

E. PIHELGAS

GENEETIKA JA SELEKTSIOON METSAMAJANDUSES



A - 30776

E. PIHELGAS

GENEETIKA JA SELEKTSIOON METSAMAJANDUSES

EESTI NSV PÖLLUMAJANDUSE MINISTEERIUMI POOLT LUBATUD KASUTADA ÕPIKUNA
EESTI PÖLLUMAJANDUSE AKADEEMIAS



KIRJASTUS «VALGUS» o TALLINN 1970

Kaane kujundanud E. Tali.

Õpiku esimestes peatükkides käsitletakse metsapuude geneetilisi probleeme. Antakse ülevaade geneetika ja selektsiooni ajaloost ning pärilikkuse ja muutlikkuse probleemidest. Käsitletakse mutageenide (eriti ioniseerivate kiirte) kasutamist metsapuudel. Populatsioonigeneetika ja muutlikkuse esitamisel käsitletakse matemaatilisi meetodeid ja näidatakse nende kasutamise võimalusi metsamajanduses.

Põhiline osa õpikust on pühendatud selektsioonimeetodite kasutamisele metsamajanduses. Käsitletakse massilist ja individuaalset valikut, seemnepuistute moodustamist ja vegetatiivsete ning generatiivsete seemneistanduste rajamist. Peatutakse puulike hübriidiseerimisel ja selektsioonialaste katsete organiseerimisel. Lõpuks antakse ülevaade tähtsamate puittaimede selektsioonist.

TARTU ÜLISKOOL
RAAMATUKOJU

SISUKORD

	Lk.
Eessõna	6
Sissejuhatus	
1. Mõisted «geneetika» ja «seleksioon»	7
2. Seleksiooni tähtsus ja ülesanded metsamajanduses	8
I. Geneetika ja seleksiooni ajalooline areng	
1. Evolutsiooniõpetuse ja seleksiooni algmete tekkimine	11
2. Darwinismi ja teadusliku seleksiooni kujunemine	14
3. Eksperimentaalse geneetika ja seleksiooni areng	16
4. Geneetika ja seleksiooni arenemine tänapäeval	18
5. Metsandusliku seleksiooni ajalooline areng	19
II. Pärilikkus	
1. Pärilikkuse olemus, genotüüp ja fenotüüp	24
2. Pärilikkuse materiaalsed alused	25
3. Mendeli seadused	29
4. Geen ja tunnus	34
5. Pärilikkuse kromosoomiteooria	38
6. Kromosoomid puittaimedel	43
7. Tuumaväline pärilikkus	47
III. Muutlikkus	
1. Muutlikkuse olemus ja põhjused	50
2. Muutlikkuse vormid	51
3. Mutatsioonide liigitus	52
4. Genoommutatsioonid	53
5. Kromosoom- ja geenmutatsioonid	57
6. Indutseeritud mutatsioonid	60
7. Rekombinatsioonid	63
IV. Populatsioonigeneetika	
1. Populatsiooni mõiste	64
2. Pärilike muutuste tähtsus populatsioonis	66
3. Populatsiooni muutlikkuse analüüs	70
4. Pärilik muutlikkus ja päritavus	72
5. Valiku mõiste ja kohastumine	75
6. Valiku vormid	77
7. Valiku matemaatiline analüüs	78
8. Orelusvõitlus	83
9. Isolatsioon ja migratsioon	84
10. Geenide sageduse juhuslik muutus	87

V. Valiku alused metsamajanduses

1. Liigisisene polümorfism	89
2. Geograafilised rassid	91
3. Ökotüübid	94
4. Morfoloogiliste tunnuste muutlikkus	98
5. Füsioloogiliste omaduste muutlikkus	102
6. Erinevused resistentsuses	106

VI. Valiku rakendamine metsamajanduses

1. Valiku meetod ja vormid	108
2. Puistute selektsiooniline hindamine	111
3. Istutusmaterjali ja viljade sorteerimine	114
4. Plusspuude valik	116
5. Plusspuude genotüübi hindamine	121
6. Plusspuude järglaste selektsioon	127

VII. Seleksioon seemnete varumisel

1. Seemnete selektsiooniline hindamine	129
2. Seemnete varumine lankidelt ja ajutised seemnepuistud	130
3. Alatsid seemnepuistud	132
4. Valikeseemnepuistud	134
5. Generatiivsed seemneistandikud	134

VIII. Vegetatiivsed seemneistandikud

1. Vegetatiivsete seemneistandike ülesanded	137
2. Lehtpuude pookimine	140
3. Okaspuude pookimine	148
4. Okaspuude paljundamine pistokstega	164
5. Vegetatiivsete seemneistandike rajamine ja hooldamine	169
6. Vegetatiivsete seemneistandike dokumentatsioon	178

IX. Hübridiseerimise alused metsamajanduses

1. Ristamise tähtsus, kasutamise võimalused ja ülesanded	180
2. Kombineerimisristamine	182
3. Heteroos	185
4. Kaughübridiseerimine metsamajanduses	188

X. Puuliikide hübridiseerimise tehnika

1. Ettevalmistustööd	193
2. Oietolmu kogumine ja säilitamine	195
3. Ristamine kasvavatel puudel	199
4. Ristamine lõigatud okstel	205
5. Hübrideemneistandikud	206

XI. Katsetööde organiseerimine

1. Katsetööde ülesanded ja võimalused	208
2. Osatükkide pindala planeerimine võrdluskatsetel	210
3. Osatükkide paigutamise skeemid	213
4. Katsekultuuride rajamine	217
5. Katsete mõõtmine ja arvestamine	218

XII. Okaspuude selektsioon

1. Mänd	223
2. Kuusk	232
3. Lehis	239

XIII. Lehtpuude selektsioon

1. Kask	241
2. Tamm	246
3. Pappel	248
4. Sarapuu	254
5. Paju	257

Lisa

1. Valikseemnepuistu pass	258
2. Pookimisžurnaal	260
3. Seemneistandiku pass	262
4. Ristamistöõde žurnaal	267

Kirjandust	268
----------------------	-----

Register	277
--------------------	-----

EESSÖNA

Selektsioonile pühendatakse metsamajanduses järjest suuremat tähelepanu. Selektiiooni rakendamiseega on võimalik suhteliselt väikeste kulutustega tõsta meie metsade tootlikkust ja kvaliteeti. Metsamajandites valitakse välja parimad puistud seemnete varumiseks, on intensiivistunud plusspuude valimine vegetatiivsete seemneistandike rajamiseks ja aretustööks. Paljudes metsamajandites rajatakse okaspuude vegetatiivseid ja generatiivseid seemneistandikke ning katsetatakse puuliikide teisendite ja vormidega. Kirjandust metsamajanduslikust selektsioonist on meil väga vähe ilmunud: ainult mõned brošüürid ja artiklid teatud eriküsimuste kohta.

Käesoleva raamatu koostamisel on arvestatud eelkõige Metsandusteaduskonna üliõpilaste vajadusi. Selektiiooni meetodeid ja praktilisi küsimusi on püütud esitada selliselt, et õpikut saaksid käsiraamatuna kasutada ka selektsioonialaste probleemidega tegelevad metsamajanduse töötajad. Selektiiooni meetoditest käsitletakse levinumaid ja seni paremaid tulemusi andnuid. Puuliikidest peatutakse ainult neil enamlevinud ja suuremat tähtsust omavatel liikidel, mille kohta on rohkem tähelepanekuid ja selektsioonialast katsematerjali kogutud.

Töö kirjutamisel ja vormistamisel on mitmed kolleegid autorile suurt abi osutanud, avaldan neilè sügavat tänu. Tänan ka bioloogiadoktor T. Freyd, TRÜ geneetika ja darvinismi kateedri dots. H. Kallakut, bioloogiakandidaat I. Etverki ja dots. E. Laasi väga kasulike märkuste eest, mida töö viimistlemisel on arvestatud.

Et õpik pole kaugeltki vaba puudustest, olen tänulik kõikide märkuste ja soovitude eest, mis palun saata aadressil: Tartu, Eesti Põllumajanduse Akadeemia.

Tartu, 1. märtsil 1969. a.

Autor

SISSEJUHATUS

1. MÕISTED «GENEETIKA» JA «SELEKTSIOON»

Organismide pärilikkust ja selle muutlikkust uurivat teadust nimetatakse geneetikaks. Nimetus tuleneb kreekakeelsest sõnast «genētikos», mis tähendab sünnisse või tekkesse puutuvat. Pärilikkuseks nimetame omadust, mis põhjustab vanemate ja nende poolt reprodutseeritud järglaste bioloogilist sarnasust. Pärilikkus on iseloomulik kõikidele elusorganismidele — viirustele, bakteritele, kõrgematele taimedele ja loomadele.

Et uurida pärilikkust, tuleb alustada organismide ja nende järglaste vaheliste erinevuste uurimisega. Geneetika meetod ei põhine vanemate ja järglaste sarnasuse, vaid nende erinevuse analüüsimisel. Ehkki järglased üldiselt on vanemate sarnased, on nad teatud tunnuste ja omaduste poolest samal ajal ka erinevad. Erinevused võivad olla väikesed, vaevalt märgatavad, kuid ka ilmsed. Erinevus on muutlikkuse tagajärg. Erinevused võivad esineda kas välises kujus: lehtede värvus, kuju, võra kuju puudel jne. või siis avalduda füsioloogilistes omadustes: suhtumine niiskusesse, valgusesse, temperatuuri jne. Pärilikkuse uurimise meetodiks on olnud peamiselt mittesarnaste vanemate ristamine ning järglastel ilmnevate vanemate tunnuste uurimine ja analüüsimine.

Geneetika ülesandeks on pärilikkuse ja pärilike muutuste tundmaõppimine. Pärilikkuse olemuse tundmine on suure teoreetilise ja praktilise tähtsusega. Pärilikkuse igakülgne tundmine võimaldab meil seda soovikohaselt suunata ja muuta. Viimati nimetatut ongi geneetika kui teaduse keskseim probleem. Seega on geneetika teoreetiliseks aluseks selektsioonile.

Selektsioon on teadus, mis tegeleb olemasolevate taimesortide ja loomatõugude parandamisega ja uute aretamisega. Selektiioon tuleneb ladinakeelsest sõnast «*seligere*», mis tähendab valimist (valik — *selectio*). Mõiste «selektsioon» on käibel tänu Ch. Darwinile (1809—1882), kes kasutas seda kunstliku valiku tähenduses. Tänapäeval on Nõukogude Liidus selektsioonil palju laiem tähendus. Selektiioon haarab endasse kogu abi-

nõude kompleksi, mida me rakendame, et aretada sorte ning tõuge ja muuta neid meile soovitavas suunas. Seega võime mõistete «seleksioon» ja «aretus» vahele asetada võrdsusmärgi (sks. — *Züchtung*, ingl. — *breeding*).

Mitmetes maades nimetatakse seleksiooni ka geneetikaks. Geneetika on sel juhul määratletud kui teadus pärilikkusest, muutlikkusest ja seleksioonist. Paljude autorite järgi kujutab seleksioon geneetiliste teadmiste rakendamist praktikas (C. S. Larsen, 1956; B. Lindquist, 1956).

Erinevalt teistest teadustest, nagu näiteks füsioloogia, dendroloogia, keemia jt., on seleksioon kui teaduslik distsipliin väga komplitseeritud: ta laenab üldistelt distsipliinidelt meetodid ja seadused ning detailiseerib neid vastavalt oma ülesannetele. Pärilikkuse juhtimisel opereerib ta täielikult geneetikast, tsütoloogiast ja embrüoloogiast pärinevate andmetega. Seleksiooni õpetuses toetub ta teadmistele õitsemise bioloogiast, füsioloogiast, keemiast, fütopatoloogiast, dendroloogiast, entomoloogiast. Põhiliste distsipliinide baasil töötab seleksioon välja oma meetodid ja teeb kindlaks seadused, millele allub vormide moodustumise protsess, mis viib sortide kujunemisele. Metsamajanduses on seleksioon aluseks metsa kultiveerimisel, metsa kasvatamisel, metsa ekspluateerimisel, haljastamisel ja metsamelioratsioonil.

2. SELEKTSIOONI TÄHTSUS JA ÜLESANDED METSAMAJANDUSES

Seleksioonil on suur tähtsus puistute toogi ja kvaliteedi tõstmisel. Põllumajandusega võrreldes on metsandusliku seleksiooni saavutused veel suhteliselt väikesed. Metsandusliku seleksiooni arengu pidurdajaks on puittaimede suhteliselt pikk kasvuperiood. Põllumajanduses näeb seleksioneer sageli oma töö vilja juba mõne aasta möödudes, metsapuud hakkavad vilja kandma aastakümnete pärast ja lõplikke tulemusi võib näha enamasti alles saja aasta või veelgi pikema aja möödudes. Pikk kasvuperiood kohustab metsakasvatajaid eriti rangele seleksiooninõuete täitmisele, sest tehtud vead, näit. seemnete valikul, ilmnevad alles aastate möödudes ning nende parandamine on raske ja kulukas. Näiteks kasutati möödunud sajandi lõpul ja käesoleva algul männikultuuride rajamisel rohkesti Saksamaalt sissetoodud seemet. Seemnete varumine kohapeal oli tülikas, lihtsam oli neid osta seemneäridest. Esialgu kasvas enamik kultuure hästi ja asi näis korras olevat. Hiljem aga selgus, et Saksamaalt pärinevast seemnest rajatud puistud olid tugevalt okslikud, puud laasusid halvasti, jäid kasvult kohalikest kultuuridest maha, tüved muutusid kõveraks ja haruliseks. Puistud kannatasid ka tugevalt mitmesuguste haiguste ja kahjustuste läbi ning nad tuli likvideerida ja asendada. Seetõttu sai meie metsamajandus suurt

kahju — suured maa-alad seisid aastakümneid tootmisest praktiliselt kõrval. Otsestele kahjudele tuleb lisada veel puistute likvideerimise kulud ja kahekordne kulu kultiveerimisele. Suur on ka veel tekitatud kaudne kahju: oma õietolmuga halvendasid nimetatud puistud, neid nimetatakse metsameeste seas darmstatti männikuteks, kohalikest puistutest saadavate seemnete kvaliteeti. Katsetega, mis rajati juba möödunud sajandil mitmetes maades, tehti kindlaks nn. geograafiliste rasside ehk kliimaatiliste ökotüüpide esinemine puuliikidel, mida metsaseemne varumisel tuleb arvestada. Üldreeglina moodustab lõunapoolne rass põhja poole viiduna halvatüvelisi ja okslikke puistuid, põhjapoolne rass moodustab lõuna pool küll head tüved ja on peeneoksaline, kuid kasvu kiiruselt jääb kohalikest rassidest maha.

Kõige suurem tähtsus on selektsioonil metsaseemne varumisel ja uue metsapõlve rajamisel. Seemnematerjali õigest valikust oleneb metsakultuuride kordaminek, nende kvaliteet ja produktiivsus. Meil seni kehtinud seisukoht, et metsaseemne kvaliteeti määratakse ainult idanemise protsendi ja puhtuse järgi, ei rahulda enam nõudeid, mis me esitame kvaliteetsele seemnele. Valikunõuete ignoreerimine seemnevarumisel on viinud selleni, et kultuurpuistud on sageli väga halva kvaliteediga ja jäävad ka kasvus looduslikest puistutest maha. Selle tõttu on mõned metsateadlased kultuuride rajamise vastu üldse. Olukorra parandamiseks tuleb koguda seemneid ainult paremate omadustega puistutest ja puudelt. Raskusi tekitab asjaolu, et sageli me ei tea, millised puistud kõlbavad seemnevarumiseks, sest halb genotüüp võib sobivates tingimustes anda rahuldava fenotüübi. Et saavutada tulemusi, tuleb seemneid varuda sealt, kus domineerivad geneetiliselt kõlblikud puistud. Sellele peab eelnema vastavate puistute ja puude kaardistamine ning nende uurimine.

Selektsioon on suure tähtsusega mitte ainult uue metsapõlve rajamisel, vaid ka olemasolevate puistute geneetilise koosseisu parandamisel. Puistute kasvatamisel on suure selektsioonilise tähtsusega hooldusraied. Tundes puistute geneetilist koosseisu ja puude geneetilist väärtust, on meil võimalik raietega puistute geneetilist väärtust tõsta. Selektiooni põhimõtteid tuleb rakendada ka lõppraietel. Vastavalt puistu geneetilisele struktuurile tuleb valida pearaie viis. Metsakasvatuse organiseerimisel on vaja lähtuda nõuetest, et säiliks geneetiliselt väärtuslikud genotüübid, millega tõstame tulevikupuistute väärtust ja tooki.

Selektiooni peamised ülesanded metsamajanduses on lühidalt järgmised: 1) puistute kasvukiiruse ja tootlikkuse tõstmine; 2) puistutest saadava puitmaterjali kvaliteedi tõstmine; 3) puistute vastupidavuse suurendamine haiguste ja kahjurite vastu; 4) puistute vastupanu tõstmine külma, põua ja teiste ebasoodsate tingimuste suhtes; 5) puude dekoratiivsuse, suitsukindluse jt. haljastamisel tähtsate omaduste parandamine.

Selektsiooni meetod oleneb ülesandest ja kohalikest tingimustest. Tänapäeval on metsanduslikus selektsioonis tähtsamad meetodid valik (massiline ja individuaalne) ning hübriidiseerimine (liigisisene ja kaughübriidiseerimine). Viimasel ajal hakkab neile lisanduma veel kolmas meetod — mutageensete tegurite kasutamine.

Kõige enam kasutatav on valik. Peame arvestama, et valikut saame edukalt rakendada nende puuliikide aretamisel, mille geneetiline mitmekesisus on säilinud. Mida mitmekesisem on baas valikuks, seda paremad on tulemused. Valiku kui meetodi positiivseks küljeks on töö suhteline lihtsus ja väike tööjõukulu, puuduseks aga pikk aretusperiood. Tuleb rõhutada, et valikuga ei saavutata midagi uut, vaid valitakse välja juba eksisteerivast geneetilisest mitmekesisusest meile vastuvõetavad vormid ja tüübid.

Hübriidiseerimisega on võimalik saada täiesti uusi väärtusi heteroossete (kiire kasvuga) hübriidide ja uuskombinatsioonide näol. Tulemusi saame suhteliselt lühikese ajaga. Hübriidiseerimine on põhiline meetod puuliikide puhul, millel kas ulatuslike raiete tõttu või mõnel muul põhjusel puuduvad väärtuslikud vormid, mida tasuks aretada. Hübriidiseerimise puuduseks on keerukas ja suurt kulutust nõudev töö ja ka asjaolu, et enamasti ei oska me töö tulemusi ette näha.

Hübriidiseerimist rakendatakse põhiliselt mitmete kiiresti kasvavate võõrpuuliikide selektsioonis. Näiteks on tänapäeval rohkesti levinud mitmed papli kiirekasvulised hübriidsordid, mida paljundatakse põhiliselt vegetatiivselt. Hübriidsorte on otstarbekas aretada liikidel, mille hübriidiseerimisel saame palju seemneid ja mida saab paljundada vegetatiivselt (paplid, pajud), sest heteroos avaldub ainult hübriidtaimede esimeses põlvkonnas.

Okaspuudest rakendatakse hübriidiseerimist lehistel. Tuntuks on saanud eriti euroopa ja jaapani lehise hübriidid.

Mutageenseid tegureid on kasutatud seni vaid katseliselt ja tulemused on olnud tagasihoidlikud. Võib arvata, et tulevikus, eriti polüploidsete kiirekasvuliste vormide aretamisel, omandab nimetatud meetod järjest suurema tähtsuse.

I. GENEETIKA JA SELEKTSIOONI AJALOOLINE ARENG

1. EVOLUTSIOONIÕPETUSE JA SELEKTSIOONI ALGMETE TEKKIMINE

Nagu märgib N. Vavilov (Вавилов, 1935), on selektsioon oma olemuselt inimese vahelesegamine loomade ja taimede vormide kujunemisse ehk, teiste sõnadega, selektsioon kujutab endast inimese tahte poolt suunatud evolutsiooni.

Selektsioon kui inimese praktiline tegevus sai alguse juba inimkonna kauges minevikus. Kunstlik valik võeti kasutusele siis, kui inimene läks üle põllundusele. Alustades taimede kultiveerimist, valis inimene seemneid parematelt taimedelt eesmärgiga saada nendetaolisi järglasi, sest järglaste sarnasust vanematega pandi juba ammu tähele. Selektiooni kui teaduse areng on tihedalt seotud loodusteaduste, eriti evolutsiooniõpetuse arenguga. Evolutsiooniõpetuse elemendid olid olemas juba antiikaja mõtlejate teostes. Huvitav on Mileetose koolkonna rajaja Thalese (umbes 625—545 e.m.a.) õpilase Anaximandrose (umbes 610—546 e.m.a.) käsitus elusoleste tekkimisest. Tema arvamise järgi tekivad nii taimed kui ka loomad päikesekiirte poolt soojendatud mullast. Samal seisukohal oli ka Demokritos (460—370 e.m.a.), kes püüdis materialistlikult seletada organismide kohastumist elutingimustega. Demokritose seisukohtades võib näha ka juba valikuideed, muidugi väga algsel kujul. Pärilikkuse nähtusi käsitleb oma töödes Kreeka kuulsaim arst Hippokrates (460—377 e.m.a.), kes märgib, et kehavigastustega inimestel võivad olla normaalsed järglased, kui nende seeme on normaalne; kui aga on haige «see vedelik, millest valmistatakse seeme», siis laps pärib ebardluse. Võrdluseks kirjeldab ta ka taimede arenemist seemnest, toonitades nende arenemisprotsesside samasust. Demokritos ja Hippokrates esitasid paljus naiivse, kuid materialistliku õpetuse pärilikkusest. Selle järgi eraldavad kõik keha osad väikesi osi, mis kogunevad seemnetesse ja antakse edasi järglastele, kusjuures isa ja ema osatähtsus järglaste omaduste ja tunnuste kujundamisel on ühesugune. Idealist Platon (427—347 e.m.a.), toetudes egiptuse preestrite õpetusele, oli seisukohal, et organismi omadused ei olene vanemate omadustest, vaid ainult

sellest, milline hing sisenes tema kehasse sündimisel. Vanaaja tuntuim teadlane Aristoteles (384—322 e.m.a.), kellele kuulub kujutlus katkestamatult liitsemaks muutuvate vormide ahelikest, etendab märgatavat osa evolutsiooniõpetuse ajaloos. Aristoteles viitab ka sellele, et mõnel juhul võivad ühed liigid tekkida teiste liikide ristlemisest. Pärilikkuse selgitamisel oli Aristoteles seisukohal, et ema etendab ainult passiivse mateeria osa, isa annab «elujõu», mis hingestab surnud mateeria ja juhib organismi arengut. «Elujõu» all mõtles ta mittemateriaalset nähtust. Seoses Aristoteelse suure autoriteediga levis tema õpetus pärilikkusest laialt nii antiikajal kui ka keskajal. Tema õpilane Theophrastos (371—286 e.m.a.), keda sageli nimetatakse «botaanika isaks», arutleb ka võimaluse üle muuta ühte taimeliiki teiseks.

Bioloogia areng Rooma perioodil on põhiliselt seotud põllumajanduse praktiliste vajadustega. Huvitavaid andmeid taimede muutlikkuse kohta esitab Columella (I sajand), kelle vaated on sageli ebaõiged (naeri muutumine kaalikaks jne.). Selektiooni-töökäsi soovitab ta rajada katselappe jne.

Keskaeg, mis on tuntud teaduste seisaku ja isegi tagasimineku perioodina, ei andnud midagi uut evolutsiooniõpetuse ja selektiooni valdkonnas.

Teaduslikule selektsioonile pandi alus XVII sajandi teisel poolel ja XVIII sajandi alguses töödega taimede paljunemise füsioloogia alal. Nimetatud tööd said võimalikuks tänu mikroskoobi kasutuselevõtmisele Hollandis. 1665. aastal avastas R. Hooke (1635—1703) korgilõigu vaatlemisel taimeraku, loodusteadlane N. Grew (1641—1712) määras 1682. aastal kindlaks koe mõiste ja kirjeldas taimekudede ehitust. A. Leeuwenhoek (1632—1723), üks mikroskoobi konstruktoreid, uuris sigimisprotsesse loomadel ja avastas spermatoosid. Seoses embrüoloogia arenguga kujunes sel ajajärgul kaks teooriat — preformism ja epigenees. Esimese pooldajad olid arvamusel, et loote arenemine on lihtne kasvamine. Munas või spermatoosides on organism juba valmis kujul olemas, ehkki väga väikestes mõõtmetes. Selline preformatsiooniõpetus oma olemuselt eitas arengut. Tuntud preformist Ch. Bonnet (1720—1793) kasutas 1762. aastal esimesena bioloogias terminit «evolutsioon», mõeldes selle all indiviidi arengut ontogeneesis. C. F. Wolff (1733—1794), kasutades embrüoloogilistes uuringutes mikroskoopi, jõudis järeldusele, et organid pole preformeeritud ega arene üheaegselt, vaid teatavas järjekorras. See arenemine on epigeneetiline.

XVII sajandil avaldas N. Grew mõtte, et õietolm, mis eraldub tolmukottidest, sugutab seemet. Kuni XVII saj. teise pooleni oli küsimus taimede paljunemisest täiesti ebaselge. Peab märkima, et mõningaid teadmisi sugupoolte diferentseerumise olemasolust mõnedel taimedel oli juba mitmetel vanadel rahvastel

(babüloonlastel, kreeklastel, roomlastel). Neid teadmisi kasutati näiteks datlipalmide kunstlikul tolmutamisel.

Sugupoolte olemasolu taimedel tõestas I. Camerarius (1665—1721) 1694. aastal. Rea katsete põhjal ühe- ja kahekojaliste taimedega tuli ta järeldusele, et tolmukas on taime isas- ja sigimik koos oma kaelaga (emakas) on taime emassuguorgan.

Taimede sugulise paljunemise selgitamine võimaldas hakata neid omavahel ristama — hübriidiseerima. Esimesed katsed taimede ristamiseks tehti Inglismaal (1717) ja Ameerikas (1739). Edasised suured edusammud sel alal on seotud J. Koelreuteri (1733—1806) nimega, kes töötas esialgu Saksamaal ja hiljem Vene Teaduste Akadeemias. Vaatamata sellele et taimede sugulise paljunemise protsessis oli Koelreuterile palju ebaselget, saavutas ta suurt edu mitmete taimeliikide hübriidiseerimisel. Koelreuter töötas umbes kümne taimeperekonnaga (*Nicotiana*, *Mirabilis*, *Dianthus* jt.). Eriti tuntuks on saanud tema tööd tubakaliikidega. Tema tööd panid aluse hübriidiseerimismetodi kasutamisele ja omavad suurt tähtsust pärilikkuse mõistmisel. Välimuselt olid tema poolt saadud hübriidid vanemate vahepealsete tunnustega. Koelreuter pani ka tähele, et vastupidisel ristamisel olid tulemused samasugused. Eriti tähtis oli Koelreuteri avastus, et esimese põlvkonna hübriidid on sageli eriti tugeva kasvuga. See on nähtus, mida tänapäevani laialdaselt kasutatakse ka metsamajanduses (eriti põllumajanduses) ja mis on tuntud heteroosi nime all. (Esimesena kasutas mõistet «heteroos» Shull 1914. aastal.) Kasutades nn. analüüsivat ristamist, märkas ta ka lahknemise nähtusi hübriidide järglastes. Koelreuteri tööd avasid terve uue ajajärgu selektsiooni arengus ja tema meetodit on järgnevate sajandite jooksul edukalt kasutatud väga paljude kultuurtaimede sortide ja ka metsapuude aretamisel.

Taimede sigimisega seotud küsimuste selgitamisel on huvitavad veel Sprengeli (1750—1816) tööd, kes selgitas õie värvuse ja ehituse tähtsust putuktolmlejalte liikidel. Sprengeli avastuseks on ka dihhogaamia (nähtus, et õies tolmukad ja emakasuudmed ei valmi ühel ajal), mis soodustab risttolmlemist.

Üldiselt valitses bioloogiateaduses XVII—XVIII sajandil metafüüsiline maailmavaade. Oldi arvamisel, et organismid on loodud otstarbekohastena ja muutumatuna «looja» poolt. Sellisel seisukohal olid isegi niisugused teadlased nagu Grew, Sprengel jt. Samal ajal avaldavad mitmed teadlased mõtteid liikide muutlikkuse kohta. Teatavasti juba K. Linné (1707—1778), keda peetakse XVIII sajandi suurimaks loodusteadlaseks ja kes sai tuntuks taimede klassifitseerimise probleemi lahendamise, viitas liikide (kuigi piiratud) muutlikkusele. Liikide muutlikkuse allikaks võivad tema järgi olla kliima, pinnas ja ka hübriidatsioon. Muutlikkusele juhib tähelepanu ka prantsuse botaanik Marchant. Väga huvitavad on Charles Darwini vanaisa E. Dar-

wini (1731—1802) kirjutised peamiselt mitmete välistegurite mõjul ja teataval määral ka hübriidisatsiooni tulemusena avalduva muutlikkuse kohta. Ta on ka märkinud, et inimene võib valiku abil muuta kodustatud organisme. Pallas (1741—1811), üks tuntumaid XVIII sajandi loodusteadlasi, pöörab samuti suurt tähelepanu organismide muutuvusele. Ta on seisukohal, et rida liike võis tekkida ühistest esivanematest. Kapitalismi kiire arengu tõttu tõusis huvi uute tootlikumate loomatõugude ja taimesortide vastu. XVIII sajandil arenes eriti praktiline selektsioon — tõuaretus — Inglismaal. Seoses huviga uute taimesortide vastu tekkisid seemnekasvatuse firmad.

Uute maade avastamisega ja meresõidu arenguga avaldas selektsiooni arengule suurt mõju introduktsioon — taimede üleviimine ühest geograafilisest rajoonist teise.

