974
92. Goncharenko GG, Silin AE, Padutov VE (1994). Allozyme variation in natural populations of Eurasian pines. 3. Population structure, diversity, differentiation and gene flow in central and isolated populations of *Pinus sylvestris* L. in eastern Europe and Siberia. *Silvae Genetica*. 43: 119–131. Retrieved from <https://pascal-francis.inist.fr/vibad/index.php?action=getRecordDetail&idt=4203710>
93. Govindaraju DR (1988). Relationship between Dispersal Ability and Levels of Gene Flow in Plants. *Oikos*. 52: 31. - doi: 10.2307/3565978
94. Gregorius H-R (1980). The Probability of Losing an Allele When Diploid Genotypes are Sampled. *Biometrics*. 36: 643. - doi: 10.2307/2556116
95. Gregow H., Laaksonen A., Alper M. E. (2017) Increasing large scale windstorm damage in Western, Central and Northern European forests, 1951–2010. *Scientific reports*, Vol. 7, p. 46397.
96. Grime J.P. (2001) *Plant strategies, vegetation processes and ecosystem properties*. Chichester: Wiley. 456 p.
97. Gullberg U, Yazdani R, Rudin D (1982). Genetic differentiation between adjacent populations of *Pinus sylvestris*. *Silva Fennica*. 16: 205–214.
98. Haapanen M., Jansson G., Bräuner Nielsen U., Steffenrem A., Stener L.-G. (2021) The status of tree breeding and its potential for improving biomass production <https://www.skogforsk.se/contentassets/9d9c6eeaf374a2283b2716edd8d552e/the-status-of-tree-breeding-low.pdf>.
99. Habel JC, Schmitt T (2012). The burden of genetic diversity. *Biological Conservation*. 147: 270–274. - doi: 10.1016/j.biocon.2011.11.028
100. Hamelin, R. (2013) Tree rusts. In “Infectious forest diseases”, Torino, Italy. 247-267.
101. Hamrick JL, Godt MJW (1996). Effects of life history traits on genetic diversity in plant species. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. 351: 1291–1298. - doi: 10.1098/rstb.1996.0112
102. Hansen O (2006). Integrating molecular genetic methods in seed source management and breeding activities of Nordmann fir. In: Proceeding of GENECAR meeting ‘Application of DNA based tools for genetic research, molecular breeding, and management and monitoring of genetic resources’, Umeå, Sweden, 23-25 September 2007. Retrieved from <https://www.forskningsdatabasen.dk/en/catalog/2398266714>
103. Hanso M, Drenkhan R (2012). Lophodermium needle cast, insect defoliation and growth responses of young Scots pines in Estonia. *Forest Pathology*. 42: 124–135. - doi: 10.1111/j.1439-0329.2011.00728.x

104. Harju A, Muona O (1989). Background pollination in *pinus sylvestris* seed orchards. *Scandinavian Journal of Forest Research*. 4: 513–520. - doi: 10.1080/02827588909382584
105. Harlan JR (1975). Our vanishing genetic resources. *Science*. 188: 618–621. - doi: 10.1126/science.188.4188.617
106. Hawley GJ, Schaberg PG, DeHayes DH, Brissette JC (2005). Silviculture alters the genetic structure of an eastern hemlock forest in Maine, USA. *Canadian Journal of Forest Research*. 35: 143–150. - doi: 10.1139/x04-148
107. Himanen, K. (2017). Differences in seed maturation time of Norway spruce clones affect germination energy of seed lots. *Proceedings of IUFRO Seed Orchard Conference 2017*, September 4-6, 2017 Bålsta, Sweden, 40-41.
108. Himanen, K. (2018). Producing more Norway spruce seeds - what research can offer? *Abstracts of NordGen Forest Conference New forest for future needs - using advanced regeneration methods and techniques*, 18-19 September 2018, Tuusula, Southern Finland.
109. Hoban S, Schlarbaum S (2014). Optimal sampling of seeds from plant populations for ex-situ conservation of genetic biodiversity, considering realistic population structure. *Biological Conservation*. 177: 90–99. - doi: 10.1016/j.biocon.2014.06.014
110. Hoban S, Strand A (2015). Ex situ seed collections will benefit from considering spatial sampling design and species' reproductive biology. *Biological Conservation*. 187: 182–191. - doi: 10.1016/j.biocon.2015.04.023
111. Hoban S, Volk G, Routson KJ, Walters C, Richards C (2018). Sampling wild species to conserve genetic diversity. In: *North American Crop Wild Relatives: Conservation Strategies*. Springer International Publishing, Vol. 1. - doi: 10.1007/978-3-319-95101-0_8
112. Hodge GR, White TL (1993). Advanced-generation wind-pollinated seed orchard design. *New Forests*. 7: 213–236. - doi: 10.1007/BF00127387
113. Högberg K-A, Varis S (2016). Vegetative propagation of Norway spruce: Experiences and present situation in Sweden and Finland. In: *Vegetative propagation of forest trees* (Y-S Park, JM Bonga, H-K Moon eds). National Institute of Forest Science.
114. Holl KD (2017, February 3). Restoring tropical forests from the bottom up. *Science*. American Association for the Advancement of Science. - doi: 10.1126/science.aam5432
115. Huang B, Lan T (1988). Preliminary study on cultural history of Chinese fir. *J. Nanjing Forestry University*. 2: 54–59.
116. Humphrey JW, Davey S, Peace AJ, Ferris R, Harding K (2002). Lichens and bryophyte communities of planted and semi-natural forests in Britain: The influence of site type, stand structure and deadwood. *Biological Conservation*. 107: 165–180. - doi: 10.1016/S0006-3207(02)00057-5
117. Ingvarsson PK, Dahlberg H (2019). The effects of clonal forestry on genetic diversity in wild and domesticated stands of forest trees. *Scandinavian Journal of Forest Research*. 34: 370–379. - doi: 10.1080/02827581.2018.1469665
118. Ivetić V, Devetaković J, Nonić M, Stanković D, Šijačić-Nikolić M (2016, October 1). Genetic diversity and forest reproductive material - From seed source selection to planting. *IForest*. SISEF - Italian Society of Silviculture and Forest Ecology. - doi: 10.3832/ifor1577-009
119. Iwasaki H, Uchiyama K, Kimura M, Saito Y, Hakamata T, Ide Y (2019). Impact of a tree improvement program on the genetic diversity of sugi (*Cryptomeria japonica* D Don) plantations. *Forest Ecology and Management*. 448: 466–473. - doi: 10.1016/j.foreco.2019.06.023
120. Jalkanen, R., Nikula, A. (1998) Cone rusts on Norway spruce in northern Finland. *Proceedings of the first IUFRO rusts of forest trees*, Saariselkä, Finland.
121. Jansone L. (2019). Eiropas dižskābarža (*Fagus sylvatica* L.) kokaudzū atjaunošanās un augšana Latvijā: Salaspils. *LVMI Silava*. 45 lpp.