Teadlane, kes rajas esimese evolutsiooniteooria, oli Lamarck (1744—1829). Tema evolutsiooniteooria oli esitatud teoses «Zooloogia filosoofia», mis ilmus 1809. aastal. Lamarcki seisukoha järgi jumal lõi ainult materia ja selle arenemise seadused. Põhiliseks evolutsiooni liikumapanevaks jõuks peab ta «looduse püüdlust arenemisele». Teise arenemise tegurina märgib Lamarck välistingimusi — keskkonna mõju. Lamarck oli seisukohal, et taimed muutuvad väliskeskkonna otsesel mõjul ja vastavalt organismi vajadustele. Oma evolutsiooniteooriat ei läinud tal korda põhjendada. Elutegevuse väljendusi seletas Lamarck vulgaarse materialismi seisukohalt, lähtudes mehhanistlikest kujutlustest. Lamarcki evolutsioonilistesse mõtetesse, mida ta ei suutnud veenvalt motiveerida, suhtusid kaasaegsed teadlased eitavalt.

1852. a. andis loodusteadlane H. Spencer (1820—1903) terminile «evolutsioon» uue tähenduse. Bonnet poolt kasutusele võetud termini kandis ta ontogeneesilt üle fülogeneesile, mõeldes selle all rasside muutumist põlvkondade jooksul. H. Spencer oli neolamarkist, ta oli seisukohal, et organismid muutuvad adekvaatselt muutuvate keskkonnatingimuste otsesel mõjul.

2. DARVINISMI JA TEADUSLIKU SELEKTSIOONI KUJUNEMINE

Evolutsiooniteooria põhjendajaks sai kuulus inglise looduseuurija Ch. Darwin. 1859. a. ilmus trükist Darwini teos «Liikide tekkimisest...». Selles maailmakuulsas teoses näitas Darwin muutlikkuse ja loodusliku valiku tähtsust evolutsioonis. Selektiiooni arengu seisukohalt on niisama väärtuslikud Darwini tööd «Loomade ja taimede muutumine kodustatud olukorras», mis ilmus 1868. aastal, ja «Risttolmlemine ja isetolmlemine taimeriigis» 1876. aastal. Darwini poolt kujundatud terviklik teooria — darvinism — sai aluseks teaduslikule selektsioonile.

Darwini teooria edu põhjuseks oli selle järjekindel teadus-

likkus. Darwinism seletab evolutsiooni konkreetsete teguritega — muutlikkuse, oelusvõitluse ja loodusliku valikuga. Pärilikkuse seletamisel arendas Darwin nn. pangeneesi hüpoteesi. Darwin arvas, et organismi kõik rakud eraldavad endast väikesi osi, nn. gemmulaid. Läbides rakke, kannab veri või mahl nad kohtadesse, kus formeeruvad suguproduktid või vegetatiivsed pungad. Uue organismi arenemisel tingivad mitmesuguste rakkude gemmulad rakkude analoogilisuse nende rakkudega, mis andsid gemmulatele alguse. Darwin arvas, et raku muutumine tingib ka gemmula muutumise, mis omakorda põhjustab uuel organismil vastavate muutuste tekkimise. Ta oletas, et see gemmulate iseärasus on pärilike muutuste materiaalseks aluseks. Darwin oli seisukohal, et pärilikkuse materiaalsed ühikud — gemmulad — segunevad vabalt ja antakse edasi üksteisest sõltumatult. Darwini seisukoht pärilikkuse materiaalsusest ja diskreetsusest on leidnud tänapäeval täieliku tõestuse, kuid õpetus liikuvatest gemmulatest pakub ainult ajaloolist huvi.

Vaatamata darvinismi teaduslikule põhjendusele, tekkis pärast Darwini ja tema poolehoidjate tööde ilmumist sajandi vahetusel terve hulk antidarvinistlikke teooriaid: neovitalism, neolamarkism, neodarvinism jt. Neovitalism põhines mõnede antiik- (Aristoteles) ja keskaja teadlaste-idealiste seisukohtadel. Vitalistide järgi on elu aluseks mittematerialistlik nähtus, mis eksisteerib enne elu materiaalsel struktuuri ja suunab selle tegevust (H. Driesch jt.).

Neolamarkistid (A. Hyatt, G. Steinmann jt.) olid seisukohal, et organismid muutuvad väliskeskonna otsesel mõjul. Darwini teooriat muutlikkuse määratlematust (juhuslikust) iseloomust pidasid nad ekslikuks. Kuna muutused on paratamatud, langeb nende järgi ära ka looduslik valik. Loodusliku valiku kui evolutsioonifaktori asendasid nad keskkonnatingimuste toimega organismidele. Organismi ja keskkonna ühtsus seisneb neolamarkistide arvates selles, et organismide evolutsioonilised muutused kujutavad endast keskkonna vahetu mõju adekvaatset vastumõju. Oiget ideed keskkonnatingimuste osast organismide evolutsioonis käsitles neolamarkism mehhanitsismi seisukohalt. Paljude evolutsiooninähtuste seletamisel olid nad sunnitud võtma kasutusele mittemateriaalsed tegurid ja kaldusid idealismi.

Vastureaktsioonina neolamarkismile tekkis nn. neodarvinism, mille tekkimine oli seotud geneetika ideega pärilikkuse materiaalsetest kandjatest. Võitluses neolamarkismi vastu absoluutiseeris see ühekülgselt muutuste seemise iseloomu. Sellega jõuti välja muutuste isetekkimise teooriasse mingi «elujõu» alusel. Neodarvinismi tuntumaid esindajaid oli saksa zooloog A. Weismann (1834—1914). Vastukaaluks Darwini pangeneesi hüpoteesile töötas Weismann välja niinimetatud iduplasma teooria. Weismann nagu Darwini oli veendunud, et pärilikkus on mate-

riaalne ja diskreetne. Ta arvas, et organismide keha koosneb kahest erinevast komponendist — soomast (keharakud) ja iduplastmast. Iduplasma asub ainult sugurakkudes ja tingib kõik organismi pärilikud omadused. Weismanni järgi on iduplasma muutumisele väga vastupidav ja säilib muutumatult tuhandete põlvkondade jooksul. Iduplasma kujutab endast pärilikkuse algmete — determinantide kogumikku ja on surematu. Muutused võivad tekkida ainult vanemate determinantide kombineerimisel.

Neodarvinismi mõjul tekkis ka nn. evolutsiooni mutatsiooniteooria, mille tähtsam esindaja oli H. de Vries (1848—1935), kes sai tuntuks mutatsioonide (järsud pärilikkuse muutused) uurimisega. De Vries ja teised nimetatud teooria pooldajad olid seisukohal, et liik püsib aastatuhandeid puhkeolekus, millele järgneb lühike mutatsioonide tekkimise periood. Sel ajal panevad üksikud isendid hüppeliste muutustega aluse uutele liikidele. De Vries vähendas valiku tähtsust evolutsioonis. Tänapäeva geneetikas kasutatavat muutlikkuse mutatsiooniteooriat tuleb eristada evolutsiooni mutatsiooniteooriast, mis lülitas välja valiku ja kujutab endast materialistlikule teadusele kõlbmatut autogeneetilist teooriat.

Vaatamata neile ja teistele Darwini vastu suunatud hüpoteesidele, pääses eesrindlike teadlaste seas võidule darvinism. Kuigi üksikutes küsimustes Darwin esitas ekslikke teese, oli tema õpetus põhiliselt õige. Darwini ideede võidulepääsul on suuri teeneid tema poolehoidjatel, tuntud teadlastel-darvinistidel T. Huxleyl, E. Haeckelil, A. Beketovil, T. Timirjazevil, F. Müllerial ja teistel.

3. EKSPERIMENTAALSE GENEETIKA JA SELEKTSIOONI ARENG

Eksperimentaalse geneetika rajajaks sai Brünni (praegune Brno) kooliõpetaja-uuriija Gregor Mendel (1822—1884). 1865. a. kandis Mendel Brünni Loodusuurijate Seltsis ette oma pikaajalise töö tulemused taimede ristamise kohta (ilmus trükist 1866. a.). Oma katsetes ristis Mendel erinevaid hernesorte (peale herne uuris ta vähemal määral ka teisi taimeliike). Hübriidseemnetest kasvanud taimi jälgis Mendel mitme järgneva põlvkonna vältel. Katsetel selgus, et hübriidide esimene põlvkond (F_1) on alati ühtlane, kuna teises põlvkonnas (F_2) toimub tunnuste lahknemine. Uurides hübriide, mis olid saadud rohkem kui ühe tunnuse poolest erinevate vanemate ristamisel, jõudis Mendel järeldusele, et tunnused jaotuvad järglaste vahel üksteisest sõltumatult. Tänu Mendelile toimus täielik pööre pärilikkuse olemuse selgitamisel. Tema teeneks on pärilikkuse diskreetseuse ja geeni suhtelise püsivuse printsiibi püstitamine geneetikas. Esimene seisneb selles, et geenid, mis määravad teatud

tunnuse, ei sula ühte, vaid säilitavad oma iseseisvuse. Teise teesi järgi kanduvad pärikkuse algmed (geenid) edasi suhteliselt muutumatult. Mendeli suureks teeneks on veel kvantitatiivse analüüsi meetodi sissetoomine geneetikasse, sümbolite ja analüüsivariatsiooni kasutuselevõtmine, domineerimisnähtuse ja hübriidide järglaskonna struktuuri selgitamine, allelismi avastamine (sama geen võib esineda kas dominantse või retsessiivse alleelina).

Mendeli eluajal teised teadlased tema töödele tähelepanu ei osutanud, sest Brünnis ilmunud bülletään ei olnud lihtsalt tuntud. Aastal 1900, s. o. 35 aastat pärast Mendeli töö ilmumist, kui Mendel oli juba surnud, avastasid tema töö peaaegu üheaegselt kolm uurijat — H. de Vries, C. Correns ja E. Tschermak, kes uurisid pärikkust erinevatel objektidel. Aastat 1900 peetaksegi uue teaduse, eksperimentaalse geneetika rajamisaastaks. Pärikkuse seadusi kontrollida paljudel taime- ja loomaliikidel ning selgus, et Mendeli reeglid on universaalsed kõikidele elusorganismidele, mis paljunevad sugulisel teel. Sel perioodil ei olnud uurimused pärikkuse alal seotud geenidega kui raku materiaalsete osadega, vaid toimusid organismi terviku tasemel.

Juba 1902. aastal juhtisid mitmed teadlased, nagu Th. Boveri, E. Wilson jt., tähelepanu parallelismile geenide ja raku tuuma elementide (kromosoomide) käitumisel. Sellest ajast hakati pärikkuse küsimuste selgitamisel uurima rakkude materiaalset struktuuri — said alguse pärikkuse uuringud rakulisel tasemel. Suuri teeneid selles valdkonnas on Columbia ülikooli professoril T. H. Morganil (1866—1945), kes tõestas (1910. a.), et kromosoomid on pärikkuse tunnuste kandjad. Selle esimeseks tõendiks oli paaritute kromosoomide funktsiooni avastamine. Oma uuringute objektiks valis Morgan puuviljakärbse (*Drosophila melanogaster*), kelle areng ja sigimine toimuvad väga kiiresti. Morgani teooria on tuntud pärikkuse kromosoomiteooriana. Kromosoomiteooria järgi on pärikkuse materiaalsed kandjad — geenid — lokaliseerunud kromosoomides ja paiknevad neis lineaarses järjestuses.

Selektsiooni arendasid edasi mitmed selektsionäärid-praktikud nii loomakasvatuse kui ka taimekasvatuse alal. Kohe pärast Darwini tööde ilmumist hakati tema ideid ja ettepanekuid rakendada ka praktikas. Pärast eksperimentaalse geneetika alaste tööde ilmumist hakkasid selektsionäärid rakendama siit saadud tulemusi ja järeldusi nii aretustöö teoorias kui ka praktikas. Nagu nägime, olid selektsiooni kui teaduse elemendid olemas juba XVIII ja XIX sajandil. Täielikult kujunes selektsioon teadusliku distsipliinina välja XX sajandil, mil asutati terve rida selektsiooniga tegelevaid uurimisasutusi, organiseeriti vastavad kursused kõrgemates koolides, rajati selektsioonialased ajakirjad ja hakati avaldama vastavasisulisi teoseid. Suure panuse selektsiooni arengusse andis tuntud selektsionäär I. V. Mitšurin (1855—1935). I. V. Mitšurin tegeles põhiliselt viljapuude aretamisega, kusjuu-

res tema tööde peamiseks eesmärgiks oli kvaliteetsete ja külma-kindlate viljapuusortide aretamine Kesk-Venemaa karmide kliimatingimuste jaoks. Eluaja jooksul aretas ta üle 300 mitmesuguse viljapuu- ja marjapõõsasordi. Oma töödega lükkas Mitsurin ümber omal ajal laialt levinud A. K. Grelli teooria, mille järgi lõunapoolsete puude oksad poogituna külmakindlatele alustele omandavad aluse mõjul uue päriliku omaduse — külmakindluse. Mitsurin tõstas ja töötas läbi probleemi pärilike tunnuste arengust ontogeneesis (organismide individuaalse arenemise protsessis). Suur tähtsus on Mitsurini poolt välja töötatud nn. mentori- (kasvataja-) meetodil. Meetod põhineb järgmisel asjaolul: kui noorelt seemikult võetud pookoks või pung pookida vana puu võrasse, siis aluselt saadud orgaaniliste ja mineraalsete ainete mõjul muutuvad mitmed seemiku omadused (viljade kuju, värv, suurus jne.). Tuleb rõhutada, et nimetatud mõju ei saa vaadata kui pärilikkuse muutmist: mentori mõjul muutub seemiku fenotüüp (ilmetüüp), mitte pärilikkuse alus (genotüüp).

Erilist tähelepanu pööras Mitsurin liikidevahelise hübriidiseerimisele. Tema tööd liikidevahelise hübriidiseerimise alal on suure praktilise ja ka teoreetilise tähtsusega. Teatavasti erinevatesse liikidesse kuuluvad isendid omavahel sageli ei rist. Mitsurin töötas välja terve rea meetodeid ristamatuse barjääri ületamiseks (vegetatiivse lähendamise meetod, vahendaja-meetod jt.). Mitsurini poolt välja töötatud meetodid ja nende teoreetilised alused on eriti olulised metsanduslikus selektsioonis, sest ka siin on selektsiooni objektiks puittaimed.

4. GENEETIKA JA SELEKTSIOONI ARENEMINE TÄNAPÄEVAL

Geneetika ja selektsiooni nagu kõikide teistegi teadusharude areng on olnud eriti kiire viimastel aastakümnetel. Eriti rohkesti uusi avastusi on teinud geneetikud koos füüsikute ja keemikutega. On tekkinud täiesti uus teadusharu — molekulaargeneetika. Tänapäeval uuritakse pärilikkust mitte üksnes raku, vaid ka molekuli tasemel ja me võime rääkida pärilikkuse molekulaarsetest alustest. Ulatuslikud on saavutused mikroorganismide pärilikkuse uurimisel ja selle muutmisel. Hinnatavaid tulemusi on saadud ka taimede geneetikas ja selektsioonis. Edukalt on kasutatud hübriidiseerimismeetodit. Pärast seda kui H. Muller 1927. a. tõestas, et mutatsiooni on võimalik ka kunstlikult esile kutsuda (röntgenikiirte mõjul), hakati ulatuslikult kasutama mitmesuguseid mutageenseid (mutatsioone tekitavaid) faktoreid pärilikkuse muutmiseks. Täiesti uue meetodina on kasutusele võetud polüploidieerimine (kromosoomide arvu mitmekordistamine). Eriti hinnatavad on saavutused põllumajandustaimede ja viljapuude selektsioonis.

Suurim saavutus kogu bioloogias on pärilikkuse koodi olemuse

kindlakstegemine. On selgunud, et geneetilise informatsiooni kandjaks on rakutuumas asuv polümeer — desoksüribonukleiinhape (DNH). 1944. aastal tõestasid O. T. Avery ja tema kaastöölised, et pärilikkus on seotud DNH-ga. Katseliselt tõestati, et nukleiinhappe kunstlik muutmine kutsub bakteritel ja viirustel esile pärilike omaduste muutumise. Pärilikud omadused olenevad DNH molekuli ehitusest, mille uurimine viis teadlased (I. D. Watson, F. H. C. Crick, 1957. aastal) nn. matriitsiteooria avastamisele. Crick oletas, et pärilik informatsioon on olemas nukleotiidide järjestusest nukleiinhappe molekulis. Nukleiinhappe molekulid on matriitsiks, millel toimub liigiomaste valgu molekulide süntees: nukleotiidide järjestus määrab vastavate aminohapete järjestuse valgu molekulis. M. W. Nirenberg, I. H. Matthaei, S. Ochoa ja teised tegid samuti kindlaks, milline nukleotiidide järjestus vastab teatud aminohapete järjestusele valgus.

Suur saavutus on ka pärilikkuse kandjate, geenide olemuse selgitamine. Kaasaegse mõiste järgi kujutab geen endast DNH osa, mis määrab ühe valgu molekuli ehituse.

1967. aastal õnnestus A. Kornbergil ka DNH süntees, ta reprodutseeris laboratooriumis pärilike omaduste ülekandmise loodusliku protsessi.

Suure panuse selektsiooni arengusse andis tuntud nõukogude teadlane N. I. Vavilov (1887—1943). Tal on ulatuslikke teeneid kultuurtaimede tekkekollete kindlakstegemisel, evolutsiooniõpetuse rakendamisel geneetikas ja ta formuleeris päriliku muutlikkuse homoloogiliste ridade seaduse.

Evolutsiooniõpetuse rakendamisel geneetikas on tekkinud uus teadusharu — populatsioonigeneetika (populatsioon — ühe liigi isendite kogum teatud alal, näiteks puistu), mis uurib populatsiooni geneetilist struktuuri, selle arenemist ja muutusi.

5. METSANDUSLIKU SELEKTSIOONI AJALOOLINE ARENG

Sageli märgitakse, et metsapuuliikide selektsioonil puudub oma ajalugu: see on täiesti uus teadusharu. Tegelikult on metsamajandusliku selektsiooni ajalooline areng küllaltki pikk. Selektioon metsamajanduses sai alguse ajal, kui inimesed alustasid plaanipärast metsade kasutamist isiklikuks ja tööstuslikuks tarbeks. Varematel aegadel kasutati ulatuslikult nn. sundvalikraiet, mille käigus raiuti välja paremad puud, mis paistsid silma tüve pikkuse, tüve parema vormi ja teiste omaduste poolest. Asjaolu, et alles jäid halvema kvaliteediga puud, põhjustas puistute geneetilise struktuuri halvenemist. Veel suuremat mõju avaldasid nn. erivalikraied, mille puhul raiuti välja eriti hinnalised vormid, mis sobisid teatud eritoodete valmistamiseks. Niisuguste raietega on paljudes piirkondades täielikult hävitatud karjala kased, mädani-

kukindlad haavavormid, resonantskuused jne. Erivalikraiet võib täie õigusega nimetada selektsiooniliseks raieks, kuid selle eesmärgiks oli ainult kõrgekvaliteedilise puidu kasutamine, väljavali tud paremate puude ja vormide paljundamiseks ei tehtud midagi. Taolistel raietel õppisid metsavarujad väliste tunnuste järgi sobi vaid vorme hindama. Neid kogemusi kasutab ära teaduslik selektsioon tänapäeval sobivate vormide ja nn. plusspuude valikul, et neid paljundada kas vegetatiivsel või generatiivsel teel.

Kirjanduses ilmusid esimesed vihjed selektsioonile metsanduses XVIII sajandil. H. C. Carlowitz (1713) märkis, et töölisel jätavad seemnepuudeks kõva puiduga laiavõralised tammed, mida on raske raiuda, ja soovitas jätta kitsama võraga puid, mis annaksid paremat seemet. D. d. Monceau (1760) soovitas koguda seemneid ainult heade omadustega ilusa võraga puudelt. A. Bolotov, tuntud metsakasvatuse pioneer Venemaal, tõstis juba 1766. a. üles mõtte parandada tammikute koosseisu perspektiivsemate vormide sisseviimisega. Ta tegi ettepaneku koguda tõrusid sirgetüvelistelt kiire kasvuga tammedelt. Campenhausen (1782) märkis, et okaspuude seemnepuud peavad olema tuulekindlad, sirgetüvelised ja hea juurdekasvuga (Mathiesen, 1938). Üleskutsetelt tegudeni XVIII sajandil siiski ei jõutud.

XIX sajandil hakati juba mitmetes maades rajama selektsiooniks katsekultuure. Seoses metsakultuuride rajamisega kerkisid päevakorda metsaseemnete varumine ja üleviimine ühest rajoonist teise. Seemneärid ei pööranud seemnete päritolule tähelepanu ja eriti Saksamaal paiknenud seemneärid vedasid tundmata päritoluga seemneid paljudesse Euroopa maadesse. Geograafilise päritolu tähtsuse selgitamiseks rajas esimesena katsekultuure 1823—1850. a. Prantsusmaal L. Vilmorin. Katsete rajamiseks kasutas ta hariliku männi seemneid, mis pärinesid mitmest Lääne-Euroopa riigist, muuhulgas ka Riiast. Nagu märkis A. Engler (1905), osutusid Riiast pärinevad männid kõige kvaliteetsemaks, nad olid peente okstega, täistüvelised ja sirged. Selle omaduse säilitasid nad ka teises põlvkonnas. M. Willkomm (1871) tõi näiteid Berliinist ja Hamburgist toodud seemnetega rajatud männikultuuride halvast kasvust Riia metskonnas, mistõttu loobuti välismaa seemnetest.

1877.—1878. a. rajas M. Turcki (1840—1899) vastavaid katseid Moskva omasuguse Petrovski Põllu- ja Metsamajanduse Akadeemia katsemetsandikku (praegune K. A. Timirjasevi nim. Põllumajanduse Akadeemia). Samal ajal (1878) rajas männi geograafilisi katseid Saksamaal M. Kienitz (1911). Kuna trükkis ilmus nimetatud katsete kohta vähe andmeid, olid nad kaua aega üldsusele vähe tuntud. Tuntumaks said A. Cieslari poolt 1887. aastal rajatud geograafilised katsed Austrias Viini lähedal (Cieslar, 1907). Puuliikidest kasutas A. Cieslar harilikku kuuske ja euroopa lehist. Rohkesti andmeid võõramaise päritoluga

männikultuuride kasvust Balti kubermangudes kogus M. Sivers (1903). Et seemned olid ostetud Saksamaalt Darmstadtist seemneäridest, nimetas Sivers neid darmstadtist mändideks, see termin muutus edaspidi üldkasutatavaks. Ulatusliku materjali alusel Sivers tõestas, et lõuna poolt pärinevatelt mändidelt varutud seemned oma pärilikelt omadustelt ei sobi meil kasutamiseks.

Metsapuude hübriidiseerimise alal tegi esimesi katseid M. Klotzsch 1845. a. Ta ristatas omavahel tervet hulka metsapuuliike, näiteks harilik mänd × must mänd, sanglepp × hall lepp, kivitamm × harilik tamm jne. Katsete põhjal tuli ta järeldusele, et hübriidid on tunduvalt kiirema kasvuga kui lähteliigid, ning tegi ettepaneku kasutada hübriidiseerimist praktilistel eesmärkidel. Positiivseid tulemusi puuliikide ristamisel sai tuntud ameerika seleksionäär L. Burbank 1877. aastal. Tuntuks on saanud tema pähklipuude liikidevahelised hübriidid «Paradoks» ja «Kuninglik». «Paradoks» saadi kalifornia ja kreeka pähklipuu ning «Kuninglik» kalifornia ja musta pähklipuu ristamisel. Neist «Kuninglik» oli Kalifornia tingimustes 16 a. vanuselt 17 m kõrge, diameeter üle 60 cm.

XX sajandi alguses hoogustus paljudes maades geograafiliste katsekultuuride rajamine. Ulatuslikke katseid männi, kuuse, nulu ja lehisega rajas Sveitsis A. Engler (1905), Rootsis G. Schotte (1906) männiga ning E. Wibeck (1912) männi ja kuusega. Saksamaal rajasid katseid männiga P. Schott (1904, 1907) ja A. Dengler (1908). Taanis organiseeris vastavad katsed tamme ja pöögiga L. Hauch (1913). Venemaal korraldas mitmesuguste liikidega katseid A. Sobolev 1907.—1909. aastal Leningradi lähedal. Aastail 1911—1914 organiseeris V. D. Ogijevski ulatuslike katsekultuuride rajamist väga paljudes kohtades üle Venemaa. Pärast Oktoobri-revolutsiooni on rajatud geograafilisi katsekultuure NSV Liidu väga paljudes rajoonides ja peaaegu kõikides välisriikides.

Kuna vanemad kultuurid kandsid ka juba seemneid, pakkus suurt huvi nende järglaste uurimine. Mitmete autorite järgi (A. Engler, 1905; E. Münch 1924^b) selgus, et ka erineva geograafilise päritoluga kultuuride järglased olid omavahel erinevad. Katsete tulemusel tehti puuliikidel kindlaks geograafiliste rasside (kliimatüüpide) esinemine ja nähti ette piirkonnad, kust võib seemneid sisse tuua.

Sajandi alguses tõusis huvi ka puuliikide vormide ja nende kasutamise vastu. Okaspuude — kuuse ja männi vormide uurimise ja katsetamisega sai tuntuks Rootsi metsateadlane N. Sylvén (1910, 1916), samuti M. Kienitz (1911) Saksamaal ja E. Zederbauer (1908, 1912) Austrias. Viimane tõstatas ka individuaalse valiku probleemi metsapuudel. Tähelepanu väärivad A. Oppermanni (1909) tööd Taanis. Opermann pani aluse tüve ja oksnevuse vormide uurimisele tammel ja pöögil, kusjuures ta näitas, et tüve vorm ja okste iseärasused on pärilikud omadused. Sama-

dele tulemustele jõudis hiljem ka H. Burger (1931, 1935). Oppermann oli veendunud, et rassid kujunevad mitte ainult erinevates kliimaatilistes rajoonides, vaid ka ühe rajooni piires mitmesuguste faktorite, sealhulgas ka inimese tegevuse mõjul.

Vene metsateadlastest juhtis tähelepanu vajadusele uurida ja valida välja hinnalisi puuliikide vorme metsakultuuride rajamiseks S. Kurdiani (Курдиани, 1908).

1903. aastal alustas Kurdiani katseid metsapuude ristamisega ja korraldas rea uuringuid mitmete puuliikide õitsemise bioloogia kohta. Kurdiani juhtis tähelepanu ka looduses esinevatele mädanikukindlatele haavavormidele ja uuris männivorme seemnete värvuse järgi. Kurdiani oli XX sajandi alguses Venemaal üks silmapaistvamaid metsateadlasi, kes hakkas tegelema metsandusliku selektsiooniga ja seda propageerima.

N. Kobranov alustas 1911. aastal katseid tamme hilja- ja varapuhkeva vormiga. Kobranov (Кобранов, 1912) uuris ka rabal kasvavaid männivorme. Tuliselt propageeris selektsioonialaste abinõude rakendamist N. Nesterov (1860—1926), kes oli veendunud, et selektsioon metsamajanduses on niisama oluline kui põllumajanduses ja et selle abil saab oluliselt tõsta puistute toogi ja kvaliteeti. G. Morozov (1867—1920) tõestas katseliselt, et ka ühest puistust kogutud seemned on erinevate pärilike omadustega, mis omab olulist tähtsust uue metsapõlve kujunemisel ja olelusvõitluses.

A. Dengler ristas aastail 1923—1924 omavahel hariliku männi rasse ja tõestas, et tüve kuju ja arenemise analoogilisus on päritav.

Seoses metsade vähesusega paljudes riikides hakati tundma suurt huvi kiiresti kasvavate puuliikide, eriti paplite vastu. Inglismaal sai A. Henry 1912. a. paplite *Populus angulata* Ait × *P. trichocarpa* H. et Cr. ristamisel hübriidi, mis hiljem sai nimeks *Populus generosa* Henry ja levis laialdaselt Euroopas ja ka Ameerika Ühendriikides. A. Albenski tõi nimetatud hübriidi Nõukogude Liitu, kus see on tuntud ka *P. rubrinervis*'e nime all. Pärast seda hakati papleid hübriidiseerima väga paljudes maades ja hübriid-sorte kasutatakse ulatuslikult metsakultuuride rajamiseks.

Selektsioon hakkas kiiresti arenema Nõukogude Liidus. Suured teened on selles V. Sukatševil. Metsandusliku uurimise institutide juurde loodi puuliikide selektsiooni osakonnad ja laboratooriumid. Murranguliseks kujunes 1933. aasta, mil pandi alus plaanipärasele selektsioonialasele uurimistööle. Suures ulatuses uuriti puuliikide geograafilist muutlikkust (V. Sukatšev, N. Dõlis, L. Pravdin, E. Jenkova jt.) ja ökoloogilist muutlikkust (O. Kapper, M. Veressin). Silmapaistvaid tulemusi saadi pajude (V. Sukatšev), paplite ja lehiste (P. Bogdanov, A. Albenski, A. Jablov), tamme (S. Pjatnitski) ja pähklipuude (A. Jablov, A. Jermolenko, F. Štšepotjev) selektsioonis.

Seoses puidu defitsiidiga on paljudes maades esikohale tõusnud kiiresti kasvavate paplisortide aretamine (Ameerika Ühendriigid, Itaalia, Prantsusmaa, Saksa DV ja Saksa FV). Paplite aretamine on muutunud ülemaailmseks probleemiks ja ÜRO juurde on asutatud isegi spetsiaalne rahvusvaheline paplite komisjon. Peaaegu kõikides riikides töötavad selektsiooniinstituudid ja katsejaamad (näiteks USA Metsageneetika Instituut, Rootsis Ekkebo jt. instituudid, instituut Saksa FV-s Münchenis ja Saksa DV-s Waldziefersdorfis jne.).