122. Jeník J (1994, June). Clonal growth in woody plants: A review. *Folia Geobotanica*.

- Springer Netherlands. - doi: 10.1007/BF02803802
123. Johnson R, Lipow S (2002). Compatibility of breeding for increased wood production and long-term sustainability: The genetic variation of seed orchard seed and associated risks. USDA Forest Service - General Technical Report PNW. 169–182. Retrieved from <https://www.fs.usda.gov/treearch/pubs/4927>
 124. Jones JDG (2011). Why genetically modified crops? In: Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences, Vol. 369. - doi: 10.1098/rsta.2010.0345
 125. Jump AS, Marchant R, Peñuelas J (2009). Environmental change and the option value of genetic diversity. Trends in Plant Science. - doi: 10.1016/j.tplants.2008.10.002
 126. Jurásek A, Leugner J, Martincová J (2009). Effect of initial height of seedlings on the growth of planting material of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) in mountain conditions. Journal of Forest Science. 55: 112–118. - doi: 10.17221/97/2008-jfs
 127. Kaitera, J. (2013) *Thekopsora* and *Chrysomyxa* cone rusts damage Norway spruce cones after a good crop in Finland. Scandinavian Journal of Forest Research 28, 3: 217-222.
 128. Kaitera, J. (2017). Biology of cone pathogens of *Picea* – *Thekopsora* and *Chrysomyxa* cone rusts. Proceedings of IUFRO Seed Orchard Conference 2017, September 4-6, 2017 Bålsta, Sweden, 32.
 129. Kaitera, J., Aarnio, L., Karhu, J., Ylioja, T. (2021b) Temporal sporulation of *Thekopsora areolata* and *Chrysomyxa* ssp. in Finnish Norway spruce seed orchards. For Forest Ecology and Management 499, article id
 130. Kaitera, J., Aarnio, L., Ylioja, T., Karhu, J. (2021c) *Naohidemyces vaccinii* sporulates on wild species of ground flora in Finnish Norway spruce seed orchards but *Thekopsora areolata* does not on other species than *Prunus*. Silva Fennica 55, 5: 1-10.
 131. Kaitera, J., Hiltunen, R., Kauppila, T., Pitkäranta, M., Hantula, J. (2014) Fruiting and sporulation of *Thekopsora* and *Chrysomyxa* cone rusts in *Picea* cones and *Prunus* leaves. For. Path. 44: 387-395.
 132. Kaitera, J., Karhu, J. (2021) Temperature range for germination of *Thekopsora areolata* aeciospores from Finnish Norway spruce seed orchards. Silva Fennica 55, 1: 1-8
 133. Kaitera, J., Kauppila, T., Hantula, J. (2019) Pathogenicity of *Thekopsora areolata* from seed orchards in Finland on *Prunus* spp. and *Picea abies*. For. Pathol. 2019, 49:e12567 (issue 6), 9 p
 134. Kaitera, J., Kauppila, T., Hantula, J. (2021a) Assessment of the potential of Norway – spruce – seed – orchard associated plants to serve as alternative hosts of *Thekopsora areolata*. Silva Fennica 55, 2: 1-8
 135. Kaitera, J., Tillman-Sutela, E. (2015) Fruiting and sporulation of inland spruce cone rust (*Chrysomyxa pirolata* Wint.) on bells wintergreen [*Orthilia secunda* (L.) House] in relation to environmental factors in northern Finland. Balt. For. 21 (1), 38–43.
 136. Kaitera, J., Tillman-Sutela, E., Kauppi, A. (2009) Cone bagging hinders cone and rust development of *Picea abies*. Baltic Forestry 15, 1: 28-32.
 137. Kaitera, J., Tillman-Sutela, E., Kauppi, A. (2009) Seasonal fruiting and sporulation of *Thekopsora* and *Chrysomyxa* cone rusts in Norway spruce cones and alternative hosts in Finlandia. Can.J. For. Res. 39: 1630-1646.
 138. Kallow S, Trivedi C (2017). Collecting genetic variation on a small Island. In: In: Snieszko, Richard A.; Man, Gary; Hipkins, Valerie; Woeste, Keith; Gwaze, David; Kliejunas, John T.; McTeague, Brianna A., tech. cords. 2017. Gene conservation of tree species—banking on the future. Proceedings of a workshop. Gen. Tech. Rep. PNW-GTR-963, Vol. 963.
 139. Kang KS, El-Kassaby YA, Chung MS, Kim CS, Kang YJ, Kang BS (2005). Fertility variation and genetic diversity in a clonal seed orchard of *Cryptomeria japonica*. Silvae Genetica. 54: 104–107. - doi: 10.1515/sg-2005-0016
 140. Kang KS, Harju AM, Lindgren D, Nikkanen T, Almqvist C, Suh GU (2001). Variation in effective number of clones in seed orchards. New Forests. 21: 17–33. - doi:

- 10.1023/A:1010785222169
141. Khoury C, Laliberté B, Guarino L (2010, April). Trends in ex situ conservation of plant genetic resources: A review of global crop and regional conservation strategies. *Genetic Resources and Crop Evolution*. - doi: 10.1007/s10722-010-9534-z
 142. Kohnle, U., Gauckler, S. (2003, September). Vulnerability of forests to storm damage in a forest district of south-western Germany situated in the periphery of the 1999 storm (Lothar). In Proceedings International Conference 'Wind effects on trees'. University of Karlsruhe, Germany.
 143. Kokkonen, M. (2018). Strategic objectives related to forest regeneration in Finland's National Forest Strategy. Abstracts of NordGen Forest Conference New forest for future needs - using advanced regeneration methods and techniques, 18-19 September 2018, Tuusula, Southern Finland.
 144. Kong, L., von Aderkas, P. (2007) Plant growth regulators and cone induction in *Pinaceae*. Centre for Forest Biology, Department of Biology, University of Victoria, 3800 Finnerty Rd., Victoria, BC V8W 3N5 Canada, p.27
 145. Konnert M, Hosius B (2010). Contribution of forest genetics for a sustainable forest management. *Forstarchiv*. 81: 170–174. - doi: 10.2376/0300-4112-81-170
 146. Konnert M, Ruetz W (2003). Influence of nursery practices on the genetic structure of beech (*Fagus sylvatica* L.) seedling populations. *Forest Ecology and Management*. 184: 193–200. - doi: 10.1016/S0378-1127(03)00206-8
 147. Kosinska J, Lewandowski A, Chalupka W (2007). Genetic variability of scots pine maternal populations and their progenies. *Silva Fennica*. 41: 5–12. - doi: 10.14214/sf.304
 148. Koskela J, Buck A, Cros T du (2007). EUFORGEN Climate Change and Forest Genetic Diversity: implications for sustainable forest management in Europe, Paris, France, 15-16 March 2006. EUFORGEN Climate Change and Forest Genetic Diversity: implications for sustainable forest management in Europe, Paris, France, 15-16 March 2006. Bioversity International.
 149. Koski V (1970). A study of pollen dispersal as a mechanism of gene flow in conifers. *Commun. Inst. For. Fenn.* 70: 1–78. Retrieved from <https://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/19700600182>
 150. Koski V (1980). Minimum requirements for seed orchards of Scots pine in Finland. *Silva Fennica*. 14: 136–149.
 151. Koski V (2000). A note on genetic diversity in natural populations and cultivated stands of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). *Investigación Agraria. Sistemas y Recursos Forestales*. 9: 89–96. - doi: 10.5424/677
 152. Krasny ME, Johnson EA (1992). Stand development in aspen clones. *Canadian Journal of Forest Research*. 22: 1424–1429. - doi: 10.1139/x92-190
 153. Kriebel HB (1983). Breeding eastern white pine: A world-wide perspective. *Forest Ecology and Management*. 6: 263–279. - doi: 10.1016/S0378-1127(83)80006-1
 154. Krišāns O. (2020) Parastās egles (*Picea abies* (L.) H. Karst.) vēja noturības izmaiņas sakņu trupes un stumbra mizas bojājumu ietekmē: Salaspils: LVMI Silava. 121 lpp.
 155. Krišāns, O., Puriņa, L., Mesters, D., Kāpostiņš, R., Rieksts-Riekstiņš, J Jansons, Ā. (2016). Intra-annual radial growth of European beech-a case study in north easternmost stand in Europe. *Forestry Studies*, 65(1), 34.
 156. Kuprevich V., Transchel, V. (1957) Cryptogamic plants of the USSR, Vol. IV, Rust Fungi. No. 1, Family *Melampsoraceae*. Moscow, USSR: USSR Academy of Sciences.
 157. Kurkela, T., Jalkanen, R. (1998) Checklist of the rust species recorded on trees in Finland. Proceedings of the first IUFRO rusts of forest trees, Saariselkä, Finland.
 158. Kurm, M., Kiviste, A. 2004. The Effect of Fertilization on Norway Spruce (*picea abies* L.) Cone and Seed Crops in Pauska Seed Orchard. *Baltic Forestry*, 10 (2): 19-30. https://www.balticforestry.mi.lt/bf/PDF_Articles/2004-10%5B1%5D/19_30%20Kurm%20&%20Kiviste.pdf

159. Laapas, M., Lehtonen, I., Venäläinen, A., Peltola, H. M. (2019). The 10-year return levels of maximum wind speeds under frozen and unfrozen soil forest conditions in Finland. *Climate*, 7(5), 62.
160. Larsen AB (1996). Genetic structure of populations of beech (*fagus sylvatica* L.) in Denmark. *Scandinavian Journal of Forest Research*. 11: 220–232. - doi: 10.1080/02827589609382931
161. Ledig FT, Vargas-Hernández JJ, Johnsen KH (1998). The conservation of forest: Case histories from Canada, Mexico, and the United States. *Journal of Forestry*. 96: 32–41. - doi: 10.1093/jof/96.1.32
162. Lelu-Walter MA, Thompson D, Harvengt L, Sanchez L, Toribio M, Pâques LE (2013, August). Somatic embryogenesis in forestry with a focus on Europe: State-of-the-art, benefits, challenges and future direction. *Tree Genetics and Genomes*. - doi: 10.1007/s11295-013-0620-1
163. Libby WJ (1982). What is a safe number of clones per plantation. In: *Resistance to diseases and pests in forest trees*. Pudoc Wageningen.
164. Lindgren D (1993). The Population Biology of Clonal Deployment. In: *Clonal Forestry I*. Springer Berlin Heidelberg. - doi: 10.1007/978-3-642-84175-0_4
165. Lindgren D (2009). A way to utilise the advantages of clonal forestry for Norway spruce. In: *Vegetative propagation of conifers for enhancing landscaping and tree breeding*. Proceedings of the Nordic meeting held in September 10th–11th.
166. Lindgren D, Danusevicius D, Rosvall O (2009). Unequal deployment of clones to seed orchards by considering genetic gain, relatedness and gene diversity. *Forestry*. 82: 17–28. - doi: 10.1093/forestry/cpn033
167. Lindgren D, Matheson A (1986). An algorithm for increasing the genetic quality of seed from seed orchards by using the better clones in higher proportions. *Silvae Genetica*. 35: 173–177. Retrieved from https://www.thuenen.de/media/institute/fg/PDF/Silvae_Genetica/1986/Vol._35_Heft_5-6/35_5-6_173.pdf
168. Lindgren D, Mullin TJ (1998). Relatedness and status number in seed orchard crops. *Canadian Journal of Forest Research*. 28: 276–283. - doi: 10.1139/x97-217
169. Lindgren D, Prescher F (2005). Optimal clone number for seed orchards with tested clones. *Silvae Genetica*. 54: 80–92. - doi: 10.1515/sg-2005-0013
170. Lockwood DR, Richards CM, Volk GM (2007). Probabilistic models for collecting genetic diversity: Comparisons, caveats, and limitations. *Crop Science*. 47: 861–868. - doi: 10.2135/cropsci2006.04.0262
171. Löfstedt, C. (2017) “Three out of the big five”: challenges in pheromone-based control of moths in spruce seed orchards. Proceedings of IUFRO Seed Orchard Conference 2017, September 4-6, 2017 Bålsta, Sweden, 28.
172. Lukkanen, O., Johansson, S. (1980) Flower induction by exogenous plant hormones in Scots pine and Norway spruce grafts. *Silva Fennica*, 14 (1), pp. 95-105.
173. Lundmark T, Bergh J, Hofer P, Lundström A, Nordin A, Poudel BC, Sathre R, Taverna R, Werner F (2014). Potential roles of Swedish forestry in the context of climate change mitigation. *Forests*. 5: 557–578. - doi: 10.3390/f5040557
174. Luomajoki, A. (1993). Climatic adaptation of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karsten) in Finland based on male flowering phenology. *Acta Forestalia Fennica* 242. 28 p.
175. Lynch M, Conery J, Burger R (1995). Mutational Meltdowns in Sexual Populations. *Evolution*. 49: 1067. - doi: 10.2307/2410432
176. Macdonald SE, Thomas BR, Cherniawsky DM, Purdy BG (2001). Managing genetic resources of lodgepole pine in west-central Alberta: Patterns of isozyme variation in natural populations and effects of forest management. *Forest Ecology and Management*. 152: 45–58. - doi: 10.1016/S0378-1127(00)00616-2
177. Matheson AC, Wu HX, Spencer DJ, Raymond CA, Griffin AR (2002). Inbreeding in

- Pinus radiata III. The effect of inbreeding on age-age correlation and early selection efficiency. *Silvae Genetica*. 51: 115–122. Retrieved from https://epubs.scu.edu.au/cpcg_pubs/578/
178. Mátyás C (2007). What do field trials tell about the future use of forest reproductive material? In: *Climate change and forest genetic diversity: Implications for sustainable forest management in Europe*.