Viimastel aastakümnetel on peamiselt Skandinaaviamaade metsateadlaste eestvõttel hakatud metsamajanduses ulatuslikult rakendama individuaalse valiku meetodil põhinevat vegetatiivsete seemneistandike rajamist ja okaspuude aretamist. Nimetatud meetodile pani aluse Taani metsateadlane-selektsionäär C. S. Larsen kolmekümnendate aastate keskel. Meetodit on edasi arendanud sellised teadlased nagu B. Lindquist, A. Gustafsson jt. Vegetatiivseid seemneistandikke rajatakse praegu kogu maailmas.

Kodanlikus Eestis otseste selektsioonitöödega praktiliselt ei tegeldud. Rohkem huvi pakkus tol ajal mitmete võõrpuuliikide kasvatamine (lehised, ebatsuuga, nulus, mitmed männiliigid jne.). Nagu märkis A. Mathiesen (1938), ei täitunud lootused, mis pandi võõrpuuliikide kasvatamisele, ja ta juhtis tähelepanu kodumaiste puuliikide aretamise vajadusele. Selektiooni tähtsusele metsamajanduses juhtis tähelepanu ka E. Kohh (1938).

II. PÄRILIKKUS

1. PÄRILIKKUSE OLEMUS, GENOTÜÜP JA FENOTÜÜP

Pärilikkuse all mõistame omadust, mis tingib vanemate ja järglaste bioloogilise sarnasuse. Pärilikkuse uurimise meetod seisneb peamiselt mittesarnaste vanemate ristamises ja järglastel ilmnevate tunnuste uurimises. Nagu katsed on näidanud, ei anta mitte kõiki vanemate tunnuseid järglastele edasi. Geneetika seisukohalt pakuvad huvi tunnused, mis on pärandatavad. Pärilikkus on tihedalt seotud organismide paljunemisega. Teatavasti võivad taimed paljuneda nii sugulisel kui ka vegetatiivsel teel. Vegetatiivsel paljunemisel tekib uus organism ühest vanemast ning oma tunnustelt ja omadustelt sarnaneb täielikult vanemaga. Ühest vanemast tekkinud vegetatiivset järglaskonda nimetatakse klooniks. Asjaolu, et kloon säilitab vanemorganismi pärilikud omadused, leiab ulatuslikku rakendamist teatud väärtuslike omadustega sortide ja vormide paljundamisel. Sellist pärilikkuse vormi nimetas K. Timirjazev (1949) lihtsaks pärilikkuseks.

Sugulisel paljunemisel antakse järglastele edasi mõlema vanemorganismi, ema ja isa pärilikud tunnused. Sellist pärilikkuse nähtust nimetab Timirjazev kombineeritud pärilikkuseks. Teatud juhtudel, näiteks kui munarakk moodustab uue organismi ilma isaselemendita (nn. partenogeneesis), võib ka sugulisel paljunemisel esineda lihtne pärilikkus.

Juhul kui vanemad erinevad mitme tunnuse või omaduse poolest, võime nende järglaskonna jaotada rühmadesse ja leida lahknemise iga tunnuse järgi. Tuginedes sel teel saadud informatsioonile, on geneetikas eristatud eriline raku komponentide klass — pärilikkuse determinandid ehk geenid. Geenid kujutavad endast pärilikkuse ühikuid, mille omadusi uurib geneetika. Geenide üle otsustatakse selle järgi, millist mõju nad avaldavad organismile. Et tähistada erinevust geenide ja nende nähtava mõju vahel, on geneetikas kasutusel kaks erinevat mõistet. Organismis esinevate geenide kogumit nimetatakse genotübiks ehk pärilikkuse aluseks. Organismi nähtavate tunnuste kompleksi nimetatakse fenotübiks ehk ilmetübiks. Tavaliselt oleme sunnitud

otsustama genotüübi üle fenotüübi järgi. Fenotüüp on geneotüübist ja samal ajal ka väliskeskkonnast. Seepärast on geneotüübist tingitud fenotüübiliste erinevuste väljatoomine sageli väga raske. Suurt tähtsust omab sobiva uurimisobjekti kasutamine. Klassikalised geneetiliste uuringute objektid olid sellised keerukad organismid nagu hernes, puuviljakärbes, mais jne. Tunuseid ei uuritud raku tasemel, kuigi just raku asuvad geenid ja siin avaldavad need ka esmast mõju. Seda tuleb pidada ühte tegurite klassikalise geneetika puuduseks kui ka saavutuseks. Selle kõrvaldamiseks on hakatud kasutama objektidena lihtsamaid üherakulisi organisme. Sellega on kõrvaldatud keerukus, mis on tingitud kudede diferentseerumisest. Järkjärguliselt on lähenetud molekulide uurimise tasemele, mille puhul pärilikkuse nähtusi saab kirjeldada füüsika ja keemia mõistetes.

2. PÄRILIKKUSE MATERIAALSED ALUSED

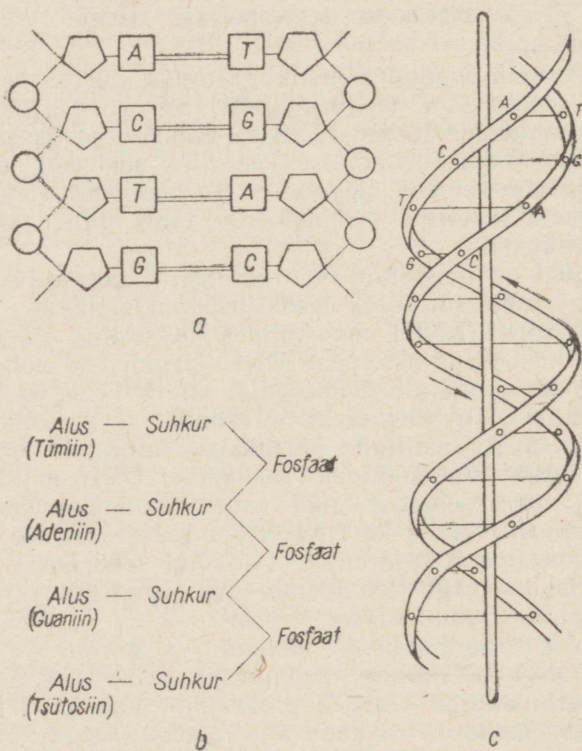
Esialgsel eluvormidel puudus igasugune pärilikkuse süsteem, geneetiline mehhanism. Nagu nägime, seisneb pärilikkus endasarnaste organismide tootmises. See põhimõte realiseerub geneetilise informatsiooni üleandmise keerulise süsteemi tulemusena, kusjuures informatsiooni üleandmise mehhanismi efektiivsus on üks tähtsamaid faktoreid evolutsioonis, tänu millele areng üldse saab võimalikuks.

Tänapäeval on tõestatud, et organismide geneetilise süsteemi aluseks on nukleiinhapete, desoksüribonukleiinhape (DNH) ja ribonukleiinhappe (RNH) molekulides kodeeritud informatsioon. Olles pärilikkuse kandjaks, peab DNH järgmistele põlvkondadele üle minema muutumatult. Samal ajal on DNH selleks plaaniks, jooniseks, mille järgi järgmises põlvkonnas tekib eelmisega sarnanev organism. Et säilitada pärilikkuse informatsiooni ja anda seda edasi organismi kõikidele rakkudele, DNH molekulid paljunevad või, nagu öeldakse, nad «autoreprodutseeruvad». Nagu igasse plaani, nii võivad ka DNH «joonisesse» sattuda vead, mis kajastuvad organismi fenotüübis. Tekkinud vead DNH «joonises» antakse edasi ka järglastele: leiab aset organismi ja selle pärilikkuse muutus — mutatsioon.

Pärilikkuse informatsiooni ühikud — geenid — olenevad gigantsete DNH molekulide struktuurist. Erinevates geenides on kodeeritud eri valkude sünteesi programm. Valkudest ja fermentidest on omakorda rakkude ainevahetus, seega võime öelda, et geenid määravad ainevahetuse iseloomu. Valgud määravad ka raku kuju, liikumise ja omavahelise liitumise. Selliselt juhivad geenid valkude abil kudede struktuuri tekkimist, elundite kujunemist ja lõpuks kogu organismi arenemist.

Nukleiinhapped on polümeerid. DNH molekulaar ulatub sada-

desse miljonitesse, mõnedel liikidel ulatub RNH molekulkaal 1...2 miljonini. Võrdluseks olgu märgitud, et sellise keerulise valgu nagu hemoglobiin molekulkaal on ainult 63 000. Vaatamata suurtele mõõtmetele on DNH ja RNH ehitus suhteliselt lihtne. DNH molekulid esinevad kaheniidiliste spiraalidena, kusjuures kumbki niit koosneb neljast nukleotiidist: adeniinist, tümiinist, guaniinist ja tsütosiinist. Ka RNH molekul koosneb neljast nukleotiidist: adeniin, uratsiil, guaniin, tsütosiin. DNH kaheniidiline ehitus sõltub tema ahelate komplementaarsusest. Ühe ahela igale alusele vastab alati teise ahela komplementaarne (täiendav) alus: adeniinile vastab tümiin, guaniinile tsütosiin. DNH kaheniidiline struktuur sõltub nimetatud aluste vaheliste vesiniksidemete vastastikusest toimest. DNH molekuli skemaatiline ehitus on toodud joonisel 1.



Joonis 1. DNH struktuur

a — nukleotiidide komplementaarsed ahelad, tähed märgivad aluseid, viisnurgad suhkrut ja rõngad fosforhappe jääke; b — ühe ahela osa skeem; c — DNH kahekordne spiraal. (Watsoni ja Cricki järgi.)

Iga nukleotiidi koostises on pentoos ning sellega ühendatud fosfaadirühm ja alus. Telje skelett on moodustunud suhkrujääkidest (pentoosist), mis omavahel on ühendatud fosfaadirühmaga. Kujult on DNH kahekordse spiraali kujulise pentoos-fosfaat-telgahelaga, spiraalid on ühendatud paarilistest alustest ristsildadega. DNH esineb põhiliselt rakkude tuumades (kromosoomides). Peale tuuma on DNH-d leitud ka mitokondrites ja kloroplastides, kuid tunduvalt vähem. Arvatakse, et DNH kannab siin informatsiooni nimetatud struktuuride valkude jaoks. Kui kromosoomid raku jagunemise eel poolduvad, keerduvad DNH spiraalid lahti ja kumbki pool on keemiliseks matriitsiks uue komplementaarahela sünteesil. Lõhenemise mehhanism ei ole seni veel selgunud. Sel teel moodustub kaks uut DNH molekuli, kusjuures kumbki sisaldab ühe vana ja ühe uue ahela. Mõlemad on identsed selle molekuliga, millest nad põlvnevad ja mõlemad tekkinud rakud sisaldavad võrdse koguse DNH-d (informatsiooni). See on ühtlasi mehhanismiks, tänu millele kood antakse edasi rakust raku ja gameetide kaudu põlvkonnast põlvkonda. Geneetiline kood kujutab endast nukleotiidide järjestust DNH ahelas.

Valgu süntees toimub teatavasti ribosoomides — tsütoplasmaatilistes struktuurides, mis tuuma DNH-st ruumiliselt on eraldatud. Seega ei saa DNH ise valgu sünteesist vahetult osa võtta. Valgu süntees toimub RNH «juhtimisel». RNH-d esineb kromosoomides ja ka tsütoplasmas, viimases peamiselt ribosoomides. Valgu sünteesist võtab osa kolm tüüpi RNH-d: matriits-RNH, ribosoomi-RNH ja transport-RNH. DNH on matriits, millel toimub RNH ahela süntees, mis põhimõtteliselt ei erine DNH sünteesist. Tekib üheniidiline RNH ahel, mis on komplementaarne tema sünteesil matriitsiks olnud DNH ahelaga ja järelikult on ta identne teise DNH ahelaga. Matriits-RNH süntees toimub rakutuumas ja siit kannab ta informatsiooni kõigi raku valkude sünteesiks. Valgu sünteesiks on peale matriits-RNH veel ribosoomi- ja transport-RNH. Neid RNH tüüpe sünteesitakse samuti DNH matriitsil. Seoses ribosoomi- ja transport-RNH sünteesi uurimisega selgus ka kaua selgusetu olnud tuumakese tähtsus raku tuumas. Tuumakeses toimubki ribosoomi- ja transport-RNH (tRNH) moodustumine. Tuumakeses toodetud RNH kõlbab igasuguse valgu tootmiseks; programm, millist valku toota, antakse edasi matriits-RNH ehk informatsiooni-RNH (iRNH) abil. Peab märkima, et organismi igas rakus leidub kogu organismi valkude tootmiseks vajalik informatsioon. Kui töötaksid kõik geenid, ei toimuks erinevate kudede moodustumist, saaks eksisteerida ainult ühesuguste rakkude kogumik. Seda ei juhtu tänu sellele, et tunduv osa geenidest ei võta osa matriits-RNH sünteesist, vaid igas rakus tegutseb ainult väike osa seal olevatest geenidest, millest olenebki rakkude diferentseerumine. On selgusetu, mis põhjustab raku teatud geenide aktiivsuse ja teiste mahasurumise. Küsimuse selgita-

mine on väga suure teoreetilise ja eriti praktilise tähtsusega, sest selle lahendamine selgitaks rakkude ja kudede diferentseerumise protsessi ja annaks võimaluse selle suunamiseks.

Teatavasti koosnevad valgud põhiliselt 20 aminohapest. See pärast on vajalik, et kood, mis antakse DNH-lt üle RNH-le, oleks võimeline määrama valgu koostisse mineva 20 aminohappe järjestuse. Geneetilise koodi dešifreerimine õnnestus 1961.—1962. a. mitmete autorite (sealhulgas F. H. C. Crick, M. W. Nirenberg, S. Ochoa jt.) koostöös. Iga aminohape kodeeritakse kolmest alusest koosneva rühmaga (tripletiga) ehk kodooniga. Neljast nukleotiidist võib moodustada ainult 20 tripletti, mis järjestikku kattumisel ei põhjusta segadust. Märgime tinglikult nukleotiidid numbritega 1, 2, 3 ja 4. Tripletid 131 ja 312 järjestikku asudes kattuvad. Näiteks järjestuses 141131312 moodustub kaks tripletti 131. Mittekattuvad tripletid sellise koodi puhul on: 112, 212, 131, 132, 133, 231, 232, 233, 141, 142, 143, 144, 241, 242, 243, 244, 341, 342, 343, 344. Arvatakse, et RNH kood koosneb järjestikku mittekattuvatest tripletidest, millest igaüks määrab ühe aminohappe. On tõenäoline, et koodi järjestikku mittekattuvuse määrab mitte tripleti struktuur, vaid et eksisteerib teatud mehhanism, mis fikseerib loendamise alguspunkti. Varem toodud näites 141131312 ei teki segadust, kui loenduse alguspunktiks on vasak äär, siis loeme 141—131—312. Neljast DNH alusest (A, G, C, T) või neljast RNH alusest (A, G, C, U) saab koostada 64 (4^3) tripletti.

Võimalik et iga aminohape on kodeeritud rohkem kui ühe tripletiga ja mõned ühendid on triplettide märgistamiseks (järjestuse alguse määramiseks). Valkude süntees ribosoomides on küllalt keerukas protsess ja palju sellest on veel selgusetu. Üldjoontes toimub see järgmiselt: aminohapped ühinevad suhteliselt väikeste tRNH molekulidega, kusjuures iga aminohappe jaoks on erinev tRNH molekul. Ühes RNH molekuli osas paikneb teatud nukleotiidide järjestus, mis määrab ära, millise aminohappega ta peab ühinema. Edasi liigub tRNH oma «saagiga» ribosoomile, kus toimub valgu süntees iRNH molekulide abil. tRNH vabal otsal on kindel aluste järjestus, mis vastab teatud tripletile iRNH molekulis. See tripleti ja tRNH komplementaarse ala vastavus määrab tRNH koha iRNH pinnal ja sellega ka tRNH poolt kohaletoodud aminohappe koha. Seega määrab triplettide ehitus DNH-s ja iRNH koos kindla triplettide järjestusega nukleiinhapete molekulides valgu primaarse struktuuri. Mitmete aminohapete triplettide struktuur on käesolevaks ajaks juba selgunud, näiteks lüsiin — AAA; fenüülalaniin — UUU; proliin — CCC; seriin — CUU; valiin — GUU jne.

3. MENDELI SEADUSED

Pärilikkuse uurimisel osutub sageli vajalikuks meetodiks genotüüpide ristamine ja saadud järglaste kasvatamine koos nende uurimisega. Ristamiskatsetega avastas G. Mendel seadused, mille järgi vanemate geenid järglastele üle kanduvad. Ristamiskatsete tulemuste selgitamiseks tarvitatakse vastavaid sümboleid. Ristamisel kasutatavaid vanemvorme nimetatakse parentaalgeneratsiooniks (lühend P). Ristamisprotsessi ennast märgitakse korrutamismärgiga (\times). Ristamisest saadud esimese põlvkonna värdisid nimetatakse 1. filiaalgeneratsiooniks (F_1). F_1 isendite ristamisest saadakse 2. filiaalgeneratsioon (F_2), viimaste omavahelisest ristamisest — F_3 jne. Analüüsitavad tunnused tähistatakse tavaliselt tähtedega: domineeriv tunnus märgitakse suure ja retsessiivne tunnus väikese tähega (näiteks A ja a). Ristamisel ühinevad tekkinud sügoodis mõlema vanema gameetides sisalduvad geenid. Teatud tunnust määravad geenid esinevad sügoodis paaridena. Juhul kui antud tunnust tekitavas geenipaaris on mõlemad geenid ühesugused, on organism selle tunnuse suhtes homosügootne (puhtatõuline AA või aa), kui paarikud on erinevad, on tegemist hübriidse, heterosügootse (segatõulise) organismiga (Aa).

Kui geenipaaris üks geen on teise suhtes vastandliku toimega, nimetatakse paarikuid alleelideks. Tunnuseid, mida tekitavad alleelid, nimetatakse alternatiivseteks. Geenide kogumik moodustab genotüübi. Kui puhtatõulised vanemad erinevad ühe tunnuse poolest, nimetatakse tekkinud värda monohübriidiks, kui aga vanemad erinevad kahe tunnuse poolest (tingitud kahest geenipaarist), on järglane dihübriid. Kui vanemad erinevad kolme, nelja või paljude tunnuste poolest, on värdrad tri-, tetra- või polühübriidid. Mitme tunnuse analüüsimisel võetakse kasutusele sümbolitena teised tähed. Näiteks puhtast rassist ning punaste õite ja ümmarguste kollaste seemnetega hernes märgitakse $AABBCC$, valgete õite ning kortsuliste ja roheliste seemnetega hernes $aabbcc$. Teaduslikus kirjanduses kasutatakse ka teisi sümbolite süsteeme.

Mendeli seadusi on kolm: 1) esimese põlvkonna ühetaolisuse (uniformsuse) seadus; 2) lahknemise (segregatsiooni) seadus; 3) tunnuste vaba kombineeruvuse (tunnuste iseseisvuse e. independentsi) seadus.

Mendeli I seadus. Kui ristata omavahel kahte homosügootset isendit, mis erinevad alternatiivsete tunnuste poolest, on tekkinud F_1 isendid fenotüübilt ühetaolised.

Et vanemad olid genotüübilt erinevad homosügootid (erinevus kajastub muidugi ka fenotüübis), siis kõik F_1 esindajad on hübriidid. Vanematega võrreldes võib F_1 põlvkond teatud tunnuse poolest kas sarnaneda ühe vanemaga või olla nende vahepealne.

Mendel ristas kollaseseemnelist hernest roheliseseemnelise hernega ja sai tulemuseks, et F_1 põlvkonnas esinesid ainult kollaste seemnetega taimed. Seda varianti nimetatakse *Pisum*-tüübiks, sest tehti esmakordselt kindlaks hernel. Tunnust, mis ilmub F_1 põlvkonnas nimetame domineerivaks (*dominans* — valitsemine); tunnust, mis F_2 põlvkonnas ei ilmu, nimetame retsessiivseks (*recessus* — taandumine).

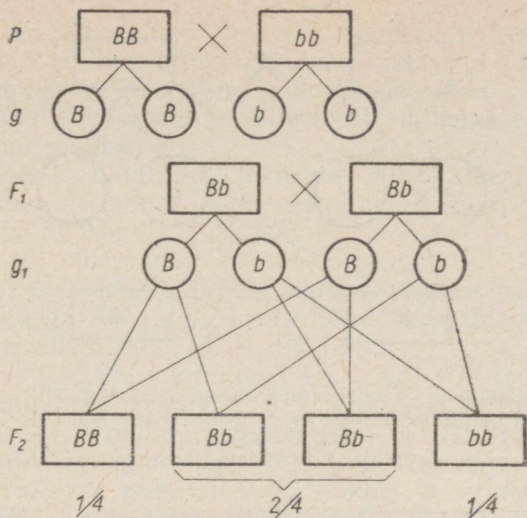
Teisel juhul on hübriidil täheldatav tunnus vanemate vastavate tunnuste vahepealne ehk intermediaarne. F_1 indiviide nimetatakse siis intermediaarseteks hübriidideks. Siia kuulub näiteks lehtede kaju mitmetel pajuliikide hübriididel jne. Esamakordselt vaadeldi seda varianti maisisortide ristamisel ja seetõttu nimetatakse seda ka *Zea*-tüübiks.

Mendeli järgi avaldub uniformuse seadus igal juhul ja pole tähtis, kumma omadusega valida emas- või isastaim: emas- ja isasgameedid on võrdsed. Seda nähtust nimetatakse vastastikuste väärdade ehk retsiprooksete hübriidide võrdsuse printsiibiks. Viimati nimetatud printsiibist esineb sageli kõrvalekaldeid — hübriidid sarnanevad rohkem emaga (nn. *matrokliinised* hübriidid). Põhjuseks näib siin olevat asjaolu, et munarakus on enam tsütoplasmat kui seemnerakus, ja nagu varem märkisime, esineb DNH-d ka muudes raku osades. Tsütoplasmas olevaid pärilikkustegureid nimetatakse sageli *plasmooniks*. Mõnedel juhtudel (liikidevahelisel ristamisel) on täheldatud ka F_1 isendite erinevust.

Mendeli II seadus. Hübriidide teine põlvkond koosneb feno- ja genotüübilt erinevatest isenditest, kusjuures tunnuste lahknemine toimub selliselt, et 75% järglastest sarnaneb dominantse ja 25% järglastest retsessiivse tunnusega vanemaga (ühe tunnuse domineerimise korral). Retsessiivse tunnusega isendid annavad omavahelisel ristamisel (sisearetusel) ainult endataolisi (retsessiivseid) järglasi, nad on homosügootsed nagu retsessiivne vanemgi. F_2 põlvkonna dominantsetest isenditest aretub üks osa F_3 põlvkonnas ja edaspidi muutumatult, need on dominantsete homosügootid, kaks osa dominantse tunnusega isendeist mendeleeruvad F_3 põlvkonnas samuti nagu F_1 põlvkonna hübriidid vahekorras 3:1, need on dominantse tunnusega heterosügootid.

Kollase- ja roheliseseemneliste hernest ristamisest sai Mendel 8023 seemet, neist 6022 olid kollased ja 2001 rohelised (3,01:1). Mendel sai veel järgmisi suhteid F_2 põlvkonnas: ümmarguseseemneline \times kortsuline — 2,96:1, punaseõieline \times valgeõieline — 3,15:1.

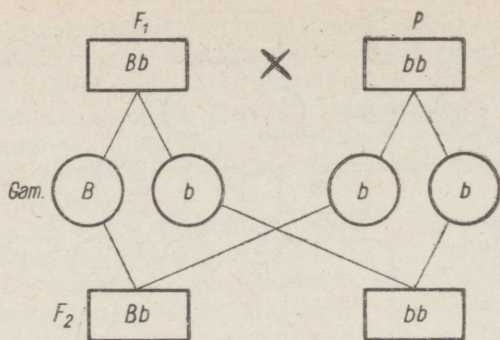
Juhul kui F_1 esindajad on vahepealsete tunnustega (*Zea*-tüüp), siis nende sisearetusel saame F_2 põlvkonna, milles 25% sarnaneb ühe vanemaga, 25% teise vanemaga ja 50% on vahepealse tunnusega (suhe 1:2:1). Need F_2 isendid, mis sarnanevad ühe või teise vanemaga, annavad sisearetusel järgmistes põlvkondades (F_3 , F_4 jne.) ainult endataolisi järglasi ning on seega homo-



Joonis 2. Monohübriidse ristamise skeem.
(Piiperi järgi.)

sügoodid. Paljudades sisearetuse teel intermediaarseid isendeid, saame F_3 põlvkonnas fenotüübilt erinevaid järglasi samas arvulises vahekorras kui põlvkonnas F_2 .

Seega on mõlemal juhul 50% F_2 esindajatest hübriidid, 25% ühe ja 25% teise vanema taolised homosügoidid. Skemaatiliselt on monohübriidne ristamine kujutatud joonisel 2. Kollaste hernesega puhta sordi genotüübi valem kollase värvuse suhtes on BB , rohelist hernesega puhtal sordil bb . Puhtasordilise BB gameetide geneetiline koostis värvuse suhtes oleks seega B , rohelistel b . Ristamisest saadud esimesel põlvkonnal (F_1) on geneetiline valem Bb . Hübriidil Bb tekib kahte liiki sugurakke, neist 50% geeniga B ja 50% geeniga b . Omavahelisel tolmllemisel võib tekkida kolm B ja b kombinatsiooni: BB , Bb ja bb arvulises vahekorras 25% BB , 50% Bb ja 25% bb . Seega on $1/4$ F_2 esindajatest homosügoidid valemiga BB , $2/4$ heterosügoidid Bb ja $1/4$ homosügoidid bb . Fenotüübilt on genotüübid BB ja Bb sarnased (kollased), sest fenotüübi määrab domineeriv geen. Kui tahame selgitada, kumma genotüübiga on tegemist, peame ristama dominantse tunnusega F_2 isendit puhtast sordist retsessiivse vanemaga (antud juhul rohelistega). Homosügootse dominantse indiviidi ristamisel saame ainult dominantse tunnusega järglasi, heterosügootse isendi korral on pooled järglased dominantse ja pooled retsessiivse tunnusega (joonis 3).



Joonis 3. Taandristamise skeem heterosügooti (F_1) ja retsessiivse vanema (P) vahel. (Piiperi järgi.)

Järgnevates põlvkondades põhjustab iga uus lahknemine hübriidsete vormide suhtelise hulga pideva vähenemise ja homosügootsete dominantsete ja retsessiivsete tunnustega järglaste hulga suurenemise. See seaduspärasus väljendub järgnevas tabelis:

Põlvkond	BB	Bb	bb
1	1	2	1
2	3	2	3
3	7	2	7
4	15	2	15
n	$2^n - 1$	2	$2^n - 1$

Mendeli III seadus (independentsi seadus). Kui puhast sordist (tõust) vanemad erinevad rohkem kui ühe tunnuse poolest, siis F_2 põlvkonnas esinevad vanavanemate tunnused kõigis võimalikes kombinatsioonides. Lähtevormide vastavate tunnuste paarid jaotuvad järglaste vahel üksteisest sõltumatult, mis ilmneb kombinatsioonide arvulistest vahekordadest.

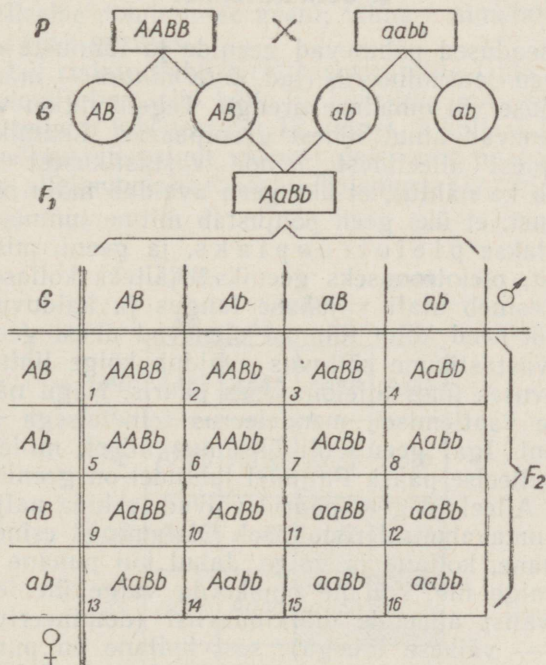
Vaatleme kõige lihtsamat juhtu — dihübriidset pärilikkust. Kui tolmutada kollaste (A) ja ümmarguste (B) seemnetega hermetaimi roheliste (a) ja kortsuliste (b) seemnetega taimede õietolmuga, siis F_1 hübriidid on kõik kollaste ja ümmarguste seemnetega ($AaBb$). Omavahelisel tolmllemisel annavad need F_2 , mis koosneb neljast fenotüübist: kollased ja ümmargused (AB), rohelised kortsulised (ab), rohelised ümmargused (aB) ja kollased kortsulised (Ab).

Nimetatud fenotüübid tekivad siinjuures kindlas arvulises vahekorras: 9 kollast ja ümmargust, 3 kollast ja kortsulist, 3 rohelist ja ümmargust, 1 roheline ja kortsuline ($9AB : 3aB : 3Ab : 1ab$).

Genotüüpide kujunemine hübriidisel ristlemisel põlvkonnas F_2 on kujutatud joonisel 4.

Näeme, et F_1 dihübriidil tekib neli liiki gameete, nende ühine misel kujuneb 16 sama sagedusega genotüüpi, millest igaüks esindab ühte F_2 isendit. Tekkinud 16 isendist 4 on homosügootsed (1, 6, 11, 16), ülejäänud (12) heterosügootsed. Heterosügootsetest 8 on monohübriidid (ühe geenipaari suhtes heterosügootsed), ühed alleelidega Aa (3, 8, 9, 14), teised alleelidega Bb (2, 5, 12, 15), neli on dihübriidid (4, 7, 10, 13).

Tekkinud isenditest kuuluvad fenotüüpi AB (sisaldavad vähemalt 2 dominantset geeni) 9 (1, 2, 3, 4, 5, 7, 9, 10, 13), fenotüüpi Ab 3 (6, 8, 14), fenotüüpi aB samuti 3 (11, 12, 15), fenotüüpi ab kuulub ainult üks genotüüp (16). Kahe tunnuse poolest erineva taime hübriidsete järglaste seas tekkis 9 erinevat genotüüpi: $AABB$, $AAbb$, $aaBB$, $aabb$, $AaBb$, $aABb$, $AaBB$, $Aabb$ ja $AaBb$.



Joonis 4. Geenide jaotus dihübriidisel ristamisel. (Piiperi järgi.)

Vastavalt nende käitumisele järgnevates põlvkondades jagunevad nad kolmeks rühmaks: 1) homosügootsed tüübid, mis järgnevates põlvkondades ei muutu (*AABB*, *AAbb*, *aaBB*, *aabb*); 2) tüübid, mis ühe tunnuse poolest on püsivad, konstantsed, teise poolest hübriidsed; 3) mõlema tunnuse poolest hübriidsed (dihübriidid).

Mendel fikseeris järgmise seaduspärasuse: kui n on sõltumatute tunnuste paaride arv, siis 3^n on erinevate genotüüpide, 4^n — nendes esinevate indiviidide ja 2^n — homosügootsete (konstantsete) genotüüpide ning 2^n — fenotüüpide arv.

Selektiooni seisukohalt on eriti tähtis asjaolu, et kui ristuvad mitme tunnuste paari poolest erinevad taimed, tekivad ka sellised homosügootsed kombinatsioonid, mis vanematel puudusid (näiteks Mendeli katstes kombinatsioonid *AAbb*, *aaBB*). Juhul kui tekkinud kombinatsioon meid mõnes mõttes huvitab, saame selliseid konstantseid vorme edasi aretada. Ristlemisel tekkinud homosügootseid uusi vorme nimetatakse neokombinatsioonideks ehk ristlusnovadeks.

4. GEEN JA TUNNUS

Mendeli seadused põhinevad geenide ja tunnuste otsesel seosel — iga geen determineerib (lad. *determinare* — määrama) ühe päriliku tunnuse või omaduse arengu. Tegelikult on vähe tunnuseid, mis olenevad ainult ühest geenipaarist. Enamik tunnuseid oleneb paljudest alleelidest, nende vastastikusest sõltuvusest. Sageli ilmneb ka nähtus, et üks geen avaldab mõju mitmele tunnusele. Nähtust, et üks geen põhjustab mitme tunnuse formeerumist, nimetatakse pleiotroopiaks, ja geeni, mis põhjustab mitut tunnust, pleiotroopseks geeniks. Näiteks kollase karvastusega hiirtel esineb alati viljakuse langus ja kalduvus rasvumisele, sest kõik need kolm tunnust olenevad ühest geenist.

Geenide vastastikune sõltuvus avaldub kõige lihtsamal kujul geenide tegevuses ühes allelomorfse paaris. Nagu nägime Mendeli seaduste vaatlemisel, mendeleerus teineteisega ainult kaks alleelset geeni. Igal geenil oli üksainus alleel, millega ta võib moodustada alleelse paari. Paljudel juhtudel on geenil ühe alleeli asemel mitu. Alleelsed geenipaarid võivad tekkida paljude sortide või tõugude omavahelisel ristumisel. Oletame, et esineb kolm õie värvust: punane, kollane ja valge. Juhul kui punane domineerib kollase ja valge üle, kollane omakorda valge üle, ei sobi siin kasutada tavalist alleelide märkimisviisi (domineeriv — suure, retsessiivne — väikese tähega), sest kollane on punase suhtes retsessiivne, valge suhtes domineeriv. Sel korral võetakse geenide tähistamisel sageli kasutusele indeksid, näiteks A , A^k jne. Kõikide teiste suhtes retsessiivset geeni märgitakse väikese tähega (a).

Nähtu, kus geenil esineb mitu alleeli, nimetatakse polüalleeliaks.

Mittealleelsete geenide vastastikuses sõltuvuses tuleb eristada kolme juhtu: komplementaarsus, epistaas ja polümeeria.

Geenide komplementaarsus on nähtus, mille puhul mittealleelsed geenid, esinedes eraldi, ei avaldu fenotüübis; kui aga need nn. komplementaarsed geenid esinevad koos, põhjustavad nad teatud tunnuse ilmumist. Näiteks ristates kahte erinevat valgeõielist lillhernesorti on kõik F_1 hübriidid punaseõielised, F_2 põlvkonnas toimub lahknemine, esineb 9 punaseõielist, 7 valgeõielist. Taoline nähtus tuleneb sellest, et üks algsort on genotüübiga $AAbb$, teine $aaBB$. Dominantsed alleelid A ja B eraldi esinedes ei suuda punast värvust esile kutsuda, kui nad aga esinevad koos, tekib nende koosmõjul punane värvus. Hübriididel F_1 põlvkonnas moodustub genotüüp $AaBb$, seega õite punane värvus. Teises põlvkonnas moodustunud neljast fenotüübist kolmes (Aa , aB ja ab) on kas üks dominantne geen või puudub see hoopis, järelikult on need valgeõielised, fenotüüp AB on punaste õitega. Dihübriidse lahknemise järgi ($9AB : 3Ab : 3aB : 1ab$) tekibki fenotüüpide suhe 9:7 (kolm viimast rühma on ühesuguse fenotüübiga).

Epistaas on nähtus, kus üks dominantne geen surub maha teise mittealleelse dominantse geeni; viimast nimetatakse hüpostaatiliseks geeniks.

Näiteks kui ristata kaht kõrvitsasorti, millest üks on valge- ja teine rohelineviljaline, siis kõik F_1 hübriidid on valged. Teises põlvkonnas toimub lahknemine: 12 valget, 3 kollast ja 1 roheline. Siinjuures põhjustab valget värvust geen, mis on epistaatiline ja kuulub teise allelomorfssesse paari. Tulemust ($12:3:1$) saab sele-

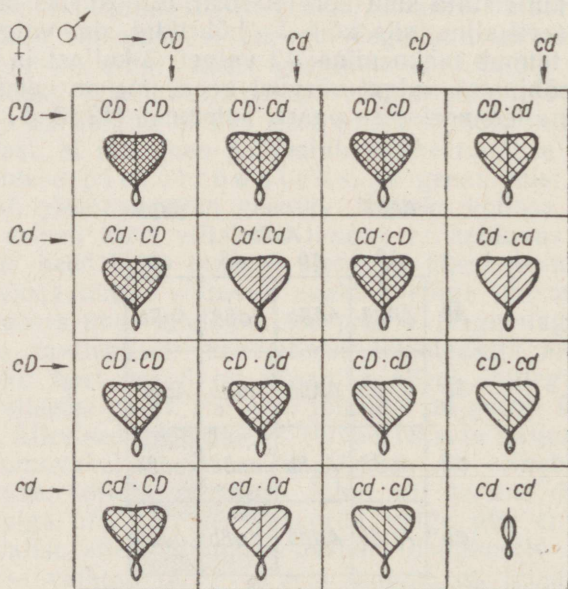
	$AABB$		$aabb$
		$AaBb$	
	AB	Ab	aB
		ab	
AB	$AABB$	$AABb$	$AaBB$
Ab	$AABb$	$AAbb$	$Aabb$
aB	$AaBB$	$AaBb$	$aaBB$
ab	$AaBb$	$Aabb$	$aabb$

Joonis 5. Epistaas, pärilikkus kahe alleelipaari koosmõjul lahkemisega 12:3:1. (Petrovi järgi.)

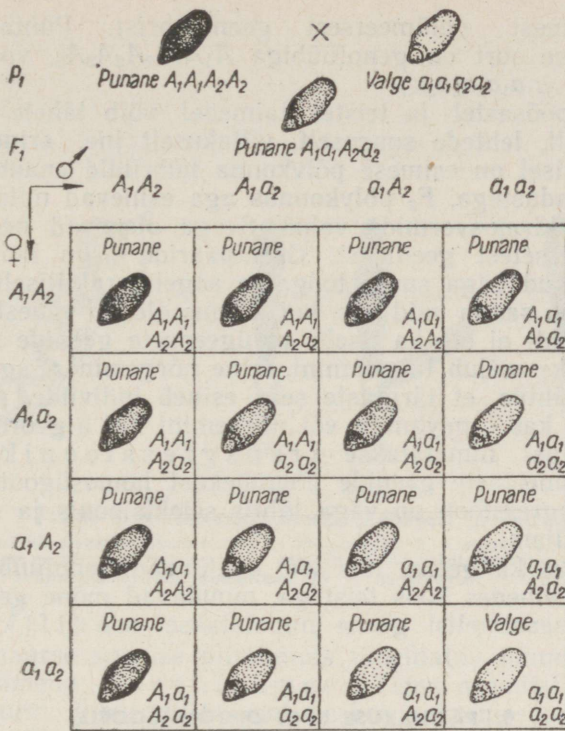
tada kui dihübriidset lahknemist proportsioonis 9:3:3:1. Kaks esimest rühma pole fenotüübis erinevad ja annavad ühise rühma 12.

Märgime geeni, mis kontrollib valget värvust, tähega *A* (tema retsessiivne alleel — *a*) ning domineeriva geeni, mis määrab kollase värvuse, tähega *B* (retsessiivne geen, mis määrab roheline värvuse — *b*). Geno- ja fenotüüpide kujunemisest epistaasi korral annab ülevaate Punnet' võrk (joonis 5). Genotüübid, kus esineb geen *A*, on valged olenemata sellest, kas esineb *B* või *b*; *a* korral on genotüübid, kus esineb *B*, kollased, roheline on viimane genotüüp (*aabb*).

Polümeeria on nähtus, kus tunnust tekitab mitu geeni-paari. Tunnust, mis on mitmest mittealleelsest geenipaarist, nimetatakse polügeenseks tunnuseks. Geene, mis koos põhjustavad ühe tunnuse formeerumist, nimetatakse polümeerseteks geenideks. Näiteks kui ristuvad kaks hiirekõrvasorti — üks kolmnurksete, teine ovaalsete viljadega, siis F_2 põlvkonnas on hübriidid kolmnurksete viljadega ja F_2 põlvkonnas toimub lahkumine vahekorras 15 kolmnurksete viljadega, 1 ovaalsete viljadega. Märgime geenid, mis põhjustavad viljade kolmnurkset kuju, *C*- ja *D*-ga, nende retsessiivsed alleelid *c*- ja *d*-ga. Ristamisresultaat on kujutatud joonisel 6.



Joonis 6. Pärilikkus kahe alleelipaari koosmõjul lahknemisega 15:1 (polümeeria). (Petrovi järgi.)



Joonis 7. Värvitooni kujunemine F_2 põlvkonnas kahe alleelipaari mõjul (polümeeria). (Petrovi järgi.)

Hiirekõrval polümeersete geenide mõjul formeerunud tunnus on kvalitatiivne ning seetõttu lahkumise F_2 põlvkonnas lihtne ja selge (15:1). Sel juhul kui polümeerised geenid mõjuvad tunnusele, mis on kvantitatiivne, pole lahkumise kaugelki nii selge ja lihtne. Näiteks ristates punaseteralist nisusorti valgeteralisega on F_1 hübriidid punaseteralised, F_2 põlvkonna hübriididest 15 punaseteralised, 1 valgeteraline. Punaseteralised ei ole sugugi ühetaolised — esineb värvust tumepunasest kuni helepunaseni. Siinjuures on värvuse toon dominantsete geenide arvust genotüübis. Märkides ühe polümeerse dominantse geeni A_1 -ga, teise A_2 -ga (polümeersete geenide korral märgitakse tavaliselt mittealleelsed geenid numbriliste indeksitega), võib kujutada seda ristumist nii, nagu on kujutatud joonisel 7.

Mõnede punaseteraliste ja valgeteraliste nisusortide ristamisel toimub teises põlvkonnas lahkumise vahekorras 63:1, kusjuures punaste toonide üleminek on veelgi sujuvam. Siin on olnud

värvus kolmest polümeersest geenipaarist. Puhtast liinist punaseteraline sort on genotüübiga $A_1A_1A_2A_2A_3A_3$, valgeteralise genotüüp on $a_1a_1a_2a_2a_3a_3$.

Puudel, põõsastel ja teistel taimedel võib tähele panna, et kõrguskasvult, lehtede suuruselt, viljakuselt jne. erinevate taimede ristamisel on esimese põlvkonna hübriidid enamasti vahepealsete omadustega, F_2 põlvkonnas aga esinevad mitmesugused üleminekud äärmusvormide vahel. Seega olenevad need tunnused polümeersest geenidest. Geenipaaride arvu kindlakstege mine on seotud väga suure tööga ja sageli praktiliselt võimatu. Tulemusi võib saada vaid siis, kui tunnus oleneb vähestest geenipaaridest. Tihti ei ole ka lisaks polügeensete geenide mõju ühesugune — üks mõjub tugevamini, teine nõrgemini. Sageli ilmneb ristamisel nähtus, et järglaste seas esineb indiviide, millel tunnus avaldub kas tugevamini või nõrgemini kui algvormidel. Nii-sugust nähtust nimetatakse transgressiooniks ja see tuleneb polümeerse geenide üleminekust homosügootsesse olukorda. Transgressioon on väga tähtis seleksioonis ja sellel peatume veel hiljem.

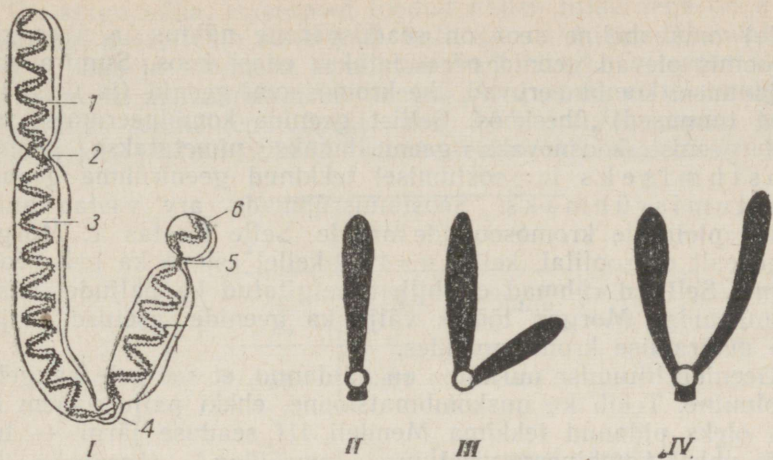
On olemas ka geene, mis ise avaldavad fenotüübile vähest mõju, kuid esinedes koos teistega, muudavad mõne geeni efekti. Selliseid teiseastmelisi geene nimetatakse modifikaatoriteks.

5. PÄRILIKKUSE KROMOSOOMITEORIA

Kromosoomide ehitus. Teatavasti moodustuvad raku jagunemise eel raku tuumast kromosoomid. Siinjuures on igal liigil kindel kromosoomide arv ja kuju. Ühes tuumas olevat kromosoomide komplekti nimetatakse garnituuriks. Kromosoomide arv on sugurakkudes kaks korda väiksem kui keha teistes rakkudes. Sugurakkudes olevat kromosoomide arvu nimetatakse haploidseks ja seda tähistatakse tähega n . Sügoodis, mis tekib sugurakkude ühinemisest (ja sellest tekkinud keharakkudes), on kromosoomide arv diploidne ($2n$).

Kromosoomid muutuvad nähtavateks pooldumisprotsessi alguses. Jagunemise alg- ja lõppstaadiumis on kromosoomid niidikuju lised, keskmistes staadiumides on nad pulga- ja kruvikujulised. Pooldumisprotsessi alguses muutuvad kromosoomid nähtavaks pikkade keerdunud niitidena, mis spiraliseerudes annavad kromosoomile iseloomuliku kuju ja suuruse. Spiraliseerunud kromosoomil võime eristada sisemist, telge moodustavat niiti — kromoneemi — ja seda katvat maatriksit. Kromoneemi piki-pooldumisel kattub kumbki telgniit oma maatriksiga ja kromosoomis on eristatavad kaks pikipoolt — kromatiidid.

Sissenõrdunud (maatriksita) kohti kromosoomidel nimetatakse soonisteks. Sageli on enam-vähem kromosoomi keskel



Joonis 8. Kromosoomi skeem (Lobaševi ja Petrovi järgi):

1 — kromatiidi sisemine struktuur: 1 — kromoneem; 2 — soonis; 3 — maatriks;
 4 — esimene soonis; 5 — soonis; 6 — satelliit. II — akrotsentriline kromosoom.
 III — submetatsentriline kromosoom. IV — metatsentriline kromosoom.

asuva primaarse soonise piirkonnas täheldatav ümmargune kromoneemi jämend — tsentromeer. Tema asendist sõltub kromosoomi vorm. Juhul kui ta asub keskel ja kromosoomi mõlemad pooled ehk õlad on ühepikkused, on tegemist metatsentrilise kromosoomiga; asub ta ühele otsale lähemal, nimetatakse kromosoomi submetatsentriliseks. Kui tsentromeer on ühe otsa lähedal, on kromosoom kepikujuline (akrotsentriline). Vahel on kromosoomil veel teine soonis, mille poolt eraldatud osa nimetatakse satelliidiks (joonis 8).

Diploidse kromosoomide arvu korral on kaks kromosoomi alati ühesuguse ehitusega — teisikud. Kahte sarnast kromosoomi nimetatakse homoloogilisteks kromosoomideks. Mittehomooloogilised kromosoomid on ehituselt erinevad. Loomadel on ühe sugupoole esindajatel ühes paaris kromosoomid erinevad: üks on tunduvalt pikem kui teine. Neid nimetatakse sugukromosoomideks (heterokromosoomid) ning märgitakse tähega X ja Y. Putukatel ja imetajatel on paaritud kromosoomid isaste rakkudes, kusjuures emasloomade rakkudes on kaks ühesugust X-kromosoomi. Ka paljudel kahekojalistel puudel on emaseksplaridel kaks X-kromosoomi.

Geenide seos. Pärast Mendeli reeglite uuestiavastamist leiti, et Mendeli III seadus ei pea sageli paika: sugurakkude moodustumisel ei toimu geenide vaba kombinatsiooni. Teatud geenid on omavahel seotud. Mitmed mittealleelsed geenid omavad tendentsi esineda koos. T. Morgan näitas, et geenide (tun-

nuste) omavaheline seos on seaduspärane nähtus ja ühes kromosoomis olevad geenid pärandatakse edasi koos. Sugurakkude pooldumisel kombineeruvad ühe kromosoomi geenid (ja neist tingitud tunnused) üheskoos. Sellist geenide kombineerumist mitmest geenist koosnevaks geenirühmaks nimetatakse geenide seostumiseks ja seostumisel tekkinud geenirühma geenide seostumisrühmaks. Seostumisrühmade arv vastab antud liigi haploidsele kromosoomide arvule. Selle tõestas T. Morgan kõigepealt drosofiilal, kellel $n=4$ ja kellel esineb ka neli seoste rühma. Sellised rühmad on hiljem selgitatud ka paljudel teistel organismidel. Morgan töötas välja ka geenide asetuse järjestyse määramise kromosoomides.

Geenide liitumise uurimine on näidanud, et see pole kaugeltki absoluutne. Tekib ka uuskombinatsioone, ehkki palju vähem kui neid oleks pidanud tekkima Mendeli III seaduse järgi — tunnuste vabal kombineerumisel.

W. Bateson ristas kaht lillhernesorti, millest üks oli lillade õitega (B), teine punastega (b). Teiseks erinevaks tunnuseks oli tolmutera ehitus: esimesel olid piklikud tolmuterad (L), teisel ümmargused (l). F_1 järglased olid kõik lillade õite ja piklike tolmuteradega ($BbLl$). Mendeli järgi oleks F_2 põlvkonnas pidanud tekkima 4 fenotüüpi vahekorras $9BL:3Bl:3bL:1bl$.

Tegelikult saadi vahekord $4831BL:390Bl:393bL:1338bl$, seega lähedane suhtele $177:15:15:49$. Suhe näitab, et gameete ei tekkinud võrdselt suhtega $1:1:1:1$, vaid gameete BL ja bl tekkis tunduvalt rohkem kui gameete uuskombinatsiooniga Bl ja bL . Millises arvulises vahekorras neid tekkis, saab selgeks Punnet' ruudu abil, kui tähistame erinevuse näiteks tähega n .

♀ \ ♂	nAB	$1Ab$	$1aB$	nab
nAB	n^2	n	n	n^2
$1Ab$	n	1	1	n
$1aB$	n	1	1	n
nab	n^2	n	n	n^2

Summeerides üheilmelised genotüübid, leiame fenotüüpide vahekorra F_2 põlvkonnas:

$$(3n^2 + 4n + 2)AB$$

$$(2n + 1)Ab$$

$$(2n + 1)aB$$

$$(n^2)ab$$

On kerge näha, et eespool toodud näites lillhernega on $n=7$. Juhul kui $n=1$, tekib suhe $9AB:3aB:3Ab:1ab$, see tähendab, et seos puudub ja tunnused kombineeruvad vabalt. On seos täielik, siis gameete uuskombinatsioonidega (Ab ja aB) ei teki ning F_2 põlvkonnas saame fenotüüpide suhte $3AB:1ab$; kusjuures genotüüpe tekib $1AABB:2AaBb:1aabb$ (esimesed kaks on fenotüü-

	♂	AB	ab
♀	AB	$AABB$	$AaBb$
	ab	$AaBb$	$aabb$

bilt sarnased). Analüüsival taandristamisel (ristame F_1 põlvkonda retsessiivse vanemaga) moodustub täieliku seose korral kaks tüüpi järglasi AB ja ab suhtega $1:1$.

Eelmisel juhul olid omavahel seotud domineerivad ja retsessiivsed tunnused. Juhul kui seotud on domineeriv ja retsessiivne geen, saame F_2 fenotüüpides teised suhted. Näiteks kui ristata violetsete õite ja ümmarguste tolmutteradega puhas lillherne-sorti punaste õite ja piklike tolmutteradega puhta sordiga ($BBll \times bbLL$), siis F_2 põlvkonnas saame fenotüüpide suhte $129BL:63Bl:63bL:1bl$. Pole raske näidata, et siin on gameete domineeriva ja retsessiivse tunnuse kombinatsiooniga (Bl ja bL) 7 korda rohkem.

Tõestuseks kasutame Punnet' ruutu.

	♂	$1AB$	nAb	naB	$1ab$
♀	$1AB$	1	n	n	1
	nAb	n	n^2	n^2	n
	naB	n	n^2	n^2	n
	$1ab$	1	n	n	1

F_2 põlvkonnas saame sel korral fenotüüpide suhte:

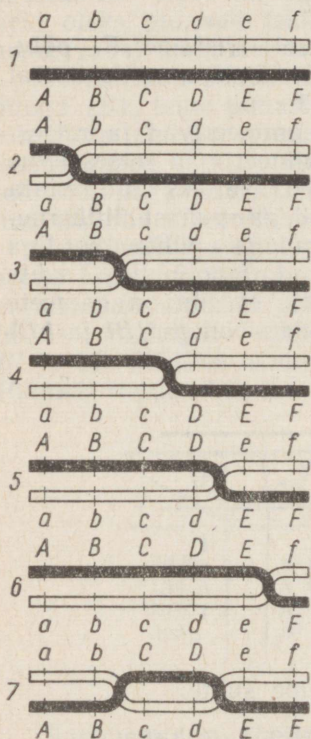
$$(2n^2 + 4n + 3)AB : (n^2 + 2n)Ab : (n^2 + 2n)aB : 1ab.$$

Geenide siirdristumine (konjugatsioon) ehk *crossing over* on põhjuseks, miks, vaatamata geenide seosele, uuskombinatsioonid ikkagi tekivad. Geenide siirdristumine toimub meioosi profaasis ja kõikidel neil organismidel, kellel esineb meiosis ja rekombinatsioonid. Mehhanism ise seisab selles, et

homoloogilised kromosoomid lähenevad paariti teineteisele, liibuvad teineteise külge ja moodustavad bivalente. Et kumbki kromosoom koosneb kahest kromatiidist, tekib kromatiiditetraad. Selliseid bivalente tekib rakus arvult n (kromosoomide haploidne arv). Kromosoomide arvu sellist näivat kahekordset vähenemist nimetatakse pseudoreduktsiooniks. Teatud kohtades liituvad naaber-kromatiidid tugevamini ja moodustavad *kiasmee*, kus kromosoomid võivad katkeda ja uuesti liitudes omandada homoloogilise kromosoomi osi, s. o. homoloogilised kromosoomid just nagu vahetavad omavahel osi (ja nendes osades asuvaid genee). Peale selle moodustavad need kromosoomid meiosis erinevaid gameete. Kui heterosügootse organismi üks kromosoom sisaldab

genee *A* ja *B*, teine kromosoom genee *a* ja *b*, siis ilma siirdristumiseta moodustuksid ainult gameetid *AB* ja *ab*. Kui samadel isenditel toimus geenide *A* ja *B* (samuti *a* ja *b*) vahel kromosoomi katkemine, siis tekib veel kaks tüüpi gameete geenidega *Ab* ja *aB*. Lähtudes kromosoomide ristumise teooriast, määras Morgan ka geenide lokaliseerumise kromosoomis. On selge, et mida lähemal näiteks *A* ja *B* teineteisele asuvad, seda väiksem on tõenäolisus, et kromatiid katkeb nende vahelkohalt. Kui uskumiskombinatsioonide protsent on väike (läheneb nullile), siis geenid asuvad lähestikku ja lahkuvad siirdristumise tulemusel harva teineteisest: seos nende vahel on peaaegu kindel. On uskumiskombinatsioonide protsent kõrge, läheneb 50-le, siis asuvad geenid teineteisest kaugel ja satuvad kergesti teise kromosoomi — nad ei ole teineteisega peaaegu üldse seotud. Morgani reegli järgi pärandatakse ühte kromosoomi lokaliseerunud geenid edasi koos, kusjuures seose tugevus on nendevahelisest kaugusest.

Morgan soovitas väljendada geenidevahelist kaugust nendevaheliste konjugatsioonide arvu protsentide järgi. Kui konjugatsioon kahe geeni vahel toimub 1%-il uue gameedi moodustumise juhtudest, siis A. S. Serebrovski ettepanekul on nendevaheline kaugus I morganiid.



Joonis 9. Geenide siirdistumise skeem:

1-6 — geenide vahetuse võimalused lihtsal siirdistumisel; 7 — kahekordne geenivahetus kahekordsel siirdistumisel. (Piiperi järgi.)

Uurides geenidevahelisi kaugusi, tegi Morgan kindlaks, et kui näiteks geenide *A* ja *B* vaheline kaugus on 15, kaugus *B* ja *C* vahel 10, siis *A* ja *C* vaheline kaugus on kas *AB* ja *BC* vaheliste kauguste summa või nende vahe. See on võimalik vaid sel juhul, kui geenid *A*, *B* ja *C* asuvad kromosoomis lineaarselt. Nimetatud reegel on leidnud üldist kinnitust ja seda võib väljendada järgmiselt: kui geenide *A* ja *B* vaheline kaugus on *n* ning *B* ja *C* vaheline kaugus *m*, siis *A* ja *C* vaheline kaugus on kas $n+m$ või $n-m$. Esimesel juhul on geenide järjestus $A-B-C$, teisel $A-C-B$. See on aluseks nn. kromosoomikaartide koostamisel. Kaartidel märgitakse geenide asukohad kromosoomil. Geenide seost ja siirdristumist võivad segada mitmesugused kromosoomide muutused. Skemaatiliselt on geenide siirdristumine kujutatud joonisel 9.

6. KROMOSOOMID PUITTAIMEDEL

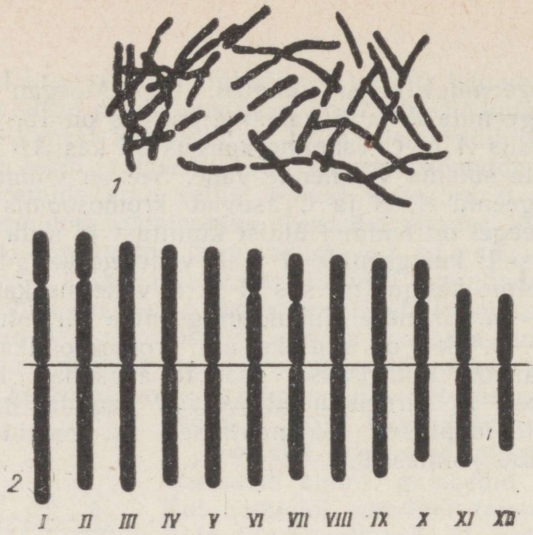
Kromosoomide uurimiseks valmistatakse preparaadid taimeorganitest, kus toimub intensiivne rakkude pooldumine. Selleks on eriti sobivad idanevate seemnete idujuurte tipud. Juuretippude saamiseks idandatakse seemneid idandamisaparaadil filterpaberil. Lõigatud idujuurte tipud asetatakse fikseerimislahusesse. Kasutatakse peamiselt Navašini ja Carnoy fiksaatorit. Navašini fikseerimislahuse koostis on järgmine: 10 osa 1%-list kroomhappelahust, 4 osa 40%-list formaliinilahust, 1 osa jää-äädikhapet. Carnoy fiksaator: 6 osa 96%-list etüülalkoholi, 3 osa kloroformi, 1 osa jää-äädikhapet. Esimeses hoitakse objekti pimedas 24 tundi, teises 2...12 tundi.

Navašini fiksaatori kasutamisel tuleb objekti pärast fikseerimist pesta jooksvas vees 1...4 tunni jooksul. Pärast pesemist hoitakse materjali järgemööda 20-, 40-, 60- ja 80%-lises etüülalkoholis (igas 30 minutit); Carnoy fiksaatori korral pestakse objekti 80%-lise etüülalkoholiga, mida vahetatakse kolm korda, hoides selles materjali iga kord 1...2 tundi.