 179. Maxted N, Kell SP, Ford-Lloyd B V., Iriondo JM, Turok J, Dulloo E (2007). Crop wild relative conservation and use. *Crop Wild Relative Conservation and Use*. CABI, pp. 1–682. - doi: 10.1079/9781845930998.0000
 180. Mc Parland S, Kearney JF, Rath M, Berry DP (2007a). Inbreeding effects on milk production, calving performance, fertility, and conformation in Irish Holstein-Friesians. *Journal of Dairy Science*. 90: 4411–4419. - doi: 10.3168/jds.2007-0227
 181. Mc Parland S, Kearney JF, Rath M, Berry DP (2007b). Inbreeding trends and pedigree analysis of Irish dairy and beef cattle populations. *Journal of Animal Science*. 85: 322–331. - doi: 10.2527/jas.2006-367
 182. McCouch SR, McNally KL, Wang W, Hamilton RS (2012). Genomics of gene banks: A case study in rice. *American Journal of Botany*. 99: 407–423. - doi: 10.3732/ajb.1100385
 183. McDonald B (2004). Population genetics of plant pathogens. Retrieved from <http://www.sidalc.net/cgi-bin/wxis.exe/?IsisScript=COLPOS.xis&method=post&formato=2&cantidad=1&expression=mfn=037589>
 184. McKeand S, Mullin T, Byram T, White T (2003). Deployment of genetically improved loblolly and slash pines in the south. *Journal of Forestry*. 101: 32–37. - doi: 10.1093/jof/101.3.32
 185. McKinnell FH (2002). Status and Trends in Indicators of Forest Genetic Diversity. *Forest Genetic Resources Working Papers, Vol. Working Pa*. Retrieved from <http://www.fao.org/docrep/005/AC786E/ac786e00.htm#Contents>
 186. Medri C, Ruas PM, Higa AR, Murakami M, De Fátima Ruas C (2003). Effects of forest management on the genetic diversity in a population of *Araucaria angustifolia* (bert.) O. Kuntze. *Silvae Genetica*. 52: 202–205. Retrieved from https://www.ratingsrc.eu/media/institute/fg/PDF/Silvae_Genetica/2003/Vol._52_Heft_5-6/52_5-6_202.pdf
 187. Menozzi P (1995). Genetic variability of *fagus sylvatica* L. in italy: The role of postglacial recolonization stefano leonardi. *Heredity*. 75: 35–44. - doi: 10.1038/hdy.1995.101
 188. Merilä J, Crnokrak P (2001). Comparison of genetic differentiation at marker loci and quantitative traits. *Journal of Evolutionary Biology*. 14: 892–903. - doi: 10.1046/j.1420-9101.2001.00348.x
 189. Merkle S (2014). Somatic embryogenesis, cryostorage and conventional tree breeding: a powerful combination for conservation and restoration of threatened forest trees. In: *IN VITRO CELLULAR & DEVELOPMENTAL BIOLOGY-ANIMAL*. SPRINGER 233 SPRING ST, NEW YORK, NY 10013 USA, Vol. 50.
 190. Messina FJ, Richards JH, McArthur ED (1996). Variable responses of insects to hybrid versus parental sagebrush in common gardens. *Oecologia*. 107: 513–521. - doi: 10.1007/BF00333943
 191. Meža statistiskā inventarizācija (2019) Meža resursu monitoringa rezultāti [tiešsaiste] [skatīts 2021. gada 1. aprīlī]. Pieejams: <http://www.silava.lv/petijumi/nacionlais-meamonitorings.aspx>
 192. Mickovski S. B. (2002) *Anchorage mechanics of different types of root systems*. Manchester: University of Manchester. 149 p.
 193. Miežīte, O. (2017) Meža aizsardzība. 2. daļa. Meža fitopatoloģija. Latvijas Lauksaimniecības universitāte, Meža fakultāte. Jelgava. 172 lpp.
 194. Morand ME, Brachet S, Rossignol P, Dufour J, Frascaria-Lacoste N (2002). A generalized

- heterozygote deficiency assessed with microsatellites in French common ash populations. *Molecular Ecology*. 11: 377–385. - doi: 10.1046/j.1365-294X.2002.01461.x
195. Muona O., Hariu A. (1989). Effective population sizes, genetic variability, and mating system in natural stands and seed orchards of *Pinus sylvestris*. *Silvae Genetica*. 38: 221–228. Retrieved from https://www.thuenen.de/media/institute/fg/PDF/Silvae_Genetica/1989/Vol._38_Heft_5-6/38_5-6_221.pdf
 196. Nabuurs G. J., Lindner M., Verkerk P. J., Gunia K., Deda P., Michalak R., Grassi G. (2013) First signs of carbon sink saturation in European forest biomass. *Nature Climate Change*, Vol. 3 (9), p. 792-796.
 197. Namkoong G (1984). A Control Concept of Gene Conservation. *Silvae Genetica*. 33: 160–163. Retrieved from http://www.sauerlaender-verlag.com/CMS/fileadmin/content/dokument/archiv/silvaegenetica/33_1984/33-4-5-160.pdf
 198. Namkoong G (2001). Forest genetics: pattern and complexity. *Canadian Journal of Forest Research*. 31: 623–632. - doi: 10.1139/x00-166
 199. Namroud MC, Bousquet J, Doerksen T, Beaulieu J (2012). Scanning SNPs from a large set of expressed genes to assess the impact of artificial selection on the undomesticated genetic diversity of white spruce. *Evolutionary Applications*. 5: 641–656. - doi: 10.1111/j.1752-4571.2012.00242.x
 200. Neale DB (2007). Genomics of Adaptation to Biotic and Abiotic Stresses in Conifers. In: Proceeding of GENE CAR meeting ‘Application of DNA based tools for genetic research, molecular breeding, and management and monitoring of genetic resources’.
 201. Nielsen UB, Hansen OK (2012). Genetic worth and diversity across 18 years in a Nordmann fir clonal seed orchard. *Annals of Forest Science*. 69: 69–80. - doi: 10.1007/s13595-011-0159-y
 202. Nikkanen T, Ruotsalainen S (2000). Variation in flowering abundance and its impact on the genetic diversity of the seed crop in a Norway spruce seed orchard. *Silva Fennica*. 34: 205–222. - doi: 10.14214/sf.626
 203. Nikkanen, T. (2001) Reproductive Phenology in a Norway spruce Seed Orchard. *Silva Fennica*, 35 (1), pp. 39-53.
 204. Nikkanen, T., Pakkanen, A., Heinonen, J. (2002) Temporal and spatial variation in airborne pollen and quality of seed crop in a Norway spruce seed orchard. *Forest Genetics* 9(3), pp. 243-255.