Pestud materjali hoitakse 70...80%-lises etüülalkoholis.

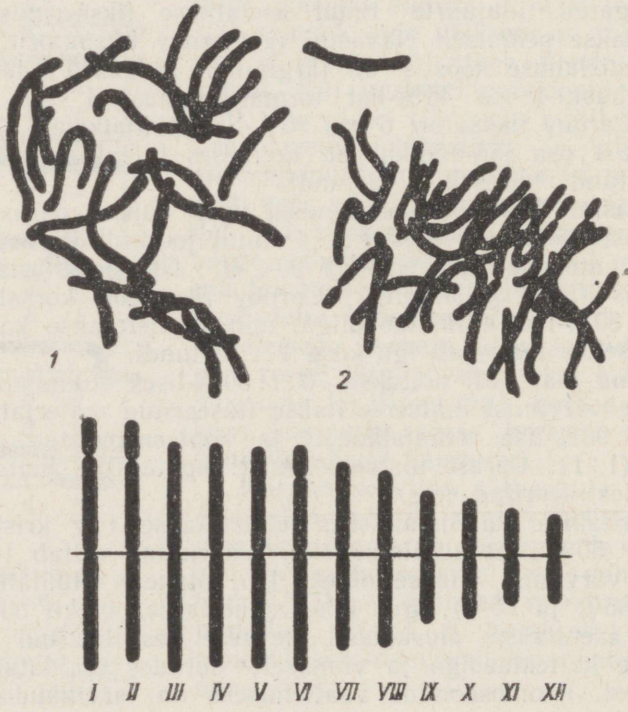
Enne värvimist matsereeritakse fikseeritud materjali 10...30 minutit 96%-lise etüülalkoholi ja kontsentreeritud soolhappe segus (1:1). Pärast matsereerimist loputatakse materjal kaks korda destilleeritud vees.

Värvilahuse valmistamiseks lahustatakse 1 g kristallvioletti 100 cm³ 50%-lises etüülalkoholis. Värvimine vältab 10 minutit. Pärast värvimist viiakse objekt läbi alaneva etüülalkoholi rea (70%, 35% ja 15%), igas lahuses hoitakse objekti 30 sekundit. Objekt asetatakse alusklaasil olevasse destilleeritud vee tilka, kaetakse kattedklaasiga ja viimasele surudes eraldatakse rakud üksteisest. Kromosoomide vaatlemiseks on tarvilikud metafasi



Joonis 10. Hariliku männi kromosoomid (Rootsis):

1. Metafaas, töödeldud kolhitsiiniga 2 tunni jooksul;
 2. Idiogramm (kromosoomid I...XII). Viiel kromosoomil on sekundaarne soonis ja satelliit. (Natarajani, Ohba, Simaki järgi.)



Joonis 11. Kromosoomid harilikul männil Tuva ANSV-s. Satelliitidega kromosome on kolm. (Pravdini järgi.)

ekvatoriaalplaadiga rakud, kus kromosoomid asetsevad bivalentidena.

Esitatud nn. klassikaliste meetodite korral saab küll häid tulemusi, kuid nad on väga töömahukad. Puuliikide kromosoomide fikseerimiseks ja värvimiseks kasutatakse järjest enam lihtsamaid ja küllalt häid tulemusi andvaid atsetokarmiini- ja ortseiini-meetodit, neist eriti häid tulemusi on andnud viimane. Selle meetodi puhul lahus üheaegselt fikseerib ja värvib kromosoomi. Preparaadi valmistamisel asetatakse värske materjal alusklaasil lahusesse ja kaetakse katteklasaiga. Preparaati kuumutatakse, kuni värvilahus katteklaasi all hakkab keema. Happeline värvilahus ja kuumutamine lagundavad rakkõ siduva vaheaine ja seetõttu on võimalik saada, ettevaatlikult katteklasaile surudes, üherakukihilist preparaati.

Standardne lahus sisaldab 1% ortseiini 45%-lises äädikhappes, mille valmistamisel lahustatakse 1 g ortseiini 45 ml kuumas (peaaegu keevas) jää-äädikhappes. Seejärel lastakse lahus jahtuda ja lisatakse 55 ml destilleeritud vett. Lahus segatakse hoolikalt ja filtreeritakse. Juuretippude uurimisel lisatakse rakkude pehmendamiseks ja eraldamiseks 10 ml lahusele 1 ml normaalset soolhapet.

Nagu mitmed uurimused on näidanud, on puudel kromosoomide haploidne arv (n) enamasti 12 või rohkem. Okaspuudel on kromosoomide tavaliselt 10...13, lehtpuudel 8...11. Mida enam on kromosoomi, seda väiksemad nad on. Eriti väikesed on kromosoomid paplitel, pajudel, pärnadel ja kaskedel. Suuremad on kromosoomid okaspuudel.

Puuliikide kromosoomide eristamisel kasutatakse järgmisi näitajaid:

- 1) õlgade pikkus ja kromosoomi üldpikkus;
- 2) lühema õla suhe pikemasse õlga;
- 3) kromosoomi suhteline pikkus (%-des karüotüübi kromosoomi keskmisest pikkusest);
- 4) sooniste esinemine.

Tabelis 1 on toodud kromosoomide arv mitmesugustel puu- ja põõsaliikidel. Puuliikide puhul on tavaline, et mitmetes perekondades on kromosoomide arv võrdne, näiteks mändidel 12 ($2n=24$). 24 kromosoomi on ka kuuskedel, nulgudel ja lehistel. Mõnede perekondadele on aga iseloomulik teatud põhiarvu esinemine, kusjuures osal liikidel ületab kromosoomide arv põhiarvu teatud arvu kordselt. Näiteks kaskedel esineb arvu 28 (põhiarv) kõrval veel 56 ja 84. Samal liigil võib olla vorme ja teiseid, mille kromosoomide arv ületab põhiarvu teatud arv korda.

On ka mitme põhiarvuga perekondi, näiteks sirel — 44, 46 ja 48. Sageli on lähedased perekonnad ühesuguse kromosoomide arvuga, kuid kromosoomide arvu järgi ei ole võimalik otsustada

Kromosoomide arv puuliikidel Seitzi, Tischleri ja Darlingtoni järgi
(Rohmeder, Schönbach, 1959)

Puuliik	n	2n	Märkusi
<i>Sequoia gigantea</i>	11	22	
" " polüploid		44	tetraploid
<i>Sequoia sempervirens</i>		66	heksaploid
<i>Thuja occidentalis</i> ja <i>T. orientalis</i>	11	22	
<i>Ginkgo biloba</i>	12	24	
<i>Taxus baccata</i>	12	24	
<i>Tsuga (canadensis, caroliniana, diversifolia)</i>	12	24	
<i>Abies sp.</i>	12	24	
<i>Picea sp.</i>	12	24	
<i>Larix sp.</i>	12	24	
<i>Larix decidua</i> × <i>occidentalis</i>		36	triploid kunstlikust ristamisest
<i>Pinus sp.</i>	12	24	
<i>Pseudotsuga taxifolia</i>	13	26	
<i>Carpinus betulus</i>	8	16	
" " kohalikud			
rassid Kesk-Euroopas		32 ja	tetraploid ja okto-
		64	ploid
Põhja-Skandinaavias		64	oktoploid
var. <i>fastigiata</i>		64	oktoploid
<i>Caragana arborescens</i>	8	16	
<i>Euonymus europaea</i>	8	64	oktoploid
<i>Cornus mas</i>	9	18	
<i>Cornus alba, sanguinea</i>	11	22	
<i>Rhamnus frangula</i>	10 ja	20 ja	
	13	26	
" <i>cathartica</i>	12	24	
<i>Fagus sylvatica</i>	12	24	
<i>Quercus</i> (enamik liike)	12	24	
<i>Laburnum vulgare</i>	12	48	tetraploid
<i>Acer (campestre, saccharum, negundo jt.)</i>	13	26	
<i>Acer platanoides</i>		26 ja	triploid
		39	
<i>Alnus incana, viridis, rubra</i>	14	28	
<i>Alnus glutinosa</i>		28	
" " "		42	triploid (saadud ainult kunstlikult)
		56	tetraploid
<i>Betula (verrucosa, nana, humilis, lenta)</i>	14	28	
<i>Betula (pubescens, pumila)</i>		56	tetraploid
<i>Betula pubescens</i> × <i>verrucosa</i>		42	triploid
<i>Corylus (avellana, colurna)</i>	14(7)	28	<i>C. avellana</i> 'l on üks vorm 22 kromosoomiga
<i>Ulmus (carpinifolia, glabra, hollandica, japonica, laevis, pumila)</i>	14	28	
<i>Morus (alba, atropurpurea)</i>	14	28	
<i>Juglans (cinerea, mandshurica, nigra, regia, sieboldiana)</i>	16	32	

Puuliik	n	2n	Märkusi
<i>Crataegus (oxyacantha, monogyna, sanguinea, crus-galli)</i>	17	34	
<i>Sorbus (aria, aucuparia)</i>	17	34	
<i>Sambucus (nigra, racemosa)</i>	18	36	
<i>Populus</i> (suurem osa uuritud liikidest sektioonidest <i>Leuce</i> , <i>Aigeiros</i> ja <i>Tacamahaca</i>)	19	38	
leitud triploidid: <i>P. alba, canescens, nigra, tremula</i>		57	triploid
<i>P. tremula</i>		76	tetraploid, saadud ristamisest Rootsis
<i>Salix</i>	19 ja 22	38 ja 44	
<i>Syringa vulgaris</i>	22, 23, 24	44, 46, 47, 48	
<i>Ligustrum vulgare</i>	23	46	
<i>Fraxinus excelsior, pennsylvanica</i>	23	46	
<i>Tilia cordata, platyphyllos</i>	41	82	

ühe või teise perekonna asukohta üle puittaimede süsteemis. Ühesuguse kromosoomide arvuga perekonnad ja liigid võivad asuda süstemaatiliselt kaugel ja vastupidi, väga lähedastel perekondadel võib kromosoomide arv tunduvalt erineda.

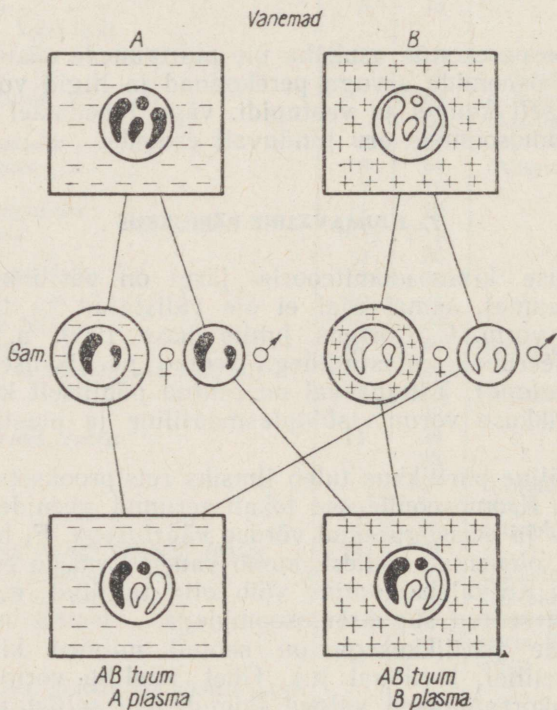
7. TUUMAVÄLINE PÄRILIKKUS

Pärilikkuse kromosoomiteooria järgi on pärilikkuses juhtiv osa raku tuumal, samal ajal ei ole välistatud ka tuumaväline pärilikkuse vorm. C. Correns juhtis juba 1909. a. tähelepanu mittemendeleeruvale, plastiididega seotud pärilikkusele imelillel (*Mirabilis jalapa*). Tänapäeval on tuntud põhiliselt kaks tuumavälise pärilikkuse vormi: tsütoplasmaatiline ja plastiidide pärilikkus.

Tuumaväline pärilikkus tuleb ilmsiks retsiprooksete hübriidide võrdlemisel. Kromosoomidesse lokaliseerunud geenide üleandmisel on emas- ja isassugurakud võrdse väärtusega. F₁ hübriidid on ühesugused, olenemata sellest, kumb vanemvorm on emas-, kumb isastaimeks. Kõrvalekaldumine võib olla tingitud ainult geenidest, mis on seotud sugukromosoomidega.

Plastiidide pärilikkusega on seotud mitmed kirjulehelised vormid (imelillel, lõvilõual jt.). Ühel imelille vormil esinevad lehtedel ebakorrapärase valged laigud. Kui sellist taime kasutada isastaimena ristamisel roheliselehelise emastaimega, on kõik järglased roheliselehelised. On emastaimeks aga kirjuleheline vorm, siis osa hübriidseid järglasi on roheliste lehtedega,

osa kirjulehelised ja kolmandatel on lehed täiesti valged. Valged taimed (albiinod) surevad juba esimestel arenemisetappidel. Valged laigud lehtedel on tingitud sellest, et osa plastiide on täielikult kaotanud võime moodustada klorofüllit ja jäävad valgeks. Raku jagunemisel jagunevad plastiidid tütarakkude vahel üksteisest olenemata ning tütararakud saavad erineva hulga rohelisi ja valgeid plastiide. Mitme jagunemise järel tekib paratamatult rakke, kus on ainult klorofüllita plastiidid ja nende kogumik lehel on nähtav valge laiguna. Sugulisel paljunemisel on plastiidid ainult munarakus. Munarakk, milles on rohelised plastiidid, moodustab üleni rohelise taim. Munarakust, kus on segi rohelised ja valged plastiidid, areneb kirjuleheline taim; munarakk, milles on ainult valged plastiidid, paneb aluse elujõuetule albiinole, mis klorofüllit puudusel peab hukkuma. Üldiselt on plastiididega seotud pärilikkusel selektsioonis teisejärguline tähtsus. Plastiididega seotud pärilikkuse kandjat nimetatakse plasmidoomiks ehk plastoomiks.



Joonis 12. Tuumaväline pärilikkuse skeem.
(Rohmederi, Schönbachi järgi.)

Tuumaväline pärilikkus võib olla tingitud ka erinevustest tsütoplasmas ja selle struktuuris. Plasmat sisaldab ainult muna-rakk, isasgameetidel puudub plasma täielikult või on teda minimaalsel määral. Juhul kui pärilikkuses ilmneb erinevusi, mis on seotud plasmaga, kalduvad retsiiprooksed hübriidid nende tunnuste osas alati emastaima poole. Skemaatiliselt on tsütoplasmaalne pärilikkus kujutatud joonisel 12.

Retsiprookne erinevus ja matrokliaania võivad esineda ka munaraku plasma indutseeritud modifikatsiooniliste muutuste korral. Modifikatsioonilisi muutusi võib põhjustada arenev muna-raku tuum, neid kutsuvad esile ka välisfaktorid. Nimetatud muutused ilmnevad ka järgneva põlvkonna fenotüübis ja sellist muutust nimetatakse predeterminatsiooniks ehk pidevalt tegutsevaks modifikatsiooniks.

Üksikjuhtudel on raske otsustada, kas tegemist on predeterminatsiooni, modifikatsiooni või plasmalise pärilikkusega. Plasmalise pärilikkuse üle saab otsustada korduvate tagasiristamisega. Retsiprookseid hübriide ristatakse mitme põlvkonna vältel esialgse isasorganismiga. Korduv tagasiristamine viib esialgse emasorganismi genoomi täielikule väljatõrjumisele ja selle asendamisele isasorganismi genoomiga. Juhul kui sealjuures retsiiprooksed erinevused säilivad, tõendab see tsütoplasmaalse pärilikkuse esinemist. Tsütoplasmaalsete pärilikkustegurite kompleksi nimetatakse plasmooniks. Puittaimede korduv tagasiristamine nõuab väga palju aega ja tööd ning on sageli praktiliselt võimatu. Seepärast on ka raske otsustada, milline omadus või tunnus oleneb plasmoonist. Mitmete andmete põhjal, mis kõnelevad retsiiprooksete hübriidide erinevusest metsapuude ristamisel, võib arvata, et paljud, selektsionääre huvitavad hinnalised omadused olenevad plasmoonist. Eriti tuleks nimetada retsiiprooksete hübriidide erinevusi kasvuenergiast, vastupidavuses külmale, seenhaigustele jt. negatiivsetele teguritele.

III. MUUTLIKKUS

1. MUUTLIKKUSE OLEMUS JA PÕHJUSED

Igas populatsioonis (ühe liigi organismide kogumik) on indiividid, sealhulgas ka puud puistus, omavahel fenotüübilt tugevalt erinevad. Võimatu on leida näiteks kahte mändi või kuuske, mis on omavahel täiesti sarnased. Peale väliselt nähtavate tunnuste esineb erinevusi ka füsioloogilistes omadustes (vegetatsiooni-perioodi pikkus, kasvukiirus jne.). Kõik organismide omadused ja tunnused alluvad muutlikkusele. Muutlikkus oleneb kahest tegurite rühmast: 1) pärilikkuse erinevusest ja 2) väliskeskonnast, kus toimub ontogenees (individuaalne areng).

Keskonnatingimustest võib nimetada kliimat ja mulda, millest sõltub taimede toitumine. Fenotüübile avaldavad tugevat mõju teised sama puuliigi esindajad, teiste liikide esindajad ning eriti mitmesugused haigused ja kahjurid.

Pärilikest faktoritest võib muutuda nii genoom kui ka plasmoon ja plastidoom.

Sageli on väga raske kindlaks teha, millised muutused on tingitud pärilikest faktoritest ja millised väliskeskonnast. Mõlema rühma mõju saab eristada, kui kasvatada ühesuguse pärilikkusega organisme erinevates tingimustes. Ühesuguse pärilikkusega on näiteks ühe klooni (ühe taime vegetatiivne järglaskond) esindajad. Kasvatades klooni esindajaid erinevates tingimustes, võime olla kindlad, et muutused nende omadustes on tingitud välisteguritest. Kasutatakse ka moodust, et ühe populatsiooni (puistu) järglasi kasvatatakse erinevates tingimustes.

Teine võimalus on kasvatada ühesugustes tingimustes erineva pärilikkusega organisme, näiteks erinevaid kloone, mõne puuliigi erinevate kohalike rasside või üksikute puude järglasi.

Väliskeskkonna mõju on kõige selgem, kui kasvatada erinevates tingimustes ühesuguse pärilikkusega materjali, näiteks pistoksi ühest papli kloonist. Pistikud tuleb võtta üheaastastest võrsetest, ühesuguse läbimõõduga ja võra samast osast. Võra erinevatest osadest pärinevate ja erisuguse jämedusega pistokste kasvuenergia on esimestel aastatel erinev.

Ristamisest tekkinud organismidel, sealhulgas ka kõikidel

metsapuudel, oleneb mitmekesisus tunnustes alati nii pärikkusest kui ka välistingimustest. Et nende mõju diferentseerida, on vaja analüüsida fenotüüpe. Enamasti saab seda teha ulatuslike katsekultuuride põhjal.

Pärikkusest tingitud muutuste korral on erinevus tingitud mitte üksnes varieeruvusest, mis on omane enamikule mõõdetavatest tunnustest (pikkus, jämedus jne.), vaid esineb ka nn. alternatiivne muutlikkus. Viimasele on iseloomulik tunnuste kahesugune, ilma vaheastmeteta avaldumine. Siia kuuluvad sellised nähtused nagu õisikute punane ja roheline värvus kuusel, terveservalised ja lõhislehelised vormid kasel, pöögil jt. lehtpuudel, rohelised ja punased lehed lehtpuudel jne.

Alternatiivset muutlikkust võib esineda teatud juhtudel ka väliskeskonna mõjul. Näiteks saab tuua hiina priimulat (*Primula sinensis*), millel õite värvus oleneb temperatuurist. Temperatuuril kuni $+30^{\circ}$ on õied punased, kui aga taime enne õitsemist hoida temperatuuril $+30 \dots 50^{\circ}$, tekivad valged õied.

2. MUUTLIKKUSE VORMID

Välistegurite mõjul tekkinud mitte päritavaid fenotüübi muutusi nimetatakse modifikatsioonideks. Modifikatsiooni korral jääb genotüüp muutumata. Siia kuuluvad näiteks varju- ja valgustaimed, tuule mõjul tekkinud vormid jne. Pärikkusest muutustest on tuntud kombinatsioonid ja mutatsioonid. Selektiooni seisukohalt on suur tähtsus viimati nimetatud pärikkel muutustel. Kombinatiivse ehk hübriidse muutlikkuse korral ei muutu geen ega moodustu uusi genee, muutub vaid järglaste geenide kombinatsioon võrreldes vanemvormidega.

Juba Darwin juhtis tähelepanu nn. paralleelsetele muutustele, mille all ta mõtles nähtust, et samasugune muutus esineb mitmel alamliigil, rassil, ühe perekonna liikidel või isegi ühe sugukonna perekondadel. Niisugusteks muutusteks on näiteks püramidaalsed vormid mitmetel puuliikidel, lõhislehelised, punaselehelised vormid jne. Selliseid muutusi ja nende tähtsust käsitles oma töödes põhjalikult N. Vavilov, kes nimetas neid homoloogilisteks muutusteks.

Darwin rõhutas eriti vastastikuse ehk korrelatiivse muutuvuse tähtsust, mis seisneb selles, et ühe organi või omaduse muutumisega kaasneb mingi teise tunnuse muutus.

Atavismiks nimetatakse nähtust, kui järglastel avaldub tunnus, mis puudus tema otsestel eellastel, kuid esines kaugematel esivanematel.

Mutatsiooniliseks muutuseks ehk mutatsiooniks (lad. *mutatio* — muutumine) nimetatakse pärikkusega seotud muutust. Mutatsioonid on suure bioloogilise tähtsusega, sest nad on materjaliks looduslikule valikule ja evolutsioonile.

3. MUTATSIIONIDE LIIGITUS

Mutatsioonide all mõistame tänapäeval tavaliselt organismide muutusi, mis on tingitud pärilikkuse muutumisest. Muutunud organismi nimetatakse mutandiks. Muteeruda võivad siinjuures organismi kõik, nii morfoloogilised kui ka füsioloogilised tunnused. Mutatsioonide ulatus võib väga suurtes piirides kõikuda: nad võivad olla väikesed, vaevalt märgatavad (pisimutatsioonid) või siis liigi tavalisest kujust või omadusest ilmselt erineva (hüppemutatsioonid). Tavaliselt on paelunud tähelepanu viimati nimetatud muutused, sest need on märgatavamad. Juba 1590. a. kirjeldas Heidelbergi apteeker Sprenger vereurmarohu vormi, mis lehtede poolest normaalsest taimest tugevasti erines. Tervet hulka hüppemutatsioone kirjeldas Darwin. Mutatsioonide ulatuslikule eksperimentaalsele uurimisele pani aluse H. de Vries 1880. aastal; ta võttis esmakordselt kasutusele ka termini mutatsioon. Peale H. de Vriesi on mutatsioone uurinud ja kirjeldanud erinevatel taime- ja loomaliikidel paljud autorid. Palju mutante võib kohata ka puude seas: kerajad, lõhislehelised, kirjulehelised, püramiid-, kääbus-, gigant- jt. vormid.

Mutatsioonid on seotud pärilikkuse edasiandmisega rakult rakule ja põlvkonnalt põlvkonnale. Organismide esialgsetel arenguetappidel oli paljunemine ebatäiuslik ja vigade tekkimine pärilikkuse edasiandmisel suure tõenäolisusega. Pärilikkuse mehhanismi täiustumisega esineb vigu palju vähem ja seetõttu võib kohata muutlikkust suhteliselt harva ja väikestes piirides.

Peab märkima, et mutatsioone põhjustavad tegurid olid kaua tundmata. Tänapäeval on selgunud, et mutatsioone võivad esile kutsuda looduslik radioaktiivne kiirgus, äärmustemperatuurid, mitmed kemikaalid, ultraviolettkiirgus, mõnede autorite arvates ka kosmiline kiirgus ja teised faktorid. Tegureid, mis mutatsioone tingivad, nimetatakse üldiselt mutageenseteks faktoriteks ehk mutageenideks. Looduslikult tekkinud mutatsioone nimetatakse spontaanseteks mutatsioonideks. Röntgenikiirte abil õnnestus 1927. a. H. Mulleril mutatsioone saada ka kunstlikult. Ka mitmesuguseid teisi mõjutusi — kiiritus, kemikaalid jne. — kasutades on saadud taimedel väga palju kunstlikke indutseeritud mutatsioone.

Spontaansete mutatsioonide esinemise sagedus on väike. Suhe muteerunud ja normaalsete sugurakkude vahel on enam uuritud organismidel 1:1000 kuni 1:10 000. Teiste sõnadega, 0,1...0,01% gameetidest on mingi geeni suhtes muteerunud. Teatud geeni muteerumise tõenäolisus on veelgi väiksem — 0,0005...0,005%.

Mutatsioonid võivad tekkida nii sugurakkudes kui ka keharakkudes. Esimesi nimetatakse generatiivseteks, teisi somaatilisteks mutatsioonideks. Generatiivsed mutatsioonid

organismil endal ei avaldu, need muutuvad nähtavaks alles järglastel. Kui mutatsioon tekib mõnes somaatilises rakus, moodustub nn. kimäär (organism, mille osad on genotüübilt erinevad). Juhul kui muteerunud rakk asub kasvukuhikus ja avaldub fenotüübis, võib moodustuda muutunud võrse. Vegetatiivsel paljundamisel paneb selline võrse sageli aluse uuele hinnalisele sordile. Somaatilise mutatsiooni näiteks on puudel ilmnevad pungavariatsioonid — üks võrse kannab erineva kujuga lehti, õisi, vilju jne. Võib arvata, et sellega seletub ka näiteks «nõialuudade» esinemine männil ja mõnel teisel puuliigil.

Muteerumata tunnuste suhtes võivad mutatsioonid olla dominantseid, intermediaarseid või retsessiivseid. Enamik senikirjeldatud mutatsioone on retsessiivsed.

Mutatsioone, mis põhjustavad organismi surma tema varajastel arenemisetappidel, nimetatakse letaalseteks mutatsioonideks. Niisugused on näiteks mutatsioonid, mis põhjustavad seemnete idanematust või seemikute hukkumist. Poolletaalsed on sellised mutatsioonid, mis ei tingi järglaste varajast hukkumist, vaid takistavad organismi paljunemist, pidurdavad emakate või tolmukate tekkimist. Fenotüübilise avaldumise järgi võib mutatsioonid jaotada kahte rühma: 1) morfoloogilised mutatsioonid on sellised, kus muutus avaldub välises kujus, muutub näiteks organite kuju, värvus jne.; 2) füsioloogiliste mutatsioonide puhul muutub mingisugune füsioloogiline omadus, näiteks kasvukiirus, viljakandvus, biokeemilised protsessid (ainevahetus), vastupidavus teatud tingimustele jne.

Kui morfoloogilised muutused on nähtavad, siis füsioloogilised on sageli väliskujus märkamatud. Selektiooni seisukohalt pakuvad enamasti suuremat huvi viimased.

Mutatsioone liigitatakse veel selle järgi, millises organismi osas või organil ta väljendub. Näiteks juuremutatsioon, lehtede mutatsioon, võra mutatsioon, klorofüllimutatsioonid jne.

Olenevalt sellest, kas mutatsiooni põhjustab kromosoomide arvu muutus, nende struktuuri muutus, üksikute geenide muutus, muutus plasmoonis või plastoomis, eristatakse järgmisi mutatsioonide tüüpe: 1) genoommutatsioonid; 2) kromosoommutatsioonid; 3) geenmutatsioonid ja 4) tuumavälised mutatsioonid.

4. GENOOMMUTATSIOONID

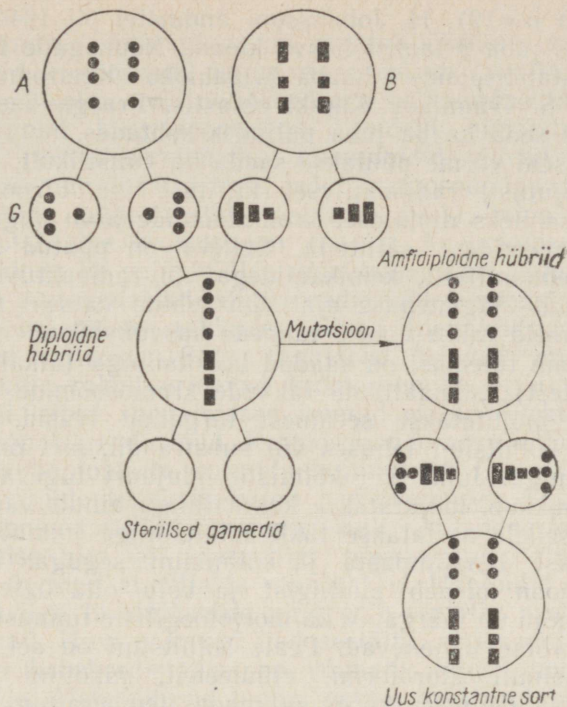
Genoommutatsioonid on muutused, mis on tingitud liigi kromosoomide arvu muutusest. Kui terve kromosoomide komplekt kordistub, nimetatakse nähtust polüploidiaks. Polüploidsete vormide keharakkudes ei ole kromosoomide arv diploidne, vaid ületab haploidse arvu kolm või enam korda. Kui kromosoo-

mide arv ületab haploidse kolm korda ($3n$), nimetame vormi triploidseks, kui neli korda ($4n$), tetraploidseks jne. Polüploidised vormid võivad tekkida kaheti: 1) mutatsiooni tõttu muutub kromosoomide arv (autopolüploidia, autoploidia) ja 2) kromosoomide arv muutub hübriididel (allopolüploidia, alloplloidia).

Polüploidial on metsanduslikus selektsioonis suur tähtsus. Polüploidised vormid erinevad diploidsetest nii morfoloogiliste kui ka füsioloogiliste omaduste poolest. Sageli suurenevad tuumade, rakkude ning koos nendega ka lehtede, õite, viljade ja teiste organite mõõtmed. Praktilist huvi pakuvad polüploidid, millel polüploidisusega kaasneb mingi hinnaline omadus. Polüploidide kasv sageli intensiivistub ja puud saavutavad suuremad mõõtmed kui diploidised vormid, mille tagajärjel tekivad nn. gigantvormid. Nimetada võib eriti triploidset haaba ja arukaske, mis on suurte lehtedega ning kõrge ja jämeda tüvega. Gigantne kasv seletub sellega, et kromosoomide arvu suurenemisel iga kromosoomi suurus jääb samaks — see tingib raku tuuma suurenemise, mis omakorda põhjustab raku suurenemise. Rakkude ühesuguse paljunemiskiiruse juures kutsus see esile organismide suurenemise. Õeldust ei saa teha järeldust, et kõik gigantvormid peaksid olema polüploidid. Gigantne kasv võib esineda ka diploidsetel vormidel, olles põhjustatud kvalitatiivsetest muutustest kromosoomides. Gigantne kasv ilmneb reeglipäraselt triploidsetel vormidel; tetraploidsetel vormidel muutuvad kromosoomid väiksemaks ning see tingib ka nende mõõtmete vähenemise ja aeglasema kasvu. Tetraploidised vormid on tavaliselt käibuskasvulised.

Sageli viljastuvad polüploidised vormid väga raskelt. Gameetide tekkimiseks peavad homoloogilised kromosoomid moodustama meiosis liitunud paare — bivalente. Madala viljakuse põhjuseks on asjaolu, et näiteks autotriploidsetel vormidel ei moodusta homoloogilised kromosoomid bivalentseid, vaid ainult trivalentseid rühmi. Kolm homoloogilist kromosoomi jaotuvad spontaanselt n trivalentseks rühmaks. Selle tagajärjel on kromosoomide arv gameetides erinev, see on enamasti ligilähedane poolele somaatilise raku kromosoomide arvule (triploidisel $\frac{3n}{2}$). Kromosoomide arvu, mis vastaks haploidsele või diploidsele, esineb harva, sagedasemad on kõik nendevahelised võimalused $n+1$, $n+2$... kuni $2n-1$. Juhul kui sellised aneuploidised gameetid võtavad osa viljastumisest (sageli on nad täiesti elujõuetud), moodustuvad aneuploidised indiviidid (vt. lk. 57). Need on tavaliselt kiratsevad, aeglase kasvuga ja väheviljakad.

Nagu teada, on liikide ja perekondade vahelised hübriidid sageli steriilsed. Põhjus on selles, et gameetide moodustumisel



Joonis 13. Amfidiiploidse hübriidi moodustumise skeem. (Rohmederi, Schönbachi järgi.)

ei teki mõlema vanema kromosoomide paarilist struktuuri. Kui aga mutatsiooni tagajärjel kõik kromosoomid kahekordistuvad, tekib võimalus bivalentide moodustumiseks, normaalseks reduktsiooniliseks jagunemiseks ning gameetide arenguks. Gameetide ühinemisest tekivad viljakandvad konstantsed järglased, nagu võib näha jooniselt 13. Vorme, mis tekivad erinevate genoomide summeerumisest ja sellele järgnevast kordistumisest, nimetatakse amfidiiploidideks. Sageli käsitletakse neid kui uusi liike.

Polüploidsete vormide intensiivse kasvu tõttu on pööratud nende aretamisele väga suurt tähelepanu. Rootsi metsateadlane-seleksionäär H. Nilsson-Ehle leidis 1935. aastal Lillö poolsaarelt triploidse haava puistu, mis koosnes ühest kloonist ja ületas tootlikkuselt tunduvalt diploidseid haavikuid. Triploidsetel haabadel olid lehed suuremad ja tumedamad kui tavalistel. Normaalsest suuremad olid ka pungad, tolmukad ja teised organid. Kromosoomide arv ulatus somaatilistes rakkudes 57-ni (tavaliselt haa-

val 38, seega $n=19$). H. Johanssoni andmetel oli 1940. aastaks leitud Rootsisis juba 9 taolist haava klooni. Nõukogude Liidus leidis 1938. aastal triploidset haaba A. Jablovkov Kostroma oblastis, 1952. aastal S. Ivannikov Kurski oblastis. Praegu kasvatatakse ja aretatakse seda haaba juba paljudes kohtades.

Polüploidseid vorme püütakse saada ka kunstlikult, kasutades keemilist mõjutust, radioaktiivset kiiritust jne. Füsioloogid on seadnud ülesandeks diploidset kromosoomide arvu sugurakkudes (eriti igasgameetides) säilitada. Selleks on püütud sugurakke mõjutada mehaaniliselt, kemikaalidega või radioaktiivse kiiritamisega rakkude jagunemise ajal. On tehtud katseid mõjustada ka vegetatiivseid rakke noorte taimede kasvukuhikus.

Kõige enam tulemusi on saadud kolhitsiiniga (alkaloid sügis- lille seemnetest). Somaatiliste rakkude kromosoomide arvu suurendamiseks mõjutatakse seemnest tärgranud idusid. Seemneid idandatakse kolhitsiini lahuses või substraadil, mis on immutatud kolhitsiiniga. Juhul kui kolhitsiin idujuurt tugevalt kahjustab ja see hakkub, mõjutatakse kolhitsiiniga ainult varre kasvukuhikut — sellele asetatakse tükk kolhitsiiniga immutatud vatti või määratakse lanoliinpasta ja kolhitsiini seguga. Kolhitsiini kontsentratsioon oleneb puuliigist ja võib olla 0,01...0,75%. Kolhitsiini mõju on märgatav ka morfoloogiliste tunnuste järgi — idujuur ja -võrse jämenevad. Peale kolhitsiini on sel eesmärgil kasutatud samuti kloroformi, etüületrit, nikotiini jt. aineid. Vahel avaldab mõju ka kõrge ja madal temperatuur. Mõnikord muutub kromosoomide arv ka haavandkoe, kalluse rakkudes.

Kolhitsiiniga mõjutamise tulemusel tekivad tavaliselt tetraploidsed vormid. H. Johansson on sel teel saanud tetraploidse mustlepa, mis oli kääbusliku kasvuga. Mirov ja Stockwell saavutasid kolhitsiiniga mõjutamisel männil kromosoomide kahekordistumise. Kõik tetraploidsed vormid on osutunud kidurakasvuliseks. Vaatamata sellele püütakse neid aretada, sest ristlusel diploidsete isenditega annavad nad triploidseid vorme, mis üldreeglinas on kiirekasvulised. Sel teel on saadud polüploidseid vorme veel kasel, kuusel, lehisel ja mitmel männiliigil. Tulemused on olnud suhteliselt tagasihoidlikud. Eifler (1955) töötles 1700 kuuseseemet (kasutas 1%-list agar-agari lahust, mis sisaldas kolhitsiini 0,25%) ja sai ainult 35 taime, millest 22 olid tetraploidsed ja äärmiselt nõrga kasvuga. C. Larsen sai triploidse hübriidi ristlusest *Larix decidua* × *L. occidentalis*, mis oli kiire kasvuga (Rohmeder, Schönbach, 1959). Siiski jääb selgusetuks kas kiire kasv oli tingitud triploidisusest või hübriidiseerimisest põhjustatud heteroosinähtusest.

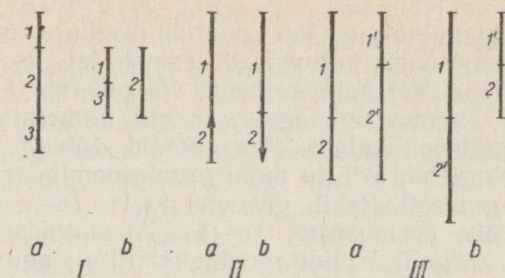
Üldiselt esineb polüploidseid vorme rohkem lehtpuudel. Okaspuudel ei ole looduses polüploidseid vorme leitud. Sagedamini kohtab polüploidseid vorme karmima, kontinentaalsema kliimaga aladel ja mägedes.

Aneuploidsus on nähtus, kui muutub üksikute kromosoomide arv. Teatud kromosoomi kjuvariant esineb tavalise kahekordse asemel ühe-, kolme- või neljakordsena või puudub täiesti. Vastavalt muutunud kromosoomidega isendeid nimetatakse mono-, tri-, tetra-, ja nullsoomikuteks. Aneuploidid võivad tekkida siis, kui meiosis mingi häire tõttu mõni kromosoomipaar satub lahkematult ühte gameeti (tekib genoom $n+1$), teine gameet vastavalt kaotab ühe kromosoomi ($n-1$). Aneuploidsed gameedid saavad tekkida ka polüploidide reduktsioonilisel jagunemisel. Viljastumisel panevad sellised gameedid aluse aneuploidsele organismile. Somaatilistes rakkudes võivad aneuploidsuse põhjusteks olla häired mitoosis. Selle tagajärjel tekivad nn. mosaiiksed isendid, mille rakud erinevad kromosoomide arvu poolest. Taimedel seni leitud aneuploidsed isendid ei ole selektsiooni seisukohalt huvipakkuvad olnud. Kromosoomide arvu vähenemine võib põhjustada haploidsete vormide kujunemist. Üks võimalus haploidsete vormide tekkimiseks on partenogenees. Teatud juhtudel saab partenogeneetilist arengut esile kutsuda, kui mõjutada emakat teise liigi või sama liigi nõrgestatud tolmuga nii, et tolm idaneb, kuid ei viljasta munarakku. Haploidid on tavaliselt nõrga kasvuga ja elujõuetud ning pole seetõttu praktikas rakendust leidnud. Huvi pakuvad nad seetõttu, et kromosoomide arvu kunstlikult kahekordistades on võimalik täiesti homosügootseid taimi saada. Metsanduses taolisi vorme veel aretatud ei ole.

5. KROMOSOOM- JA GEENMUTATSIOONID

Kromosoommutatsioonid (ka kromosoomaberratsioonid) tekiavad kromosoomide murdumisest ja murdunud osade taasühinemisest. Sellised aberratsioonid põhjustavad eeskätt muutusi geenide paigutuses ja nende vahekorras. Spontaansete kromosoommutatsioonide kõrval on saadud ka indutseeritud mutatsioone spetsiaalsete kemikaalide ja lühilainelise kiirguse toimel.

Geenide seost ja siirdristumist võivad segada mitmesugused kromosoomide muutused (joonis 14). Kromosoomide muutuste peamised tüübid on deletsioon, mille all mõeldakse kromosoomi mõnede osade kaotust, duplikatsioon — mõne osa kordumine homoloogilises kromosoomis, inversioon — kromosoomi mõni osa on ümber pööratud 180° , translokatsioon — kromosoomi osa ülekandumine mittehomoogilisele kromosoomile, tavaliselt toimub selle juures ka osade vahetamine. Muutused kromosoomides ilmnevad ka organismide fenotüübis. Kromosoommutatsioonid on sageli organismile kahjulikud. On leitud, et inversioonid ja translokatsioonid vähendavad sageli viljakust.



Joonis 14. Kromsoommutatsioonide skeem:
 I — deletsioon. II — inversioon. III — translokatsioon. (Knuunjantsi ja Lošadkini järgi.)

Kromosoomi segmendi kaotus osutub homosügootses vormis sageli letaalseks. Mitte alati pole kromosoommutatsioonid kahjulikud, põllumajanduses on kromosoommutatsioonidega saadud uusi hinnalisi odrasorte.

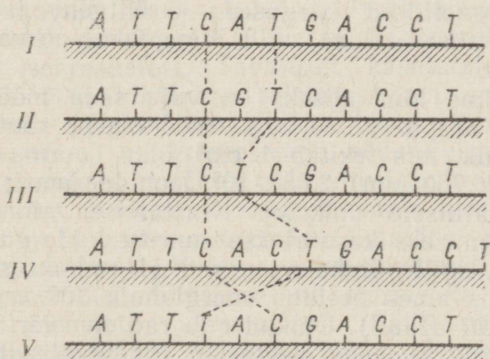
Geenmutatsioonide (ka punktmutatsioonid) aluseks on DNH muutused. DNH replikatsioonil võivad esineda vead, mis põhjustavad järglastel pärilikke muutusi. Arvatakse, et suurem osa mutatsioone tekib vigade tõttu DNH replikatsioonil, kuid on andmeid ka selle kohta, et muutused võivad toimuda DNH molekulis olenemata selle replikatsioonist (Алиханян, 1965; Дубинин, 1966). Mutatsiooni põhjuseks võib olla mõne aluse asendumine teisega, uue aluse lisandumine või mõne aluse kadumine, nagu on näidatud joonisel 15. See omakorda põhjustab muutusi valkude biosünteesis ja mõnes tunnuses või omaduses.

Mutatsioonid võivad toimuda nii haploidses kui ka diploidses rakus. Enamasti muteerub üks alleelidest. Võib tekkida juhus, et dominantne alleel muteerub retsessiivseks ($A \rightarrow a$) või vastupidi ($a \rightarrow A$), siinjuures on täheldatud ka tagasimuteerumist ($A \rightarrow a \rightarrow A$ või $a \rightarrow A \rightarrow a$). Juhtu, kus tunnust põhjustavas alleelses geenipaaris muteerub üks geen, nimetatakse monoalleelseks mutatsiooniks. Monoalleelsed mutatsioonid väljenduvad valemitega: $DD \rightarrow DR$; $DR \rightarrow RR$; $RR \rightarrow DR$; $DR \rightarrow DD$ (D — minantne; R — retsessiivne alleel).

Dialleelsel mutatsioonil muteeruvad mõlemad geenid ($DD \rightarrow RR$ või $RR \rightarrow DD$). Dialleelset mutatsiooni esineb harvemini.

Kompleksmutatsiooni korral muteerub kahes või enam geenipaaris üks paarik (näiteks $AABB \rightarrow AaBb$). Selliseid mutatsioone esineb väga harva. Enamasti osutub muteerunud geen retsessiivseks. Taoline muteerunud geen ei avaldu nor-

maalse dominantse geeni kõrval fenotüübis, vaid säilib genotüübis. Risttolmlejal taimedel võib ta varjatuna püsida paljude põlvkondade jooksul ja avaldub siis, kui juhuslikult moodustub muteerunud geenide suhtes homosügootne vorm. Nii geen- kui ka kromosoommutatsioonidel kromosoomide arv ei muutu. Geen- ja kromosoommutatsioonide eristamine on seetõttu väga raske ka tsütoloogiliste uuringute korral. Puuliikidel on teada terve hulk vorme, mis erinevad mitmete tunnuste poolest, kuid kromosoomide arv pole muutunud. Enamasti ei ole selge, kas on tegemist geen- või kromosoommutatsiooniga. Sellisteks on paljudel lehtpuudel esinevad kirjulehelised, värviliste lehtedega ja lõhislehelised vormid ning okaspuudel esinevad erineva okkavärvusega vormid. Siia kuuluvad ka paljude puuliikide püramidaal-, kitsavõralised, sambakujulised, kerajad, leina- jt. vormid. Sobivaid vorme on tavaliselt kerge vegetatiivselt paljundada ja nad on leidnud laialdast kasutamist haljastusel ja ehisaianduses. Tavaliselt käsitletakse selliseid metsapuude mutatsioone kui geenmutatsioone ja väidetakse, et kromosoommutatsioone esineb puudel väga harva. Põhjuseks võib lugeda asjaolu, et enamasti on mutante tsütoloogiliselt vähe uuritud ja ka kromosoomide struktuuri muutusi on raske selgitada. I. Aassi (1957) uurimuste järgi võib mitmel hariliku männi vormidel Norras märgata kromosoomide struktuuri muutusi, millest järeldab, et kromosoommutatsioonid esinevad sagedamini kui arvatakse.



Joonis 15. Geenmutatsioonid:

I — normaalne DNH ahel. II — aluse asendamine. III — ühe aluse kadumine. IV — uue aluse lisandumine. V — aluste ümbervahetamine. (Knuunjantsi ja Lošadkini järgi.)

6. INDUTSEERITUD MUTATSIOONID

Indutseeritud geen- ja kromosoommutatsioone kasutatakse viimasel ajal laialdaselt taimede (sealhulgas ka metsapuude) selektsioonis. Tegurid, mis mutatsioone põhjustavad, on oma olemuselt kas füüsikalised või keemilised. Füüsikalistest teguritest omavad kõige suuremat tähtsust mitmesugused kiirgused. Varsti pärast seda kui W. C. Röntgen 1895. aastal avastas kiired, mida hiljem hakati röntgenikiirteks nimetama, sai teatavaks ka nende bioloogiline toime organismidele. 1897. a. tegi Lopriore kindlaks, et kiiritamine mõjutab tolmutorude kasvu paljudel taimeliikidel. Mitmed teadlased uurisid kiiritamise mõju seemnete idandamisele (Maldiney, Thouvenin, Evler) ja leidsid, et see kiirendab idanemist. Hiljem selgus, et stimuleeriv toime on ainult kiirguse väikestel doosidel, suuremad doosid mõjuvad aga vastupidiselt (Orav, 1965). Kui Curie'd ja Rutherford avastasid, et raadiumikiirgus koosneb α -, β - ja γ -kiirtest, hakati uurima ka nende toimet pärilikkusele. Neutronikiirte avastamisel, seoses tuumafüüsika edusammudega, tõusis huvi ka nende toime vastu.

Et tunda ioniseerivate kiirguste toimet pärilikkusele ja neid selektsioonis kasutada, on tarvilikud vastavad teadmised. Siinkohal käsitletakse kiirguste kõige vajalikumaid ja olulisemaid mõisteid.

Ioniseerivad kiirgused jagunevad kahte rühma:

1) korpuskulaarsed kiirgused on väga suure kiirusega osakeste voolud. Need osakesed võivad olla positiivse laenguga vesiniku aatomituumad — prootonid, heeliumi aatomituumad — α -osakesed või negatiivse laenguga elektronid. Laenguta osakesed on neutronid;

2) elektromagnetilised kiirgused — röntgeni- ja γ -kiired — on elektromagnetilised lained, mille lainepikkus on valguse omast tunduvalt lühem.

Kiirguste toime hindamiseks on vaja seda mõõta. Elektromagnetiliste kiirguste doosi mõõdetakse röntgenites (r). [r = kiirguse hulk, mis tekitab 1 cm³ õhus normaaltingimustel (0°C ja õhurõhk 760 mm) 2,088 · 10⁹ ionide paari; see vastab ühele elektrostaatiliselt ühikule]. Kiiritamisel aines neeldunud energia väljendamiseks kasutatakse suurust kiirguse neeldunud doos, mille ühikuks on rad (1 rad on suurus, mille puhul 1 grammis aines neeldub energiahulk 100 ergi ehk 1 kg aines neeldub 0,01 džauli). Ühikud r ja rad on väärtuselt lähedased — pehmetes kudedes võetakse 1 r tavaliselt vastavaks umbes 0,9 rad-ile.

Korpuskulaarsete kiirguste (α -, β - ja neutron-) toime võrdlemiseks röntgeni- ja gammakiirtega kasutatakse röntgeni bioloogilist ekvivalenti (RBE) — doos, mille mõju bioloogilisele objektile on niisama suur kui doosil 1 r. Bioloogilise ekvivalendi mää-

ramiseks peame teadma kiirgustüübi suhtelist bioloogilist efektiivsust. Grodzenski (Гродзенский, 1963) järgi on β -osakeste suhteline bioloogiline efektiivsus 1, alfaosakestel 10, aeglastel neutronitel 3, kiiretel neutronitel 10 jne. Toodud suurused on muidugi ligilähedased ja sõltuvad objektist, kiiritamise tingimustest ja valitud näitajatest. Efektiivsus sõltub ka doosi võimsusest. Võimsuse ühik on röntgen/minutis.

Seoses ioniseerivate kiirguste kasutamisega on tekkinud uus selektsiooni liik — radiatsioonselektsioon. Kiiritamisega saadud sorte nimetatakse «kiirgussortideks». Kultuurtaimedel hakkasid massiliselt kasutama kiiritust mutatsioonide saamiseks Rootsi teadlased A. Gustafsson ja H. Nilsson-Ehle juba käesoleva sajandi 30-ndate aastate alguses (Orav, 1965). Massiliseks muutus kiirguste rakendamine väga paljudes maades pärast seda, kui hakati kasutama kunstlikult toodetud radioaktiivseid isotoope, põhiliselt radioaktiivset koobaltit.

Mutatsioonide esilekutsumiseks kiiritatakse põhiliselt seemneid ja puudel pungi. Kiiritatakse ka generatiivorganeid, eriti õietolmu. Kõige rohkem kasutatakse röntgeni-, γ - ja neutronkiirgust. Peab märkima, et kiiritus annab tavaliselt hulgaliselt kahjulikke mutatsioone, kasulikke mutatsioone on saadud vaid üksikjuhtudel. Vaatamata sellele on põllumajanduses saadud ja aretatakse mitmeid praktilist huvi pakkuvaid kiirgussorte, näiteks hiiglakasvuga hernes, oder, mitmed varavalmivad sordid (tomat, oder, nisu, kaer jt.), kõrgema kvaliteediga nisu-, tubaka-, mustsõstrasordid jne. Muutunud viljakuju on saavutatud õunapuul, pirnipuul, mustsõstral; õunapuul on täheldatud ka lehekaju muutusi.

Kiiritamisel tuleb arvestada, et suured doosid mõjuvad organismidele hävitavalt. Doosi, mille puhul organism hukkub, nimetatakse letaalseks doosiks (LD). Letaalne doos oleneb liigi individuaalsetest iseärasustest. Tavaliselt kasutatakse doosi, mille korral hukkub 50% kiiritatud taimedest või seemnest (LD₅₀). Mitmete autorite järgi sõltub letaalne doos liigi kromosoomide arvust: mida vähem on kromosoomide, seda kiirgustundlikum on organism. Arvatakse, et tähtis pole niivõrd kromosoomide arv kui nende suurus. Suuremate kromosoomide korral on võimalused nende mõjutamiseks suuremad. Letaalne doos sõltub ka taime arenemisastmest. Kõige vastupidavamad kiiritusele on puhkeolekus seemned. Siinjuures on oluline ka aeg, mis kulub kiiritamisest seemnete idanemiseni. Säilitamisega tugevneb kiirguse kahjustav toime. Kiirituse toime oleneb veel temperatuurist, niiskusest ning õhu koostisest kiirituse ajal ja pärast seda. Nimetatud faktorite mõju sõltub liigist ja seemnete seisukorrast.

Peale letaalse doosi kasutatakse veel mõistet kriitiline doos. Selle all (Gustafsson) mõeldakse doosi, mille korral päri-

like muutuste arv on suurim, kuid ellujäänud taimede hulk on veel küllalt suur ja võimaldab läbi viia valikut (enamasti LD₅₀).

Gustafssoni järgi on kriitiline doos (LD₅₀) kuuse- ja männiseemnetel 600...900 r, mustal lepal 5000...10 000 r. Ka sellest selgub, et suurte kromosoomidega puuliigid on kiirituse vastu tundlikud. J. Gailis (Гайлис, 1965) leidis, et juba doos 300 r vähendab okaspuuseemnete idanevust, samuti avaldus seos kuuseseemnete 1000 seemne kaalu ja vastupanuvõime vahel: mida raskemad seemned, seda suurem oli vastupanu kiiritusele. Meil tehtud katsetes männiseemnetega oli kuivadel seemnetel absoluutse idanemisprotsendi järgi LD₅₀ 410 r. Enne kiiritamist leotatud seemnetel oli LD₅₀ 1250...2500 r, kusjuures suurema niiskusesisalduse korral oli seemnete vastupanuvõime kiiritamisele suurem.

Nagu näitavad mitmed uurimused, on kiiritamisele tundlikud okaspuud; vastupidavad on paplid, remmelgas, okaspaju ja mitmed teised lehtpuud ja põõsad. Et saada rohkem mutante, tõstetakse puuliikidel doosi vahel niivõrd, et säilib vaid 20...40% kiiritatud seemnetest. Mutatsioonide tekkimisel ei ole oluline, kas doos antakse korraga või järgukaupa — tähtsust omab ülddoos.

Seni saadud kogemuste järgi saab metsapuudel kiiritamisega mutatsioonide sagedust tõsta. Kahjuks on suurem osa mutante praktilise väärtuseta — mutatsioonid on enamasti organismile kahjulikud. Seepärast peab kiiritama suurt hulka seemneid, et saada mõni meid huvitav mutant. Enamik geenmutatsioone on retsessiivsed ja nad avalduvad alles X₂ põlvkonnas (kiiritatud organismide järglaskonnad märgitakse X₂, X₃ jne.). See raskendab tunduvalt tööd metsapuudega, mis hakkavad vilja kandma enamasti alles aastakümnete möödudes.

O. Schröck leidis 1948. a. Waldziefersdorffis kiiritatud soo- ja arukase seemnetest kasvatatud umbes 7000 taime seas X₁ põlvkonnas seitse klorofüllil ja kaks hargnemise mutanti (Rohmeder, Schönbach, 1959). Tekkinud mutandid ei ole isetolmlemisest järglasi andnud. Mutatsioone saab esile kutsuda ka õietolmu mõjutamisel röntgenikiirtega, kasutades kiiritatud tolmu kunstlikuks ristamiseks. Mutatsioonide tekitamiseks on võimalik kasutada ka ultraviolettkiiri (näiteks kõrgustikupäikeseparaadi abil), kuid ultraviolettkiired ei tungi taimede kudedesse kuigi sügavale. Ka temperatuuri järsk tõstmine põhjustab mutatsioonide sagedust. Seemneid säilitatakse pikka aega kõrgel temperatuuril. Keemilistest ainetest tingivad mutatsioone raskete metallide soolad, ipriit, formaldehüüd jt. Nende efektiivsus on väiksem kui röntgenikiirgusel ja teistel ioniseerivatel kiirgustel.

7. REKOMBINATSIOONID

Nii loodusliku kui ka kunstliku valiku lähtematerjalina on väga suur tähtsus rekombinatsioonidel. Rekombinatsioonideks nimetatakse uute geenikombinatsioonidega genotüüpe. Rekombinatsioonil geenid ei muutu, samuti ei teki uusi geene juurde, muutub ainult nende kombinatsioon. Rekombinatsioon võib toimuda geenide kombineerumise alusel kas sama genotüübi piires, sama liigi erinevate genotüüpide vahel või ka erinevate liikide vahel. Et puuliigid paljunevad põhiliselt suguliselt risttolmlemise abil, siis eespool käsitletud geneetilised protsessid (gameetide juhuslik kombineerumine, kromosoomide siirdristumine jne.) annavad pidevalt uute geenikombinatsioonidega indiviide. Kui indiviid on heterosügootne n geeni poolest, siis, nagu näitas Mendel, annab ta 2^n erinevat gameeti. Oletame, et ühe puu genotüübis on 1000 geeni ja neist igaüks on esindatud nelja alleeliga, siis võib ta moodustada 4^{1000} erineva geenikombinatsioonidega gameeti. Tekkinud gameedid kombineeruvad viljastamisel juhuslikult, mis suurendab veelgi järgneva põlvkonna geneetilist mitmekesisust. On arusaadav, et rekombinatsioon saab toimuda ainult siis, kui isendid on teatud alleelide poolest heterosügootsed. Isetolmlevatel taimedel ei saa rekombinatsioone esineda. Metsapuud on teatavasti risttolmlejad ja genotüüpide segunemisel põlvkondade vältel on saadud väga erinevaid kombinatsioone, mis on aluseks looduslikule valikule ja evolutsioonile. Erinevad kombinatsioonid on baasiks ka kunstlikule valikule. Valiku seisukohalt omavad eriti suurt tähtsust väärtuslikud püsivad kombinatsioonid (kiirekasvulised, haiguskindlad, dekoratiivsed, kvaliteetse puiduga jt.), mida saab aretada vastavate vormide korduva ristamise ja valikuga järglaste seas kuni püsivate homosügootsete vormideni. Peab arvestama, et tingituna puude pikast kasvuaegast võtab metsapuude aretamine püsivate vormideni väga palju aega ja osutub enamasti praktiliselt võimatuks. Seepärast on tähtsad tulemused, mis ilmnevad juba esimeses põlvkonnas.

IV. POPULATSIOONIGENEETIKA

1. POPULATSIOONI MÕISTE

Selektsioonis on tähtsal kohal populatsioonigeneetika, mis annab meetodid seaduspärasuste analüüsiks isendite kogumis. Populatsioonigeneetika uurib pärilikkust ja selle muutlikkust mitte indiviidi, vaid indiviidide kogumi tasemel. Populatsioonigeneetika toetub ühelt poolt teadmiste geneetikast ja teiselt poolt bioloogiliste andmete matemaatilisele analüüsile — biomeetriaale.

Populatsiooni all mõeldakse ühe ja sama liigi isendite rühma teatud territooriumil. Populatsioone uurides peame arvestama, et indiviidide rühmal on omadusi, mis puuduvad tema komponentidel — üksikutel isenditel. Teadmised populatsioonigeneetikast on vajalikud selleks, et mõista, kuidas populatsioonis olev pärilikkuse informatsioon põlvkondade vaheldusel muutub.

Peab märkima, et populatsioonil ei ole kindlalt piiritletud tähendust. Suure populatsiooni moodustab liik, näiteks harilik mänd, oma isendite kogumiga. Selline suur populatsioon koosneb osa- ehk kohalikest populatsioonidest. Populatsiooni võime käsitleda ka palju kitsamalt piiritletuna, näiteks mingi konkreetse puistu tähenduses. Seega iga suurem populatsioon koosneb omakorda väiksematest osadest, kohalikest ehk lokaalsetest populatsioonidest. Juhul kui populatsiooni erinevate osade kasvutingimused on erisugused, põhjustab looduslik valik aja jooksul selle diferentseerumise. Iga omavahel ristuv populatsioon on seotud vastavate tsütogeneetiliste protsessidega ja tekitab organisme, mille genotüüp oleneb tingimuste diapasoonist, mis on sobiv nende elutingimusteks. Igal organismide rühmal on oma arenemisajalugu, mis sõltub temale omastest geneetilistest protsessidest ja tingimustest. Tingituna erinevustest ei ole võimalik leida kaht populatsiooni, mis oleksid arenenud ühtmoodi.