 205. Nikkanen, T., Ruotsalainen, S. (2000) Variation in flowering abundance and its impact on the genetic diversity of the seed crop in a Norway spruce seed orchard. *Silva Fennica*, 34(3), pp. 205-222.
 206. Nikkanen, T., Ruotsalainen, S., Haapanen, M. (2004) Relation between flowering of seed orchard clones and field-test performance of their open-pollinated offspring in Norway spruce. In: B. Li, S. McKend (eds.) *Forest Genetics and Tree Breeding in the Age of Genomics - Progress and Future: proceeding of IUFRO Joint Conference of Division 2, November 1-5, 2004, Charleston, South Carolina, USA*, pp. 225-227.
 207. Nilsson J-E, Lindgren D (2005). Using Seed Orchard Seeds With Unknown Fathers. In: Status, monitoring and targets for breeding programs: Proceedings of the Meeting of Nordic Tree Breeders and Forest Geneticists, Syktyvkar, Komi Republic, Russia, September 13-15, 2005 (A Fedorkov ed). Retrieved from <https://www.researchgate.net/publication/237210039>
 208. Öberg L, Kullman L (2011). Ancient subalpine clonal spruces (*Picea abies*): Sources of postglacial vegetation history in the Swedish scandesS. *Arctic*. 64: 183–196. - doi: 10.14430/arctic4098
 209. Ozols, G. (1985) Priedes un egles dendrofāģie kukaiņi Latvijas mežos. Rīga, “Zinātne”. 206 lpp.

210. Pacalaj M, Gömöry D, Longauer R (2011). Modelling the effects of natural and artificial regeneration on genetic structure. 1. Pure spruce stand. *Lesnícky Casopis - Forestry Journal*. 57. - doi: 10.2478/v10114-011-0004-0
211. Pandey M, Gailing O, Leinemann L, Finkeldey R (2004). Molecular markers provide evidence for long-distance planting material transfer during plantation establishment of *Dalbergia sissoo* Roxb. in Nepal. *Annals of Forest Science*. 61: 603–606. - doi: 10.1051/forest:2004056
212. Pâques LE (2013). *Forest tree breeding in Europe*. Springer.
213. Parducci L, Jørgensen T, Tollefsrud MM, Elverland E, Alm T, Fontana SL, Bennett KD, Haile J, Matetovici I, Suyama Y, Edwards ME, Andersen K, Rasmussen M, Boessenkool S, Coissac E, Brochmann C, Taberlet P, Houmark-Nielsen M, Larsen NK, Orlando L, Gilbert MTP, Kjær KH, Alsos IG, Willerslev E (2012). Glacial survival of boreal trees in northern Scandinavia. *Science*. 335: 1083–1086. - doi: 10.1126/science.1216043
214. Park YS, Barrett JD, Bonga JM (1998). Application of somatic embryogenesis in high-value clonal forestry: Deployment, genetic control, and stability of cryopreserved clones. *In Vitro Cellular and Developmental Biology - Plant*. Society for In Vitro Biology. - doi: 10.1007/BF02822713
215. Paule L, Gömöry D, Vysny J (1995). Genetic diversity and differentiation of beech populations in Eastern Europe. In: *Genetic and Silviculture of Beech* (S Madsen ed). Forskningscentret for Skov & Landskab. Retrieved from <http://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=DK9521252>
216. Peltola H., Gardiner B., Nicoll B. (2013) Susceptibility to Wind Damage-Mechanics of wind damage. In: *Living with storm damage to forests*. B. Gardiner (ed.). Joensuu: European Forest Institute, p. 31-38.
217. Peterken GF, Game M (1984). Historical Factors Affecting the Number and Distribution of Vascular Plant Species in the Woodlands of Central Lincolnshire. *The Journal of Ecology*. 72: 155. - doi: 10.2307/2260011
218. Petit RJ, Mousadik AEL, Pons O (1998). Identifying populations for conservation on the basis of genetic markers. *Conservation Biology*. 12: 844–855. - doi: 10.1046/j.1523-1739.1998.96489.x
219. Philippe, G. (2004) Flower Stimulation Helps to Produce More Seeds of Better Genetic Quality at a Lower Cost. In: B. Li, S. McKend (eds.) *Forest Genetics and Tree Breeding in the Age of Genomics - Progress and Future: proceeding of IUFRO Joint Conference of Division 2, November 1-5, 2004, Charleston, South Carolina, USA*, pp. 218-220.
220. Piterāns, A., Vimba, E., Vulfa, L. (1975) *Zemāko augu sistemātika*. Rīga, “Zvaigzne”. 278 lpp.
221. Plue J, De Frenne P, Acharya K, Brunet J, Chabrierie O, Decocq G, Diekmann M, Graae BJ, Heinken T, Hermy M, Kolb A, Lemke I, Liira J, Naaf T, Verheyen K, Wulf M, Cousins SAO (2017). Where does the community start, and where does it end? Including the seed bank to reassess forest herb layer responses to the environment. *Journal of Vegetation Science*. 28: 424–435. - doi: 10.1111/jvs.12493
222. Prasetyo E, Widiyatno, Indrioko S, Na'iem M, Matsui T, Matsuo A, Suyama Y, Tsumura Y (2020). Genetic diversity and the origin of commercial plantation of Indonesian teak on Java Island. *Tree Genetics and Genomes*. 16: 1–14. - doi: 10.1007/s11295-020-1427-5
223. Prescher, F. (2013) Flower stimulation in seed orchards – now a standard procedure in Sweden? Presentation in International Conference of the European Seed kilns, 4-7 June 2013, Bernkastel-Kues, Germany.
224. Priedītis, N. (2014) *Latvijas augi*. Rīga, “Gandrs”, 888 lpp.
225. Proschowsky GF, Rusanen M, Tollefsrud M (2020). Genetic Conservation of Forest Trees in the Nordic Countries. Retrieved from <https://www.diva-portal.org/smash/record.jsf?pid=diva2:1388391>

226. Prospero S, Cleary M (2017). Effects of host variability on the spread of invasive forest diseases. *Forests*. - doi: 10.3390/f8030080
227. Rackham O (1980). Ancient woodland: its history, vegetation and uses in England. *Ancient Woodland: Its History, Vegetation and Uses in England*. - doi: 10.1016/0305-7488(82)90257-2
228. Rajora OP (1999). Genetic biodiversity impacts of silvicultural practices and phenotypic selection in white spruce. *Theoretical and Applied Genetics*. 99: 954–961. - doi: 10.1007/s001220051402
229. Rajora OP, Pluhar SA (2003). Genetic diversity impacts of forest fires, forest harvesting, and alternative reforestation practices in black spruce (*Picea mariana*). *Theoretical and Applied Genetics*. 106: 1203–1212. - doi: 10.1007/s00122-002-1169-9
230. Ratcliffe PR, Peterken GF (1995). The potential for biodiversity in British upland spruce forests. *Forest Ecology and Management*. 79: 153–160. - doi: 10.1016/0378-1127(95)03650-4
231. Reed DH, Frankham R (2003). Correlation between fitness and genetic diversity. *Conservation Biology*. 17: 230–237. - doi: 10.1046/j.1523-1739.2003.01236.x
232. Reich PB, Wright IJ, Cavender-Bares J, Craine JM, Oleksyn J, Westoby M, Walters MB (2003, May). The evolution of plant functional variation: Traits, spectra, and strategies. *International Journal of Plant Sciences*. - doi: 10.1086/374368
233. Reusch TBH, Ehlers A, Hä A, Worm B (2005). Ecosystem recovery after climatic extremes enhanced by genotypic diversity. *National Acad Sciences*. Retrieved from www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.0500008102
234. Rietveld WJ, Van Sambeek JW (1989). Relating black walnut planting stock quality to field performance. In: *Proceedings of the Seventh Central Hardwood Conference., Vol. Gen. Tech.* Retrieved from <http://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=US9004211>
235. Roberds JH, Bishir JW (1997). Risk analyses in clonal forestry. In: *Canadian Journal of Forest Research*. Canadian Science Publishing, Vol. 27. - doi: 10.1139/x96-202
236. Roberds JH, Namkoong G, Skrøppa T (1990). Genetic analysis of risk in clonal populations of forest trees. *Theoretical and Applied Genetics*. 79: 841–848. - doi: 10.1007/BF00224254
237. Robledo-Arnuncio JJ, Alía R, Gil L (2004). Increased selfing and correlated paternity in a small population of a predominantly outcrossing conifer, *Pinus sylvestris*. *Molecular Ecology*. 13: 2567–2577. - doi: 10.1111/j.1365-294X.2004.02251.x
238. Roll – Hansen F. (1965) *Pucciniastrum areolatum* on *Picea engelmannii*: identification by spermogonia. *Meddelelser fra det Norske Skogforsøksvesen*, 20(5)(76):389-97.
239. Ross, S. D., Pharis, R. P. (1987) Control of sex expression in conifers. *Plant Growth Regulation*, 6, pp. 37-60.
240. Rosvall O (2019, July 4). Using Norway spruce clones in Swedish forestry: Swedish forest conditions, tree breeding program and experiences with clones in field trials. *Scandinavian Journal of Forest Research*. Taylor & Francis. - doi: 10.1080/02827581.2018.1562566
241. Rosvall O, Bradshaw RHW, Egertsdotter U, Ingvarsson PK, Mullin TJ, Wu H (2019a, July 4). Using Norway spruce clones in Swedish forestry: implications of clones for management. *Scandinavian Journal of Forest Research*. Taylor & Francis. - doi: 10.1080/02827581.2019.1590631
242. Rosvall O, Bradshaw RHW, Egertsdotter U, Ingvarsson PK, Wu H (2019b). Using Norway spruce clones in Swedish forestry: introduction. *Scandinavian Journal of Forest Research*. Taylor & Francis. - doi: 10.1080/02827581.2018.1562565
243. Rosvall O, Lindgren D, Mullin TJ (1998). Sustainability robustness and efficiency of a multi-generation breeding strategy based on within-family clonal selection. *Silvae Genetica*. 47: 307–321. Retrieved from

- <https://www.researchgate.net/publication/228608799>
244. Rosvall O, Ståhl P, Almqvist C (2011). Review of the Swedish tree breeding programme. Uppsala Science Park ..., pp. 70–75. Retrieved from [https://www.skogforsk.se/PageFiles/57629/appendices 1-6.pdf](https://www.skogforsk.se/PageFiles/57629/appendices%201-6.pdf)
 245. Rosvall, O. (editor). 2011. Review of the Swedish tree breeding program. Skogforsk, Uppsala, Sweden. ISBN: 978-91-977649-6-4.
 246. Rosvall, O., Jansson, G., Andersson, B., Ericsson, T., Karlsson, B., Sonesson, J. And Stener, LG. (2001). Genetiska vinster i nuvarande och framtida fröplantager och klonblandningar. [Genetic gains from present and future seed orchards and clone mixes]. Redgörelse: Stiftelsen Skogsbrukets Froskningsinstitut. SkogForsk, Uppsala, ISSN 1103-4580, 41 pp.
 247. Rudin D, Ekberg I (1982). Genetic structure of open-pollinated progenies from a seed orchard of *Pinus sylvestris*. *Silva Fennica*. 16: 87–93.
 248. Ruņģis D, Luguza S, Baders E, Šķipars V, Jansons A (2019). Comparison of genetic diversity in naturally regenerated Norway spruce stands and seed orchard progeny trials. *Forests*. 10. - doi: 10.3390/f10100926
 249. Ruņģis DE, Lībiete Z, Korica A, Katrevičs J, Jansons Ā, Veinberga I, Jansons J (2019). Genetic diversity and differentiation of even-aged norway spruce stands in Latvia. *Baltic Forestry*. 25: 45–51. Retrieved from <https://www.balticforestry.mi.lt/ojs/index.php/BF/article/view/284>
 250. Ruotsalainen S, Lindgren D (2000). Stratified sublining: A new option for structuring breeding populations. *Canadian Journal of Forest Research*. 30: 596–604. - doi: 10.1139/x99-245
 251. Ruotsalainen, S. (2017). Effect of genetic thinning of Scots pine seed orchards. Proceedings of IUFRO Seed Orchard Conference 2017, September 4-6, 2017 Bålsta, Sweden, 23-24.
 252. Sarvas, R. (1968). Investigations on the flowering and seed crop of *Picea abies*. *Communicationes Instituti Forestalis Fenniae* 67(5). 84 p.
 253. Savolainen O, Lascoux M, Merilä J (2013). Ecological genomics of local adaptation. *Nature Reviews Genetics*. - doi: 10.1038/nrg3522
 254. Schaberg PG, Hawley GJ, DeHayes DH, Nijensohn SE (2003). Silvicultural management and the manipulation of rare alleles. Information Report Laurentian Forestry Centre, Quebec Region, Canadian Forest Service. 128: 67–74. Retrieved from <https://www.fs.usda.gov/treearch/pubs/19114>
 255. Schmidt LH (2000). Guide to handling of tropical and subtropical forest seed: Chapter 1 - Seed processing. In: Danida Forest Seed Centre. Retrieved from www.dfsc.dk
 256. Schneck, V., Schneck, D. (2013). Management of seed orchards in Germany. Abstract book of Improving seed production from forest seed orchards in the Baltic sea region countries — establishment, management, flowering stimulation and protection" in Riga, April 5, 2013. http://www.silava.lv/userfiles/file/2013_04_seklu_plant_konference/2013_04_05_SO_conf_abstract-book_www.pdf.