Kõik suguliselt paljunevad organismid, sealhulgas ka metsapuud, moodustavad nn. mendeleeruva populatsiooni, mida võib iseloomustada kui omavahel ristuvate isendite kogumikku. Populatsiooni geneetilisel analüüsil eeldatakse, et isendid tema piirides ristuvad täiesti juhuslikult. Sellist populatsiooni

Ristumissagedus

Vanemvormide kombinatsioonid		Vanemvormide sageduse korrutis	Eeldatav sagedus
♀	♂		
kitsas	kitsas	0,6×0,6	0,36
kitsas	lai	0,6×0,4	0,24
lai	kitsas	0,4×0,6	0,24
lai	lai	0,4×0,4	0,16
			1,00

nimetatakse panmiktiliseks (panmiksia — vanempaaride juhuslik valik populatsioonis). Taolistes populatsioonides on igal isendil ühesugused võimalused tolmelda iga teise isendiga. Oletame näiteks, et puistus on kaks vormi, üks neist kitsa-, teine laia-võraline, esimesi on puistus 60%, teisi 40%. Eeldatav ristumise sagedus erinevates kombinatsioonides on toodud tabelis 2.

Kas populatsioon on teatud omaduste suhtes panmiktiline või mitte, selgub statistilise uurimise abil. Tegelikult ei esine populatsioonis täielikku panmiksiat või esineb see väga harva, sest naaberindiviidid ristuvad omavahel palju sagedamini.

Populatsioonis olevat geneetilise informatsiooni summat nimetatakse populatsiooni genofondiks. Genofondist ülevaate saamiseks peame teadma, millist informatsiooni ta sisaldab ja milline on informatsiooni sagedus. Populatsioonigeneetika üheks põhimõisteks on geenide sagedus. Kui eeldame, et uuritav geen on esindatud kahe alleeliga (A ja a) ning diploidsete isendite arv on N , siis

$$N = D + H + R,$$

kus D on homosügoodid ühe alleeli järgi (AA);

H — heterosügoodid (Aa);

R — homosügoodid teise alleeli järgi (aa).

N arv isendeid sisaldab $2N$ geeni. Kuna iga indiviid AA sisaldab kaks geeni A ja iga indiviid Aa ühe geeni A , siis geeni A üldarv populatsioonis on $2D + H$. Geeni A sagedus (p) populatsioonis väljendub valemiga

$$p = \frac{2D + H}{2N} = \frac{D + 1/2H}{N}.$$

Kui geen on esindatud kahe alleeliga ja teise alleeli (a) sageduse märgime q , siis $p + q = 1$ ja $q = 1 - p$.

Kuna eeldasime, et gameedid kombineeruvad täiesti juhuslikult, siis kahe gameedi eri tüübi (A ja a) sagedus on võrdne. Gameetide juhuslik ühinemine sügoodis annab järgmise arvulise suhte:

$$[p(\varphi A) + q(\varphi a)] \times [p(\delta A) + q(\delta a)] = (p+q)^2 = \\ = p^2 + 2pq + q^2,$$

kus p^2 on isendid AA ;
 $2pq$ — „ „ Aa ;
 q^2 — „ „ aa .

Sellise genotüüpide jaotusega populatsioon on tasakaaluseisundis. Seda tasakaalu tuntakse Hardy-Weinbergi seadusena. Hardy ja Weinberg avastasid selle üheaegselt 1908. aastal ja see kõlas järgmiselt: kui suures panmiktilises populatsioonis esinevad mingi geeni alternatiivsed vormid, siis mutatsiooni, valiku ja migratsiooni puudumisel nende alleelide esialgne arvuline vahekord (sagedus) ($p_1; p_2; p_3 \dots, p_n$) püsib põlvkonnast põlvkonda konstantne.

Teades mõne geeni sagedust populatsioonis, saame arvutada genotüüpide sageduse järgnevates põlvkondades, mis põlvkonnast põlvkonda jääb muutumatuks sel juhul, kui jääb muutumatuks ka geenide sagedus. Alates teisest põlvkonnast on geeni sagedus võrdne ruutjuurega vastava homosügootse vormi sagedusest.

Juhul kui tasakaalu ei riku mutatsioonid, valik, migratsioon, vanempaaride valiku muutused ja populatsiooni arvuline vähenemine, jääb populatsiooni geneetiline struktuur muutumatuks. Tegelikult on populatsioonid looduses väga harva tasakaalus. Seda püsivust rikub protsess, mida me nimetame evolutsiooniks. Tasakaalu seadus on vajalik olukorra kirjeldamiseks juhul, kui evolutsiooni ei toimu — see on nagu nulltasapind evolutsiooniliste muutuste mõõtmiseks.

2. PÄRILIKE MUUTUSTE TÄHTSUS POPULATSIOONIS

Kaasaegse evolutsiooniteooria järgi on põhilisteks evolutsiooni-teguriteks pärilikud muutused ja looduslik valik.

Darwini evolutsiooniteooria järgi toimuvad mutatsioonid juhuslikult. Seda on tõestanud ka kõik pärast Darwini tööde ilmumist toimunud uuringud ja avaldatud teooriad. Muteeruvat geeni ei määra ära organismi vajadused ega ka organismile mõjuvad keskkonnatingimused. Mutatsioonide kombineerumine genotüüpideks toimub samuti juhuslikult. On täiesti juhuslik, millisesse gameeti satub muteerunud geen, ka on täiesti juhuslik, kas muteerunud geeniga gameet (näit. tolmutera) üldse osa võtab järgmise

põlvkonna kujundamisest. Näiteks tuultõlmlejad metsapuud toodavad õietolmu tohutul hulgal ja ainult mürdosa sellest satub emakasuudmele ja võtab osa munaraku viljastamisest.

Mutatsioonide juhuslikkust ei saa muidugi absolutiseerida. Geenide mutabiilsus sõltub sageli väga mitmesugustest teguritest, sealjuures ka teiste geenide toimest. Diferentseeritud mutabiilsust on täheldatud samuti üksiku geeni ulatuses. Teatud geeniosades kutsub DNH aluste muutumine esile mutatsioone ka fenotüübis, teistes geeniosades põhjustavad ainult mõningate aluste muutused fenotüübilisi mutatsioone. Ka muteerumise suunad ei ole absoluutselt juhuslikud. Seda tõestavad ka varem käsitletud homoloogilised mutatsioonid — teatud sugulasorganismidel esinevad sarnased mutatsioonid. Üldiselt on mutatsioonid siiski juhusliku iseloomuga. Tekkinud mutatsioonid võib organismi seisukohalt jaotada kolme kategooriasse: 1) kasulikud, 2) kahjulikud ja 3) indiferentsed. Nagu näitavad tähelepanekud, on enamik mutatsioone kahjulikud — nad on kehtivate tingimustega vähem kohastunud kui normaalsed vormid. G. Stebbinsi (1965) andmeil on kultuurtaimedel ainult 1% mutatsioonidest kasulikud. Suur osa mutatsioonidest on isegi letaalsed: põhjustavad nende kandjate surma enne, kui nad saavad anda järglasi. Seda võib seletada asjaoluga, et positiivsed mutatsioonid on juba fikseerunud populatsiooni genofondis ja kaasajal tekkivad mutatsioonid saavad põhiliselt olla negatiivse tähtsusega. Mutatsioonide kahjulikkus või kasulikkus oleneb ka elutingimustest. Mutatsioon, mis ühtedes tingimustes osutub kasulikuks, võib teistes tingimustes osutada indiferentseks ja kolmandates isegi kahjulikuks. Näiteks transpiratsiooni muutus puittaimedel: suurem transpiratsioon niiskuse ülekülluse korral osutub kasulikuks, optimaalse niiskusega oludes ei oma tähtsust, kuivades tingimustes põhjustab mutandi kiratsemist või isegi hukkumist.

Peamise materjali looduslikule valikule annavad väikesed mutatsioonid. I. Schmalhauseni (Шмальгаузен, 1960) järgi on enamik erinevusi rasside vahel tekkinud väikeste mutatsioonide kuhjumise teel. Väikesed mutatsioonid ei kao, vaid paljunevad populatsioonis. Et nad enamikus on retsessiivsed, siis heterosügootsete mutantidena säilivad muutused populatsioonis varjatud kujul piiramatu aja vältel. Muteerunud geeniga indiviid ristub normaalsega ja seetõttu mutatsioon paljuneb esialgu mittemärgatavas või vähemärgatavas heterosügootses vormis. Teatud küllastusastmel sellised mutandid ristuvad ka omavahel ja tekivad muteerunud geeni suhtes homosügootsed isendid, millel mutatsioon väljendub täielikult. Teatud juhtudel võib mutatsioon populatsioonist ka kaduda. Oletame, et meil on tegemist mendeleeruva populatsiooniga, kus N (isendite arv) on püsiv suurus, seega iga paar annab keskmiselt kaks järglast. Kui kõik isendid on homosügootid AA ja kui ühel isendil A muteerub a -ks, nii et tekib hetero-

sügoot Aa , siis selle isendi paljunemisel toimub tagasiristumine isendiga AA , sest teisi isendeid populatsioonis ei ole. Ristumisest tekkinud järglastest 50% on genotüübiga AA , 50% — Aa . Olenevalt juhusest võib järglaste arv olla 0, 1, 2, 3, ... r . On järglasi 0, siis mutantne geen kaob, ühe järglase korral on mutandi kadumise tõenäolisus 0,5, kahe järglase korral 0,25 ja r järglase korral 2^{-r} . Kui ei toimiks valik, ei oleks uuel mutatsioonil praktiliselt väljavaateid populatsioonis säilida.

Muteerumisprotsess on tegur, mis põhjustab tugevat kõrvalekallet Hardy-Weinbergi tasakaalust. Kui märgime normaalse geeni tähega A , selle muteerumisest tekkinud geeni a -ga, kusjuures u on mutatsiooni sagedus ($A \rightarrow a$) ja v vastupidise mutatsiooni sagedus ($a \rightarrow A$), siis sellisel süsteemil on tasakaalupunkt, mida P. Ehrlich ja R. Holm (1963) väljendavad järgmiselt:

$$\Delta q = up \text{ (juurdekasv)} - vq \text{ (kaotus)};$$

$$\Delta q = 0 \text{ tasakaalupunktis } (\hat{p}, \hat{q}).$$

Asendades p :

$$\Delta q = 0 = u(1 - \hat{q}) - v\hat{q},$$

$$0 = u - u\hat{q} - v\hat{q},$$

$$-u = \hat{q}(-u - v),$$

$$\hat{q} = \frac{u}{u+v},$$

$$\hat{p} = 1 - \hat{q} = 1 - \frac{u}{u+v} = \frac{u+v-u}{u+v} = \frac{v}{u+v},$$

kus p on geeni A sagedus;

q — geeni a sagedus;

$$p + q = 1;$$

$$q = 1 - p;$$

Δq — q muutlikkus;

\hat{q} — tasakaalus olev suurus;

Δq on positiivne, kui $q < \hat{q}$, ja negatiivne, kui $q > \hat{q}$.

Populatsioonis, kus esinevad mutatsioonid, muus osas on aga täielikult rahuldatud Hardy-Weinbergi tasakaalunõuded, määravad geenide tasakaalu suuruse geeni otse- ja tagasimuteerumise sagedus.

Seoses muteerumisprotsessiga tuleb arvestada, et paljud tunnused (kasvukiirus, viljumine jne.) ei ole determineeritud mitte ühe, vaid mitme geeni poolt. Sellised polügeenid mõjustavad kvantitatiivselt mingit üht tunnust. Ühe polügeeni muteerumine avaldab fenotüübile väga väikest mõju.

Põhilist materjali evolutsioonile annavad geenmutatsioonid ja nagu nägime, võivad puittaimedel küllalt tähtsad olla ka kromo-

soommutatsioonid ja genoommutatsioonid. Viimaste osa on oluline eriti karmi kliimaga aladel.

Peale mutatsioonide on pärilike muutuste kujunemisele tähtsad ka geenide rekombinatsioonid. Et kõik alleelid on kunagi tekkinud mutatsiooni tulemusena, jäävad mutatsioonid evolutsiooni primaarseks materjaliks. Teatud momendil on suguliselt paljunevas populatsioonis enamik pärilikest muutustest tingitud geenide rekombinatsioonist. Mitte alati ei ole rekombinatsioonid kasulikud. Rekombinatsioonide piiramiseks on evolutsiooni käigus välja kujunenud geenide liituvus — ühes kromosoomis olevate geenide seos. Mida vähem on kromosoomi, seda suuremad on geenide seoste rühmad. Teatavasti on puudel kromosoomide haploidne arv tavaliselt 11...14, rohttaimedel 7...9. V. Grant (1964) põhjendab seda järgmiselt: kui pikaealisel puittaimel kujuneb välja hästi kohastunud genotüüp, säilib see pika aja jooksul ja annab igal aastal hulga sügoote, millest enamik küll hukkub, kuid on tõenäoline, et aastate jooksul tekib ka sobivama genotüübiga sügoot, mis võib asendada eelmise genotüübi. Taime pikk eluiga annab küllaldaselt aega tüte sobivamate genotüüpide kujundamiseks. Seega tuleb puittaimedele suur rekombinatsioonide arv kasuks. Mida rohkem on kromosoomi, seda suuremad on ka teoreetiliselt võimalused rekombinatsioonideks, sest seda väiksem on omavahel seotud geenide arv. Arvestades puude pikka, aastasadadesse ulatuvat eluiga, võivad vahepeal ka kasvutingimused tugevalt muutuda, nii et varem sobinud genotüüp võib edaspidi vähesobivaks osutuda. Juhul kui järglaste seas on rohkem rekombinatsioone, on sobivate genotüüpide esinemise tõenäolisus suurem. Seepärast ongi puittaimede kromosoomide arv evolutsiooni käigus kujunenud suhteliselt suureks. Võib arvata, et see on ka põhjus, miks karmides ja eriti muutlikes tingimustes on taimestik suurenenud polüploidide osatähtsus.

Teistsugune on olukord üheaastaste rohttaimedega. Kui tekib kohastunud genotüüp, siis selle säilimine oleneb järglaste arvukusest ja asjaolust, kuivõrd muutmatult genotüüp järglastele edasi antakse. Rekombinatsioonid on aga kahjulikud. Geenide seos soodustab siin sobiva genotüübi fikseerumist. Väiksem kromosoomide arv soodustab geenikombinatsioonide täielikku edasiandmist järglastele.

Kokkuvõttes võib öelda, et mutatsioonide ja rekombinatsioonide tõttu on populatsioonide geneetiline struktuur väga erinev: nad koosnevad erineva genotüübiga isendeist. Sugulisel teel paljunevad looduslikud populatsioonid on polümorfised. Pärikkuse muutlikkus populatsioonis on aluseks valikule, ilma milleta ei saaks toimuda evolutsiooni.

3. POPULATSIOONI MUUTLIKKUSE ANALÜÜS

Populatsiooni moodustavate indiviidide erinevusi — muutlikkust — on võimalik analüüsida bioloogiliste andmete analüüsi matemaatiliste meetodite (biomeetria) abil. Oluline on selgitada, mil määral isendid omavahel erinevad ja millest see erinevus oleneb. Matemaatilise statistika tähtsus metsanduslikus geneetikas on tingitud asjaolust, et enamik majanduslikult tähtsaid tunnuseid oleneb paljudest geenidest ja nende muutus on enam permanentne kui diskreetne.

Igasuguse tunnuse mõõtmisel saame terve hulga suurusi, mis moodustavad nn. variatsioonirea. Muutlikkust väljendavate suuruste alusel on meil võimalik leida antud populatsiooni iseloomustav aritmeetiline keskmine — \bar{X} . Aritmeetilise keskmise saame üksikvaatluste (x_i) summeerimisel ja summa jagamisel vaatluste arvuga (n):

$$\bar{X} = \frac{x_1 + x_2 + x_3 + \dots + x_n}{n} = \frac{\sum x_i}{n}$$

Saadud keskmine annab teatud ülevaate antud tunnusest populatsioonis, kuid ei anna ülevaadet mingil määral tema muutlikkusest. Muutlikkuse puudumisel $x_1 = x_2 = x_3 = \dots = x_n$. Taoline võimalus on rohkem teoreetiline, sest tegelikult on üksikud tunnused hajutatud aritmeetilise keskmise ümber. Populatsioonis esinevat varieeruvust selgitab kõige lihtsamalt tema ulatus äärmiste näitajate vahel — varieerumise ulatuvus (w):

$$w = x_{\max} - x_{\min}$$

Täpsemini kui ulatuvus iseloomustab hajumist populatsioonis dispersioon (s^2) — üksikvaatluste aritmeetilise keskmise suhtes leitud kõrvalekaldumiste (hälvete) keskmine ruut:

$$s^2 = \frac{\sum (x_i - \bar{X})^2}{n - 1}$$

kus $x_i - \bar{X}$ on tunnuse üksikvaatluste kõrvalekaldumine aritmeetilisest keskmisest.

Ruutjuurt dispersioonist nimetatakse standardhälbeks (ka keskmiseks ruuthälbeks):

$$s = \sqrt{\frac{\sum (x_i - \bar{X})^2}{n - 1}}$$

Standardhälbe arvutamiseks leitakse esmalt aritmeetiline keskmine ja seejärel üksikvaatluste kõrvalekaldumine keskmisest (hälbed). Kõrvalekalded tõstetakse ruutu ja summeeritakse.

Standardhälve väljendub samades ühikutes kui üksikvaatlused (ka aritmeetiline keskmine).

Dispersioon ja standardhälve on geneetikas muutlikkuse iseloomustamisel kõige sagedamini kasutatavad näitajad. Mida suurem on dispersioon, seda enam on üksikvaatlused aritmeetilise keskmise ümber laiali paisatud ja seda suurem on muutlikkus.

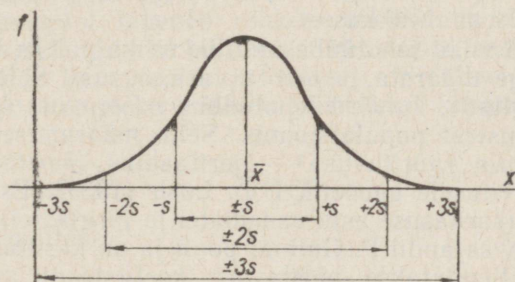
Standardhälve iseloomustab küll hästi üht populatsiooni, kuid kui tahame võrrelda muutlikkust kahes või enamas populatsioonis, kus keskmised on erinevad, on otstarbekas väljendada standardhälve protsentides aritmeetilisest keskmisest. Saadud suurust nimetatakse variatsioonikoeffitsiendiks (V):

$$V = \frac{s}{\bar{X}} \cdot 100.$$

Standardhälve näitab muutlikkust absoluutarvudes, variatsioonikoeffitsient aga suhtelist muutlikkust. Variatsioonikoeffitsient metsapuudel on enamiku tunnuste osas harva alla 10% ja sel korral võib öelda, et varieeruvus on väike; varieeruvus on keskmine, kui koeffitsient on 10–30%.

Kui märgime abstsissiteljele uuritava muutuva suuruse ja ordinaatteljele isendite arvu igas suuruse astmes (sagedus — f), saame variatsioonikõvera ehk variatsioonipolügooni. Tõenäosusteooria järgi on normaalne variatsiooni- ehk jaotuskõver sümmeetriline aritmeetilise keskmisega, mis on kõvera keskpunktiks. Selline sümmeetriline kõver on tuntud Gaussi kõverana ehk normaaljaotuskõverana, kusjuures vahemaa kõvera mõlema äärmise ordinaadi vahel moodustabki variatsioonirea ulatuvuse (joonis 16).

Normaaljaotuse korral vahemikus $\pm 3s$ on 99,7% kõikidest variantidest, s.o. kõrvalekalle keskmisest võib praktiliselt olla



Joonis 16. Variatsioonikõver. (Trulli järgi.)

kuni 3s. Seda asjaolu võib ära kasutada s ligikaudsel määramisel:

$$s \approx \frac{x_{\max} - \bar{X}}{3}$$

ehk

$$s \approx \frac{x_{\max} - x_{\min}}{6}.$$

Normaaljaotuse korral jääb 68% populatsioonist vahemikku $\bar{X} \pm s$ ja 95% vahemikku $\bar{X} \pm 2s$. Teiste sõnadega, normaaljaotusel ületab kõrvalekallet 2s (kahekordne standardhälve) vähem kui 5% isenditest. Kui populatsioonide uurimisel mingi näitaja erineb keskmisest rohkem kui 2s, loetakse kõrvalekalle oluliseks.

4. PÄRILIK MUUTLIKKUS JA PÄRITAVUS

Nagu nägime, mõõdetakse kvantitatiivset muutlikkust dispersiooniga (s^2) või variatsioonikoefitsiendiga (V). Üldine fenotüübi varieeruvus populatsioonis (s_p^2 või V_p) koosneb kahest komponendist: pärilikust muutlikkusest ja muutlikkusest, mis on põhjustatud organismide elutingimuste erinevusest. Seega

$$s_p^2 = s_G^2 + s_E^2,$$

kus s_G^2 on genotüübi varieeruvus, mis põhjustab isenditevahelist geneetilist mitmekesisust;

s_E^2 — varieeruvus, mis on põhjustatud organismide elutingimuste erinevusest.

Mõlema komponendi osatähtsus üldises muutlikkuses võib olla väga erinev. Isetolmlejate puhaste liinide ja samuti kloonide piires $s_G^2 = 0$ ehk, teiste sõnadega, genotüübi muutlikkus puudub ja $s_p^2 = s_E^2$ — muutlikkus oleneb ainult välistest tingimustest. Kui meil õnnestub erineva pärilikkusega organisme kasvatada ühesugustes tingimustes, siis $s_E^2 = 0$ ja $s_p^2 = s_G^2$ — muutlikkus oleneb ainult genotüübi muutlikkusest.

Ükskõik mil viisil fenotüübi muutlikkus ka poleks tekkinud, on teda alati kerge määrata ja mõõta varieeruvust. Seleksioonäärile on oluline selgitada, kuivõrd fenotüübi varieeruvus oleneb geneetilistest erinevustest populatsioonis. Selle määramisel on võetud kasutusele termin «päritavus» — heritaablus (*heritability*). Termini võttis tarvitusele geneetik I. L. Lush (1939). Esialgne päritavuse mõiste (sarnasuse aste vanematel ja järglastel) võeti kasutusele juba XIX sajandil F. Galtoni poolt ja on kasutusel tänapäevalgi. Seda väljendatakse päritavuse koefitsiendi arvutamise korrelatsiooni- ja regressioonikoefitsiendi abil vanemate ja järglaste vahel.

Tänapäeval üldkasutatav päritavuse sümbol h^2 võeti kasutusse S. Wrighti (1921) poolt.

Päritavus sõna laiemas mõttes on pärilikkuse osa üldises fenotüübi variatsioonis ja teda tähistatakse päritavuse koefitsiendiga (h^2):

$$h^2 = \frac{s_G^2}{s_p^2} = \frac{s_G^2}{s_G^2 + s_E^2}.$$

Päritavuse koefitsient väljendatakse protsentides (0...100%) või osadena (0...1) tervest.

Nagu katsed on näidanud, on morfoloogilised tunnused tavaliselt kõrgema päritavuse astmega kui kvantitatiivsed näitajad (kasv, viljakus jne.).

Selleks et valik oleks tulemusi andev, peab lähtepopulatsiooni fenotüübiline varieeruvus olema küllalt suur ja päritavuse osatähtsus suhteliselt kõrge. Mida suurem on päritavus ja varieeruvus, seda enam on võimalik valikuga genotüüpi parandada. Seetõttu on tunnuse (omaduse) päritavuse teadmine seleksioonäärile oluline. Juhul kui populatsioon on homosügootne, ei anna valik mingisugust tulemust, sest puhta liini korral $s_p = s_E$. Päritavuse koefitsiendi väärtus 0 ei ole tingimata seotud homosügootsusega, ka heterosügootsete organismide korral, kui genotüübid on identsed, on päritavuse koefitsient 0.

S. Wright eraldas kolm genotüübilise variatsiooni komponenti:

- 1) s_A^2 — genotüübiline variatsioon, mis on olemas üksikute pärilikkusetegurite aditiivsest tegevusest;
- 2) s_D^2 — variatsioon, mis on olemas dominantsuse efektist ehk ühe alleelipaari koosmõjust;
- 3) s_Y^2 — isenditevaheline erinevus, mis on olemas epistaasi efektist ehk mittealleelsete faktorite koosmõjust.

Kõige olulisem on aditiivne genotüübiline variatsioon, mis seisneb selles, et kaks alleeli, millel on erinev kvantitatiivne toime, avaldavad aditiivset mõju genotüübilisele varieerumisele. Kõrvalekaldeid aditiivsest varieeruvusest põhjustab domineeruvus (heterosügoot läheneb rohkem ühele homosügootsele vanemale). Kõrvalekaldumist aditiivsest genotüübilisest varieerumisest kutsuvad esile ka epistaas ja teised mittealleelsed koosmõjud.

I. Lush tegi ettepaneku eristada päritavust kitsamas mõttes

$$h^2 = \frac{s_A^2}{s_p^2}$$

ja laiemas mõttes

$$h^2 = \frac{s_G^2}{s_p^2}$$

Pärilikkusest tingitud muutusi on kõige lihtsam kindlaks teha kasvatades ühelt poolt ühesuguse pärilikkusega organisme (näit. kloonid) teatud tingimustes ja teiselt poolt erineva pärilikkusega organisme samasugustes tingimustes.

Esimesel juhul $s_{p_1}^2 = s_E^2$; teisel $s_{p_2}^2 = s_G^2 + s_E^2$ ja erinevus $s_{p_2}^2 - s_{p_1}^2 = s_G^2 + s_E^2 - s_E^2 = s_G^2$.

Päritavuse hindamisel võttis S. Wright kasutusele korrelatsioonikoefitsiendi genotüübi ja fenotüübi vahel:

$$r_{GP} = \frac{s_G}{s_P} = h^2.$$

On selge, et r_{GP} kui statistiline näitaja iseloomustab ainult kogumikku. Ta mõõdab seose tihedust isendite jagunemisel populatsioonis genotüübiliste ja fenotüübiliste näitajate järgi.

Lähtudes faktist, et kui mitu suurust A, B, C, D jne. on omavahel määratud korrelatiivsete seostega

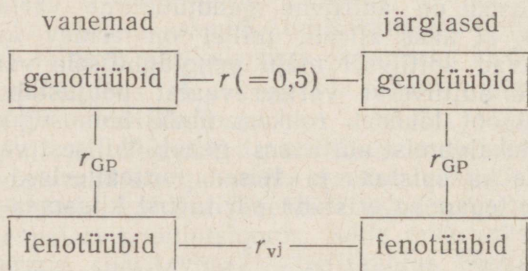
$$A \overset{r}{\longleftrightarrow} B \overset{r}{\longleftrightarrow} C \overset{r}{\longleftrightarrow} D,$$

siis korrelatsioon äärmiste suuruste vahel on määratud vahepealsete suuruste korrelatsioonide korrutisega

$$r_{AD} = r_{AB} \cdot r_{BC} \cdot r_{CD},$$

töötas S. Wright välja nn. koefitsientide printsiibi, mis on võetud aluseks seoste analüüsimisel genotüüpide ja fenotüüpide vahel ühes või mitmes põlvkonnas.

Seda näitab skeem:



Võib arvestada, et korrelatsioonikoefitsient emade ja tütarde genotüübi vahel on üldiselt 0,5. Korrelatsioonikoefitsient emade fenotüübi ja tütarde fenotüübi vahel (r_{vj}) võrdub kogu ahela korrelatsioonikoefitsientide korrutisega:

$$r_{vj} = r_{GP} \cdot 0,5 \cdot r_{GP},$$

siit

$$r_{vj} = 0,5r_{GP}^2$$

ehk

$$h^2 = 2r_{vj}.$$

Seega saab päritavuse koefitsienti määrata kahekordse vanemate ja järglaste fenotüüpide korrelatsiooni koefitsiendiga. Arvutuse aluseks on vanemate ja järglaste vahelise korrelatsiooni teoreetiline suurus (0,5). Valemit võib kasutada ka teiste sugulasrühmade puhul, kusjuures korrelatsiooni teoreetiline suurus võrdub $(\frac{1}{2})^k$, kus k on ridade arv suguluses.

Täpsemate tulemuste saamiseks asendatakse korrelatsiooni-koefitsient sageli regressioonikoefitsiendiga ($h^2 = 2b$).

5. VALIKU MÕISTE JA KOHASTUMINE

Darwini järgi on evolutsiooni põhiliseks teguriks ja suunavaks jõuks looduslik valik. Populatsioonid koosnevad mitte ühesugustest isenditest, vaid nii genotüübilt kui ka fenotüübilt omavahel erinevatest liikmetest. Fenotüübi varieeruvus on põhjustatud nii erinevustest genotüüpides kui ka kasvutingimuste erinevustest populatsiooni piires. Suguliselt paljunevas populatsioonis on võimatu leida kahte täiesti sarnast genotüüpi. Genotüüpide reproduktsioon toimub populatsioonis diferentseeritult. Ühtede genotüüpide edukas paljunemine on tõenäolisem kui teistel. Seetõttu kohtame teatud tüüpi geneetilist informatsiooni genofondis järjest enam ja teisi vähem. Geenide sagedused p ja q aja jooksul muutuvad ega säilita kindlat suurust, nagu seda nägime Hardy-Weinbergi tasakaalutingimustes. Valik tavaliselt vähendab organismide mitmekesisust: teatud geneetilise informatsiooniga organismid osutuvad väheelujõulisteks ega jäta järglasi. Milline genotüüp on kohasem ja jätab järglasi, selle määrab looduslikul valikul keskkond, kunstlikul valikul inimene. Looduslikul valikul kulgeb valik fenotüübilt genotüübile — genotüübi säilimine või väljalangemine oleneb tema fenotüübilisest väljendusest. Näiteks kohdades, kus esinevad hiliskülmad, omab kuuse hiljapuhkeva vorm varapuhkeva vormi ees eeliseid ja eelistatud on genotüüp, mis väljendub fenotüübis hilise puhkemise ajaga. Teatavasti lähtus Darwin valiku idee väljatoomisel Malthuse üleasustatuse teooriast. Tänapäeval on selge, et üleasustatus pole kaugeltki mitte alati vajalik, valik tegutseb ka ilma üleasustatuseta. Toodud näites hiljapuhkeva kuuse kohta pole oluline, kas kuusk esineb tiheidalt või hõredalt.