 257. Schoen DJ, Brown AHD (2001). The Conservation of Wild Plant Species in Seed Banks. Attention to both taxonomic coverage and population biology will improve the role of seed banks as conservation tools. *BioScience*. 51: 960. - doi: 10.1641/0006-3568(2001)051[0960:TCOWPS]2.0.CO;2
 258. Schuck A., Schelhaas M.J. (2013) Storm damage in Europe—an overview. In: *Living with storm damage to forests*. B. Gardiner (ed.). Joensuu: European Forest Institute, p. 15-23.
 259. Schütz, J. P. (2004). Stabilité sylvicole des peuplements forestiers face aux tempêtes. Etat des connaissances. *Rendez-Vous Techniques de l'ONF*, 3, 21-28.
 260. Sebens KP, Thorne BL (1985). Coexistence of Clones, Clonal Diversity, and the Effects of Disturbance. In: *Population Biology and Evolution of Clonal Organisms*. - doi:

- 10.2307/j.ctt2250w9n.13
261. Shutyaev AM, Giertych M (1998). Height growth variation in a comprehensive Eurasian provenance experiment of (*Pinus sylvestris* L.). *Silvae Genetica*. 46: 332–349. Retrieved from https://www.ratingsrc.eu/media/institute/fg/PDF/Silvae_Genetica/1997/Vol._46_Heft_6/46_6_332.pdf
 262. Shutyaev AM, Giertych M (2000). Genetic subdivisions of the range of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) Based on a transcontinental provenance experiment. *Silvae Genetica*. 49: 137–151. Retrieved from https://www.ratingsrc.eu/media/institute/fg/PDF/Silvae_Genetica/2000/Vol._49_Heft_3/49_3_137.pdf
 263. Smith I.M.; Dunez J.; Lelliott R.A.; Phillips D.H.; Archer S.A.(Editors) (1988) European handbook of plant diseases. Oxford, UK: Blackwell Scientific Publications.
 264. Sønstebø JH, Tollefsrud MM, Myking T, Steffenrem A, Nilsen AE, Edvardsen M, Johnskås OR, El-Kassaby YA (2018). Genetic diversity of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) seed orchard crops: Effects of number of parents, seed year, and pollen contamination. *Forest Ecology and Management*. 411: 132–141. - doi: 10.1016/j.foreco.2018.01.009
 265. St.Clair JB, Howe GT (2011). Strategies for conserving forest genetic resources in the face of climate change. *Turkish Journal of Botany*. 35: 403–409. - doi: 10.3906/bot-1012-98
 266. Stoehr M, Webber J, Woods J (2004). Protocol for rating seed orchard seedlots in British Columbia: Quantifying genetic gain and diversity. In: *Forestry*, Vol. 77. - doi: 10.1093/forestry/77.4.297
 267. Stoehr MU, El-Kassaby YA (1997). Levels of genetic diversity at different stages of the domestication cycle of interior spruce in British Columbia. *Theoretical and Applied Genetics*. 94: 83–90. - doi: 10.1007/s001220050385
 268. Storz JF (2002). Contrasting patterns of divergence in quantitative traits and neutral DNA markers: Analysis of clinal variation. *Molecular Ecology*. 11: 2537–2551. - doi: 10.1046/j.1365-294X.2002.01636.x
 269. Sujii PS, Schwarcz KD, Grando C, de Aguiar Silvestre E, Mori GM, Brancalion PHS, Zucchi MI (2017). Recovery of genetic diversity levels of a Neotropical tree in Atlantic Forest restoration plantations. *Biological Conservation*. 211: 110–116. - doi: 10.1016/j.biocon.2017.05.006
 270. Suvanto LI, Latva-Karjanmaa TB (2005). Clone identification and clonal structure of the European aspen (*Populus tremula*). *Molecular Ecology*. 14: 2851–2860. - doi: 10.1111/j.1365-294X.2005.02634.x
 271. Swatdipong A, Vasemägi A, Koskinen MT, Piironen J, Primmer CR (2009). Unanticipated population structure of European grayling in its northern distribution: Implications for conservation prioritization. *Frontiers in Zoology*. 6. - doi: 10.1186/1742-9994-6-6
 272. Tadrict, L., Saudreau, M., Hémon, P., Amandolese, X., Marquier, A., Leclercq, T., de Langre, E. (2018). Foliage motion under wind, from leaf flutter to branch buffeting. *Journal of The Royal Society Interface*, 15(142), 20180010.
 273. Thomas BR, Macdonald SE, Hicks M, Adams DL, Hodgetts RB (1999). Effects of reforestation methods on genetic diversity of lodgepole pine: An assessment using microsatellite and randomly amplified polymorphic DNA markers. *Theoretical and Applied Genetics*. 98: 793–801. - doi: 10.1007/s001220051136
 274. Thomas E, Jalonen R, Loo J, Boshier D, Gallo L, Cavers S, Bordács S, Smith P, Bozzano M (2014). Genetic considerations in ecosystem restoration using native tree species. *Forest Ecology and Management*. 333: 66–75. - doi: 10.1016/j.foreco.2014.07.015
 275. Thompson D (2013). Development of improved Sitka spruce for Ireland. *Irish Forestry*.

- 70: 104–118. Retrieved from <https://journal.societyofirishforesters.ie/index.php/forestry/article/view/10104>
276. Thompson JR, Schultz RC (1995). Root system morphology of *Quercus rubra* L. planting stock and 3-year field performance in Iowa. *New Forests*. 9: 225–236. - doi: 10.1007/BF00035489
 277. Tiffney BH, Niklas KJ (1985). Clonal Growth in Land Plants -A paleobotanical Perspective. In: *Population biology and evolution of clonal organisms*. Retrieved from <http://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=US8732770>
 278. Tigerstedt PMA, Rudin D, Niemela T, Tammissola J (1982). Competition and neighbouring effect in a naturally regenerating population of Scots pine (*Pinus sylvestris*). *Silva Fennica*. 16: 122–129. Retrieved from <https://ci.nii.ac.jp/naid/10011286911/>
 279. Toda R (1974). Vegetative propagation in relation to Japanese forest tree improvement. *New Zealand Journal of Forestry Science*. 4: 410–417. Retrieved from https://www.scionresearch.com/__data/assets/pdf_file/0007/58705/NZJFS421974TOD_A410_417.pdf
 280. Tollefsrud MM, Kissling R, Gugerli F, Johnsen Ø, Skrøppa T, Cheddadi R, Van Der Knaap WO, Latałowa M, Terhürne-Berson R, Litt T, Geburek T, Brochmann C, Sperisen C (2008). Genetic consequences of glacial survival and postglacial colonization in Norway spruce: Combined analysis of mitochondrial DNA and fossil pollen. *Molecular Ecology*. 17: 4134–4150. - doi: 10.1111/j.1365-294X.2008.03893.x
 281. Trethowan RM, Mujeeb-Kazi A (2008). Novel germplasm resources for improving environmental stress tolerance of hexaploid wheat. *Crop Science*. - doi: 10.2135/cropsci2007.08.0477
 282. Trueman SJ (2006). Clonal propagation and storage of subtropical pines in Queensland, Australia. *Southern African Forestry Journal*. 208: 49–52. - doi: 10.2989/10295920609505261
 283. Usbeck, T., Wohlgemuth, T., Pfister, C., Volz, R., Beniston, M., Dobbertin, M. (2010). Wind speed measurements and forest damage in Canton Zurich (Central Europe) from 1891 to winter 2007. *International Journal of Climatology: A Journal of the Royal Meteorological Society*, 30(3), 347-358.
 284. Voelker J, Shepherd M (2020). Benchmarking genetic diversity in a third-generation breeding population of *Melaleuca alternifolia*. *Tree Genetics and Genomes*. 16: 1–12. - doi: 10.1007/s11295-020-1416-8
 285. Wang T, Hagqvist R, Tigerstedt PM (1999). Inbreeding depression in three generations of selfed families of silver birch (*Betula pendula*). *Canadian Journal of Forest Research*. 29: 662–668. - doi: 10.1139/x99-036
 286. Wang XR, Lindgren D, Szmidt AE, Yazdani R (1991). Pollen migration into a seed orchard of *Pinus sylvestris* L. and the methods of its estimation using allozyme markers. *Scandinavian Journal of Forest Research*. 6: 379–385. - doi: 10.1080/02827589109382675
 287. Watkinson AR, Powell JC (1993). Seedling Recruitment and the Maintenance of Clonal Diversity in Plant Populations--A Computer Simulation of *Ranunculus Repens*. *The Journal of Ecology*. 81: 707. - doi: 10.2307/2261668
 288. Weng Y, Park YS, Lindgren D (2012). Unequal clonal deployment improves genetic gains at constant diversity levels for clonal forestry. *Tree Genetics and Genomes*. 8: 77–85. - doi: 10.1007/s11295-011-0422-2
 289. Weng YH, Crowe KA, Parker WH, Lindgren D, Fullarton MS, Tosh KJ (2013). Using portfolio theory to improve yield and reduce risk in black spruce family reforestation. *Silvae Genetica*. 62: 232–238. - doi: 10.1515/sg-2013-0028
 290. Whitham TG, Young WP, Martinsen GD, Gehring CA, Schweitzer JA, Shuster SM, Wimp GM, Fischer DG, Bailey JK, Lindroth RL, Woolbright S, Kuske CR (2003).

- Community and ecosystem genetics: A consequence of the extended phenotype. *Ecology*. - doi: 10.1890/0012-9658(2003)084[0559:CAEGAC]2.0.CO;2
291. Widén B, Cronberg N, Widén M (1994). Genotypic diversity, molecular markers and spatial distribution of genets in clonal plants, a literature survey. *Folia Geobotanica*. 29: 245–263. - doi: 10.1007/BF02803799
 292. Williams CG, Savolainen O (1996). Inbreeding depression in conifers: Implications for breeding strategy. *Forest Science*. 42: 102–117. - doi: 10.1093/forestscience/42.1.102
 293. Wu HX (2019). Benefits and risks of using clones in forestry—a review. *Scandinavian Journal of Forest Research*. Taylor and Francis AS. - doi: 10.1080/02827581.2018.1487579
 294. Wu HX, Matheson AC, Abarquez A (2002). Inbreeding in *Pinus radiata*. IV: The effect of inbreeding on wood density. In: *Annals of Forest Science*, Vol. 59. - doi: 10.1051/forest:2002041
 295. Wu HX, Matheson AC, Spencer D (1998). Inbreeding in *Pinus radiata*. I. The effect of inbreeding on growth, survival and variance. *Theoretical and Applied Genetics*. 97: 1256–1268. - doi: 10.1007/s001220051018
 296. Wu HX, Owen J V., Abarquez A, Matheson AC (2004). Inbreeding in *Pinus radiata* - V. The effects of inbreeding on fecundity. *Silvae Genetica*. 53: 80–87. - doi: 10.1515/sg-2004-0015
 297. Xie CY, Woods J, Stoehr M (1994). Effects of seed orchard inputs on estimating effective population size of seedlots - A computer simulation. *Silvae Genetica*. 43: 145–154. Retrieved from <https://pascal-francis.inist.fr/vibad/index.php?action=getRecordDetail&idt=4203713>
 298. Yanchuk AD (2001). A quantitative framework for breeding and conservation of forest tree genetic resources in British Columbia. In: *Canadian Journal of Forest Research*. National Research Council of Canada, Vol. 31. - doi: 10.1139/x00-133
 299. Yanchuk AD, Bishir J, Russell JH, Polsson KR (2006). Variation in volume production through clonal deployment: Results from a simulation model to minimize risk for both a currently known and unknown future pest. *Silvae Genetica*. 55: 25–37. - doi: 10.1515/sg-2006-0005
 300. Ylioja, T. (2013), Finnish Forest Research Institute – Metla. Insect damage in Norway spruce (*Picea abies* L. (Karst)) seed orchards: introduction to solutions. Abstract book of "Improving seed production from forest seed orchards in the Baltic sea region countries — establishment, management, flowering stimulation and protection" in Riga, April 5, 2013.
 301. Ylioja, T. (2017). Integrated pest management experience and functionality in cone crop protection in finland. *Proceedings of IUFRO Seed Orchard Conference 2017*, September 4-6, 2017 Bålsta, Sweden, 33-34.
 302. Zeps M, Voronova A, Smilga J, Kanberga-Silina K, Lubinskis L, Baders E, Rungis D, Jansons A (2017). Within- and among-stand genetic diversity of common aspen (*Populus tremula* L.) in Latvia. *Baltic Forestry*. 23: 498–506.
 303. Zhang, K., Kaitera, J., Samils, B., Olson, Å. (2021) Temporal and spatial dispersal of *Thekopsora areolata* basidiospores, aeciospores, and urediniospores. *Plant Pathology* DOI:10.1111/ppa.13510. <https://www.cabi.org/isc/datasheets>.
 304. Сазанова Н.А., Мочалова О.А., Благовещенская Е.Ю. (2017) Находка фитопатогенного гриба *Pucciniastrum areolatum* (Fr.) G. H. Oth в заповеднике «Магаданский» (север Дальнего Востока) // *Вестник ДВО РАН*. 2017. №2 (192). URL: <https://cyberleninka.ru/article/n/nahodka-fitopatogennogo-griba-pucciniastrum-areolatum-fr-g-h-otth-v-zapovednike-magadanskiy-sever-dalnego-vostoka> (дата обращения: 23.12.2021).