Looduslik valik viib kohastumisele. Kohastumine koosneb paljudest komponentidest, nagu näiteks suhteline viljakus, vilja-

kandvuse perioodi pikkus, tolmlamise mehhanismi tõhusus, vastava genotüübiga organismide vastupidavus ebasoodsatele tingimustele, haigustele, kahjuritele jne. Kohastumist ehk adaptiivset väärtust tähistatakse tingimuslikult suurusega 0-st (sügoodi adaptiivne väärtus, mis on letaalse geeni järgi homosügootne) kuni 1-ni (genotüübi adaptiivne väärtus, mis määrab järgneva põlvkonna isendite moodustamisest osavõtva maksimaalse gameetide arvu). Kohastumise all mõistetakse genotüübi efektiivsust geneetilise informatsiooni edasiandmisel järglastele. 0 tähendab seda, et informatsiooni üleandmine puudub, 1 — kogu genotüübis olev informatsioon antakse edasi. Kui populatsioonis tekib mingi uus mutatsioon või rekombinatsioon, suudab see säilida ja paljuneda populatsioonis ainult siis, kui tal on olemasolevate genotüüpide seas teatud eeliseid. Looduslikes populatsioonides esineb alati erinevaid genotüüpe, kuid populatsioon tervikuna säilitab suhteliselt muutumatu vormi. Fenotüübis avaldunud kahjulikud mutatsioonid elimineeritakse, nad säilivad vaid varjatud kujul. Populatsioon muutub sel juhul, kui muutuvad keskkonnatingimused ja neutraalsete või isegi varem kahjulike mutatsioonidega isendid saavutavad teiste suhtes teatud eelised. Näiteks optimaalsete niiskustingimuste korral ei oma põuakindlad genotüübid eeliseid ega pääse ka mõjule. Juhul kui niiskustingimused halvenevad (näit. põhjavee tasapinna languse tõttu), on põuakindlad vormid järgnevates põlvkondades eelistatud olukorras ja nende osatähtsus populatsioonis tõuseb. Samasugune nähtus avaldub ka siis, kui populatsioon asustab uusi alasid, kus tingimused on senisest erinevad. Neil juhtudel ilmneb nn. varjatud muutlikkuse tähtsus. Iga populatsioon sisaldab heterosügootsuse ja polügeenide vormis varjatud pärilikke muutusi, mis uutes tingimustes võivad osutada kasulikeks. Looduslik valik ei piirdu ainult mitesobivate mutantide väljapraakimisega. Loodusliku valiku loov iseloom väljendub sobivate geenikombinatsioonide kujundamises. Looduslikul valikul tekivad uued geenikombinatsioonid ja sellega muutub populatsioonide geneetiline struktuur. I. Schmalhauseni (Шмальгаузен, 1946) järgi väljendub loodusliku valiku loov osa järgmises:

- 1) kahjulike mutatsioonide kahjutukstegemises sobivate geenikombinatsioonide valiku teel;
- 2) populatsioonide ümberkujundamises elujõulisemate vormide säilitamise ja levitamises;
- 3) organismide kohastumises mitmesuguste tingimustega;
- 4) väliskeskkonna muutuvate tegurite suhtes kõige sobivamate reaktsioonide väljatöötamises;
- 5) orgaaniliste vormide mitmekesisuse loomises;
- 6) evolutsiooniprotsessi kui terviku kulgemises organiseerituse kõrgema taseme suunas;

7) organismi osade ja organite vastastikusel kooskõlastamises ja ühendamises harmooniliseks tervikuks;

8) sobiva pärilikkuse ja individuaalse arengu aparaadi loomises.

6. VALIKU VORMID

Looduslikul valikul eristavad mitmed autorid (näiteks Ehrlich, Holm, 1963) kolme vormi: suunav, stabiliseeriv ja disruptiivne (lõhestav) valik. Suur osa teadlasi, sealhulgas ka tuntud nõukogude teadlane evolutsionist I. Schmalhausen (Шмальгаузен, 1960), eristavad kahe sugust valikut: suunavat ja stabiliseerivat. Suunava valiku puhul toimub populatsioonis vaadeldava tunnuse keskmise suuruse nihkumine. Stabiliseeriva valiku korral on äärmusvariandid väiksema kohanemisega, mis põhjustab tunnuse hajuvuse vähenemist ja populatsiooni suuremat ühetaolisust. Disruptiivsel valikul on tingimused sobivad kahele või mitmele tüübile, kuid ebasobivad vahepealsele tüübile. Siin suurendab valik hajuvust (dispersiooni) ja võib viia populatsiooni tükeldamisele osadeks. Sellise valiku tulemuseks on populatsioonisisene polümorfism.

Suunavat valikut tingib tavaliselt elutingimuste muutumine teatud suunas. Tingimuste muutumine põhjustab olemasolevate, kuid seni varjatud mutatsioonide arvel populatsiooni teatud tunnuse nihkumist. Varjatud mutatsioonid, mis seni polnud kasulikud, muutuvad tingimuste muutudes kasulikeks. Suunava valiku näiteks on antibiootikumide suhtes resistentsete mikroorganismide ja insektiitsiidide suhtes resistentsete putukate kujunemine.

Stabiliseeriv valik soodustab keskmist fenotüüpi ja elimineerib kõrvalekaldeid. Taoline valik toimub püsivate, suhteliselt muutmata välistingimuste esinemisel. Võib öelda, et stabiliseerival valikul on konservatiivne tähendus. Normaalse fenotüübi varjus kogunevad mutatsioonid, mis väliselt ei avaldu. Toimub genotüübi ümberkorraldumine. Stabiliseeriv valik viib väliselt püsivate, kuid seesmiselt labiilsete isendite moodustumisele. Valikul ei säili mitte optimaalne genotüüp, vaid populatsiooni optimaalne genofond.

Konkreetsetes tingimustes toimub omandatud tunnuste stabiliseerumine ja tingimuste muutumise tõttu ka tunnuste järkjärguline muutumine. Seega ei saa omavahel lahutada stabiliseeriva ja suunava valiku toimet.

L. Whyte (1965) eraldab valikul kaks vormi — välise ja sisemise. Välise valiku all on mõeldud darvinistlikku adaptiivset valikut, mis kujutab endast statistilist nähtust indiviidide ja populatsioonide tasemel. Sisemine valik tähendab muutuste suundade piiramist isendite sisemise organisatsiooni tegurite kandel. Enne välist valikut fenotüüpide järgi peavad mutantsed geno-

tüübid läbi tegema sisemise valiku. Ebasobivad mutantsed genotüübid hukuvad enne suguküpsust või põhjustavad steriilsust. Genotüüp, mis on läbi teinud sisemise valiku, allub edasi välise valiku statistilisele toimele.

7. VALIKU MATEMAATILINE ANALÜÜS

Oletame, et genotüüpide AA ja Aa adaptiivne väärtus (W) on 1 ning genotüübi aa adaptiivne väärtus $W=1-s$. Sel juhul on homosügootsed retsessiivse geeni kandjad väiksema kohastumisega kui heterosügootsed ja domineeriva tunnusega homosügootsed isendid. Homosügootsete retsessiivide genotüüpide sobimatuse astet näitab nn. valiku koefitsient s , nende adaptiivset väärtust iseloomustab suurus $1-s$. Valikukoefitsient võib muutuda 0-st kuni 1-ni. Kui ta suurus on 0, siis näitab see valiku puudumist ja pole vajadust võrdluse järele; kui $s=1$, siis on retsessiivsed homosügootid letaalsed ja valikuga elimineeritakse nad täielikult populatsioonist.

Retsessiivide täieliku elimineerimise korral ($s=1$) saame tulemused lähtudes Hardy-Weinbergi valemist, mis on toodud tabelis 3.

Geenide sageduse suhe kahes teineteisele järgnevas põlvkonnas määratakse valemiga

$$q_{n+1} = \frac{q_n}{1+q_n},$$

kus indeksid näitavad põlvkondade järjekorranumbreid. Nii saame, et

$$\left\{ \begin{array}{l} q_{0+1} = q_1 = \frac{q_0}{1+q_0}, \\ q_{1+1} = q_2 = \frac{q_0/(1+q_0)}{1+q_0/(1+q_0)} = \frac{q_0}{1+2q_0}, \\ q_{2+1} = q_3 = \frac{q_0}{1+3q_0}. \end{array} \right.$$

Geeni a sagedus üksteisele järgnevas põlvkondades moodustab harmoonilise rea. Teades geenide esialgset sagedust, saame leida nende sageduse iga järgneva põlvkonna jaoks valemiga

$$q_n = \frac{q_0}{1+nq_0}.$$

Geenide sageduse muutust ühe põlvkonna järel tähistatakse Δq ja see väljendub

$$\Delta q = \frac{q}{1+q} - q = \frac{-q^2}{1+q}.$$

Retsessiivide täielik elimineerimine

Põlvkond	Enne või pärast valikut	Genotüüpide sagedus			Geeni <i>a</i> sagedus
		<i>AA</i>	<i>Aa</i>	<i>aa</i>	
0	enne	p^2	$2pq$	q^2	q
	pärast *	$\frac{p^2}{p^2+2pq}$	$\frac{2pq}{p^2+2pq}$	0	$\frac{q}{1+q}$
1	enne **	$\frac{1}{(1+q)^2}$	$\frac{2q}{1+q^2}$	$\frac{q^2}{(1+q)^2}$	$\frac{q}{1+q}$
	pärast ***	$\frac{1}{1+2q}$	$\frac{2q}{1+2q}$	0	$\frac{q}{1+2q}$

* Jagame p^2+2pq -ga sellepärast, et üldsummast on q^2 (genotüüp *a*) elimineeritud ja avaldame kohe säilinud genotüübi sageduse osana üldsummast:

$$\frac{p^2}{p^2+2pq} = \frac{p \cdot p}{p(p+2q)} = \frac{1-q}{1-q+2q} = \frac{1-q}{1+q}.$$

Valemi põhjal

$$\frac{2pq}{p^2+2pq} = \frac{2q}{1+q}$$

teame, et kui

$$\frac{1-q}{1+q} + \frac{2q}{1+q} = 1,$$

siis

$$q \text{ (geeni } a \text{ sagedus)} = \frac{1}{2} \frac{2q}{1+q} = \frac{q}{1+q}$$

ja p uueks väärtuseks on:

$$p=1-q=1-\frac{q}{1+q} = \frac{1}{1+q}.$$

** Genotüüpide sagedus enne valikut, kasutades p ja q uusi väärtusi, on

$$\left(\frac{1}{1+q} + \frac{q}{1+q} \right)^2.$$

Näiteks sügoodi *AA* sagedus on $p^2 = \left(\frac{1}{1+q} \right)^2 = \frac{1}{(1+q)^2}$,

analoogiliselt on *Aa* sagedus

$$2pq = 2 \left(\frac{1}{1+q} \right) \left(\frac{q}{1+q} \right) = \frac{2q}{(1+q)^2}.$$

*** Sagedus pärast valikut leitakse nagu eelnevale põlvkonnale pärast valikut.

Valemist näeme, et geenide muutuse kiirus on geenide sageduse funktsioon. Mida suurem on geeni sagedus, seda kiiremini ta populatsioonist elimineerub.

Õeldu näiteks mõned arvulised andmed:

Geeni sagedus	Sageduse vähenemine 1 põlvkonna järel
0,9	0,426
0,5	0,167
0,1	0,009
0,05	0,0024
0,01	0,000099

Põhjuseks on asjaolu, et geeni sageduse vähenemisega kasvab kiiresti heterosügootses olekus olevate geenide osatähtsus, nagu näitab tabel 4.

Tabel 4

q	Genotüüpide sagedus			Heterosügootses asetuses olevad geenid a , %
	AA	Aa	aa	
0,9	0,01	0,18	0,81	10
0,1	0,81	0,18	0,01	90
0,01	0,9801	0,0198	0,0001	99

Retssessiivsed geenid, mis on heterosügootses olekus, on valiku eest kaitstud (letaalsed on nad vaid homosügootses olekus). Mida vähem on populatsioonis letaalseid retsessiivseid geene, seda aeglasem on nende elimineerimine. Juhul kui letaalseks osutub dominantne geen, elimineerub ta populatsioonist juba ühe põlvkonna järel.

Retssessiivsete homosügootide täielikku letaalsust esineb suhteliselt harva. Vaatame juhtu, kui retsessiivsete homosügootide kohastumine (W) on väiksem kui dominantsetel vormidel. Valikul ühe põlvkonna jooksul on meil isendeid $AA p^2$, $Aa 2pq$ ja isendeid $aa q^2 - sq^2$ üldisest arvust $p^2 + 2pq + q^2 - sq^2$. Kasutades sama menetlust nagu eelmises näites, saame geenide sageduse muutuse ühe põlvkonna järel:

$$\Delta q = \frac{pq + q^2(1-s)}{1-sq^2} - q = \frac{-sq^2(1-q)}{1-sq^2}.$$

Neil tingimustel on geenide sageduse muutus väike juhul, kui q on kas väga suur või väga väike; kui q on vahepealse väärtusega, on muutus suhteliselt suur. Kui valiku koefitsient $s=0,5$, siis saame järgmised tulemused:

q	Δq	q	Δq	q	Δq
0,99	-0,00961	0,50	-0,07143	0,05	-0,00119
0,90	-0,06807	0,30	-0,03298	0,01	-0,00005

Vaatleme veel juhtu, kus mõlemad homosügootsed genotüübid jäävad kohastumiselt maha heterosügootidest:

genotüüp	AA	Aa	aa
W	$1-s_A$	1	$1-s_a$

Pärast valikut ühe põlvkonna jooksul saame $p^2(1-s_A)$ isendit AA , $2pq$ isendit Aa ja $q^2(1-s_a)$ isendit tüübist aa . Isendite üldarv on $1-s_Ap^2-s_aq^2$, mis tuleb järgmiselt:

$$p^2(1-s_A) + 2pq + q^2(1-s_a) = p^2 + 2pq + q^2 - s_Ap^2 - s_aq^2 = 1 - s_Ap^2 - s_aq^2.$$

Et geenide esialgne sagedus $q_0 = pq + q^2$, siis geenide a sagedus q pärast valikut ühes põlvkonnas on järgmine:

$$\frac{pq + q^2(1-s_a)}{1-s_Ap^2 - s_aq^2} = \frac{pq + q^2 - s_aq^2}{1-s_Ap^2 - s_aq^2} = \frac{q - s_aq^2}{1-s_Ap^2 - s_aq^2};$$

q muutuse ühe põlvkonna järgi leiame järgmiselt:

$$\begin{aligned} \Delta q &= \frac{q - s_aq^2}{1-s_Ap^2 - s_aq^2} - q = \frac{q - s_aq^2 - q + s_Ap^2q + s_aq^2(1-p)}{1-s_Ap^2 - s_aq^2} = \\ &= \frac{-s_aq^2 + s_Ap^2q + s_aq^2 - s_apq^2}{1-s_Ap^2 - s_aq^2} = \frac{pq(s_Ap - s_aq)}{1-s_Ap^2 - s_aq^2}. \end{aligned}$$

Valemist näeme, et kui $s_Ap > s_aq$, siis Δq on positiivne ja geenide a sagedus kasvab; kui $s_Ap < s_aq$, siis Δq on negatiivne ja geenide a sagedus langeb. Kui $s_Ap = s_aq$, siis $\Delta q = 0$ ja geenide a sagedus ei muutu.

Sel korral määrab q tasakaalu väärtuse (\hat{q}) ainult valiku koefitsiendi suurus:

$$s_A \hat{p} = s_a \hat{q} \quad [\text{asendame } (\hat{p} = 1 - \hat{q})],$$

$$s_A(1 - \hat{q}) - s_a \hat{q} = s_A - s_A \hat{q} - s_a \hat{q} = 0,$$

$$s_A = s_A \hat{q} + s_a \hat{q} = \hat{q}(s_A + s_a) \quad \text{ja} \quad \hat{q} = \frac{s_A}{s_A + s_a};$$

analoogiliselt saame

$$\hat{p} = \frac{s_a}{s_A + s_a}.$$

Kui kõigi kolme genotüübi adaptiivne väärtus jääb püsivaks, on ka geenide sageduse tasakaalu väärtus püsiv. Kui mingi põhjus, näiteks migratsioon, rikub geenide sageduse tasakaalu, taastab tasakaalu valik.

Viimati käsitletud juht (heterosügoodid omavad eeliseid, võrreldes mõlema homosügootse vormiga) põhjustab mõlema alleeli säilimist populatsioonis. Populatsiooni, mille korral säilib kaks või enam vormi, nimetatakse polümorfseks. Geenide sageduse tasakaalustamine põhjustab balansseerivat polümorfismi. See lubab populatsioonis teatud muutlikkuse võimaluse säilimist. Populatsioonil on võimalus reageerida keskkonna muutustele ja vältida sel teel hukkumist. Näiteks kui populatsioon kasvab poolpõuastes tingimustes, kusjuures genotüübi *Bb* adaptiivne väärtus $W=1,00$, *BB*—0,50 ja *bb*—0,40, siis saavutab geenide sagedus sellises populatsioonis tasakaalu, kui

$$\hat{B} = \frac{s_b}{s_b + s_B} = \frac{0,60}{0,60 + 0,50} = 0,545.$$

(Arvestame, et isendite *bb* adaptiivse väärtuse 0,40 korral on valiku koefitsient 0,60, sest adaptiivne väärtus on võrdne $1-s$.)

Oletame, et kasvutingimused muutuvad niiskeks ja genotüübid *BB* ja *Bb* hävivad, seega isendite *BB* ja *Bb* adaptiivne väärtus $W=0$. Isenditel *bb* on väärtus aga 1. Populatsiooni säilimine oleb seemnetest *bb*. Juhul kui enne niiskustingimuste muutumist oleks olnud populatsioon monomorfne (kõik isendid *BB*, valiku tõttu *Bb* ja *bb* isendite vastu), oleks populatsioon hukkunud, sest mutatsiooni $B \rightarrow b$ tõenäolisus oleks olnud väga väike.

Kui üks genotüüp omab eeliseid teiste ees, on populatsioon kõige enam kohastunud siis, kui ta koosneb ainult antud genotüübiga isendeist. Juhul kui selle kõige enam kohastunud genotüübi adaptiivne väärtus $W=1,00$, on populatsiooni kohastumine $\bar{W}=1,00$, sest $\bar{W} = \sum W_i g_i$ (kus W_i on i -nda genotüübi adaptiivne väärtus; g_i — i -nda genotüübi sagedus, i — arv 1-st kuni n -ni; n — genotüüpide arv). Kooskõlas sellise mudeliga on iga populatsioon, mis koosneb genotüüpide segust, vähem kohastunud

kui ideaalne monomorfe populatsioon. Suurust, millega mingi konkreetne populatsioon erineb sellest ideaalist, nimetatakse geneetiliseks lastiks L , mida võib ligilähedaselt vaadata kui \bar{W} täiendust 1-ni, seega $L=1-\bar{W}$.

8. OLELUSVÕITLUS

Olelusvõitlus on Darwini loodusliku valiku teooria aluseks ja tuleneb organismide võimest piiramatult paljuneda. Organismide piiramatule paljunemisele panevad piiri mitmesugused keskkonnatingimused. Suur hulk seemneid hävib ilma järglasi andmata, väga palju isendeid hukkub enne viljumist. Näiteks miljonitest maapinnale langevatest puuseemetest idaneb tavaliselt paarkümmend tuhat, neist kasvanud tõusmetest hävib edaspidi suur osa ilmastikukahjustuste, seenhaiguste, putukate, rohtaimede jne. mõjul. Samadel põhjustel hukkub ka rohkesti noori puud. Kasvades hakkavad puud omavahel konkureerima: need, mis on sattunud parematesse tingimustesse või omavad pärilikke eeliseid kasvukiiruses antud tingimustes, kasvavad teistest ette ja varjavad mahajääjaid ning kasutavad nende eest ära toitained ja niiskust mullast. Teatud rõhumise astme juures mahajäänud puud hukkuvad. Nende ja muude mõjude tõttu väheneb puude arv pinnaühikul pidevalt ning viljakandvuse ikka jõuab vaid murdosa maa-ala esialgselt asustanud puudest. Viljakandvuse ikka jõuavad isendid, mis kõige enam on kohanenud valitsevate kasvutingimustega — olelusvõitluse tulemuseks on seega looduslik valik.

Eespool toodud näites võime eraldada kolme olelusvõitluse vormi: 1) võitlus anorgaanilise loodusega (osa isendite hukkumine külma, põua, liigniiskuse jt. tegurite tõttu); 2) võitlus teiste liikidega (seened, putukad, rohtaimed, teised puuliigid, loomad); 3) võitlus sama liigi isendite vahel (ühtede rõhumine teiste poolt). Kõik need võitluse vormid on omavahel tihedalt seoses ja olenevad üksteisest.

Olelusvõitlus on alati seotud vähemkohanenud ja antud tingimustes mittesobivate isendite eliminatsiooniga. Eliminatsiooni vormide väljatoomisel võib aluseks võtta elimineerivaid tegureid (Schmalhauseni järgi füüsikalised, füsioloogilised ja bioloogilised), eliminatsiooni objekti (isendid või nende rühmad), eliminatsiooni iseloomu (stiihiline, üldine, perioodiline). Nende põhjal annab Schmalhausen kombineeritud eliminatsiooni klassifikatsiooni: üld-, individuaalne, perekonniti ja rühmiti eliminatsioon.

Üldeliminatsiooni korral leiab eliminatsioon aset juhuslikult. Indiividide hukkumine toimub ilma valikuta (näiteks puittaimede tällamine, nende hukkumine üleujutusel, tulekahju korral).

Individuaalse (valikulise) eliminatsiooni korral on ellujäänud isenditel elimineeritud isendite ees mingi eelis. Selle jagab Schmalhausen veel kaheks: otseseks ja kaudseks eliminatsiooniks. Otsese eliminatsiooni puhul toimub indiviidide vahetu hävitamine ebasobivate tingimuste või teiste organismide poolt. Kaudse eliminatsiooni all on mõeldud isendite nõrgenemist füsioloogiliste tegurite mõjul ja nende edasist hukkumist teiste tegurite toimel. Kaudne eliminatsioon tuleneb sageli üleasantusest (toitainete puudus jne.). Organismid, mis on nõrgestatud, alluvad eliminatsioonile (näiteks putukrühustete jne. tõttu) kergemini.

Perekonniti eliminatsiooni korral toimub eri paaride järglaste ellujäämine populatsioonis diferentseeritult, vastavalt tekkinud genotüüpidele. Ühe paari järglased on genotüübilt sarnasemad ning nende ellujäämine ja järglaste andmine on tõenäolisem kui teistel.

Rühmiti eliminatsiooni korral hävivad terved populatsioonid ja asenduvad teistega, mis on antud tingimustega enam kohastunud. See võib olla tingitud kliimamuutustest, putukahjustustest, seenhaigustest jt. põhjustest.

9. ISOLATSIOON JA MIGRATSIOON

Oluliseks teguriks populatsioonide evolutsioonis on nende isoleeritus teistest sama liigi lokaalpopulatsioonidest. Ühe lokaalpopulatsiooni isendid ristuvad põhiliselt omavahel, teiste populatsioonidega ristumist toimub harva. Seetõttu, kui populatsiooni genofond hakkab teatud suunas muutuma, põhjustab see tema erinevust teistest populatsioonidest. Erinevuste süvenemine võib viia uute rasside ja alamliikide moodustumisele. Juhul kui isolatsioon säilib pikka aega, siis erinevused populatsioonide vahel järjest suurenevad ja see võib põhjustada uute liikide tekkimist.

Isolatsioon võib välja kujuneda mitmel viisil. Geograafilise isolatsiooni korral on tegemist ruumilise eraldatusega. Lokaalpopulatsioonid on eraldatud mõne geograafilise takistusega, mida nad ei suuda ületada (näiteks veekogu, mäed, stepid jne.). Bioloogiline isolatsioon on tingitud organismide sisemistest omadustest, mis takistavad teatud rühmade vahelist ristumist. Bioloogiline isolatsioon võib olla tingitud ka erinevustest õitsemisaegades — emakate ja tolmukate valmimises. Üks populatsioon õitseb ajal, kui teine on juba õitsemisest.

Kui populatsioon pole täiesti isoleeritud, siis on paratamatu, et immigrantide mõjul muutub geenide sagedus populatsioonis.

Geenide sageduse muutus ühe põlvkonna kohta väljendub valemis

$$\Delta q = -m(q - q_m) = -mq + mq_m,$$

kus m on migratsiooni norm, immigrantide arv jagatud populatsiooni suurusega;

q — geeni sagedus populatsioonis;

q_m — geeni sagedus immigreerunud rühmas.

Liidame võrrandi parema poolega ja lahutame võrrandi paremast poolest suuruse mq_mq :

$$\begin{aligned} -mq + mq_mq + mq_m - mq_mq &= -mq(1 - q_m) + mq_m(1 - q) = \\ &= -mq(p_m) + mp(q_m). \end{aligned}$$

Näeme, et võrrandi kuju on samasugune, kui oli Δq tuletis muteerumisel.

Absoluutne isolatsioon esineb harva — risttolmlevate taimede lokaalpopulatsioonides praktiliselt mitte kunagi. Nagu on näidanud uurimised, võib näiteks okaspuude tolm levida sadade kilomeetrite kaugusele. Taoline migratsioon, kui ta avaldub küllaldase intensiivsusega, nivelleerib erinevusi populatsioonide vahel. I. W. Wright selgitas immigratsiooni tõhusust osaliselt isoleeritud populatsioonide vahel, mis vahetavad omavahel genee. Kui m (immigrantide suhe populatsioonide isendite arvesse N) on 0 (täielik isolatsioon), siis geenide sagedus lokaalpopulatsioonis muutub olenevalt mutatsioonidest, valiku tingimustest ja juhuslikest muutustest. Juhul kui esineb tugev migratsioon, pole enam võimalik diferentseerumine kahe lokaalpopulatsiooni vahel. Puud, vaatamata sellele et nende tolm võib levida suhteliselt kaugele, ristuvad peamiselt siiski lokaalpopulatsiooni piirides. Sagedamini ristuvad omavahel lähestikku asuvad populatsioonid. Seepärast võime alati täheldada suuremat diferentseerumist, kui võrrelda omavahel kaugemal asuvaid populatsioone.

Seoses isolatsiooniga juhitakse sageli tähelepanu nn. inbriiding-nähtusele (ingl. *inbreeding*, sks. *inzucht*), mille all mõeldakse isetolmlemist või risttolmlemist lähedases suguluses olevate isendite vahel. Inbriiding soodustab pärilikult konstantsete homosügootsete vormide (liinide) tekkimist. Heterosügootide isetolmlemisel tekib genotüüpide suhe 1:2:1, seega heterosügootide osa esimeses põlvkonnas väheneb poole võrra. Igas järgnevas põlvkonnas heterosügootide osatähtsus langeb eelmisega võrreldes samuti poole võrra. Heterosügootide osatähtsus põlvkonnas n inbriidisel paljunemisel on võrdne $(1/2)^n$. Homosügootsete genotüüpide osa $1 - (1/2)^n$. Mutatsiooni ja immigratsiooni puudumisel väheneb Ch. Li (1955) järgi heterosügootide osa igas põlv-

konnas suuruse võrra $1/2 N$. Heterosügootse populatsiooni osa vähenemist Li järgi saab määrata valemiga

$$H_t = H_0 e^{-1/2N}$$

kus H_0 on esialgne heterosügootne osa;

H_t — heterosügootne osa pärast t põlvkonda;

N — populatsiooni isendite arv.

Inbriiding esineb põhiliselt isetolmlejatel taimedel. Metsapuudel, mis teatavasti on risttolmlejad, on selle tähtsus väiksem ja võib kõne alla tulla juhul, kui väikesele populatsioonile isoleeritud kohal panevad aluse üksikud isendid või isegi üks isend. Näiteks kuusemetsaga piiratud kohal uueneb maa-ala, kus kuusk on hukkunud (tormi või tulekahju tagajärjel), mõne säilinud männi või kase seemnetega. Populatsiooni iseloomustamiseks, kus esineb inbriiding, kasutatakse kahte terminit — geneetilise suguluse aste ja inbriidingu koefitsient (F).

Geneetilise suguluse astme määramiseks kujutame järgmist situatsiooni:

$$\begin{array}{c} A \text{ ♀} \times B \text{ ♂} \\ \downarrow \\ C \text{ ♀} \times B \text{ ♂} \\ \downarrow \\ D \end{array}$$

D sugulusastme määramisel tema isa ja vanaisa B -ga arvestatakse, et 50% D geenidest pärinevad otseselt isalt. Samuti saab ta B genee kaudselt ema kaudu. $1/2 C$ geenidest oli B -lt ja $1/2 D$ geenidest C -lt, seega $1/2 \times 1/2$ ehk $1/4 D$ geenidest pärines B -lt C kaudu. Seega D geneetiline sugulus B -ga on võrdne $1/2 + 1/4 = 3/4$ (geneetiline sugulus = 75%).

Laialdasemalt kasutatakse inbriidingu koefitsienti. Wrighti järgi F väljendab homosügootsuse kasvu inbriidingu tulemusel. Näiteks võtame järgmise juhu:

$$\begin{array}{c} A \times B \times C \\ \downarrow \quad \downarrow \\ D \times E \\ \downarrow \\ F \end{array}$$

Inbriidingu tähtsaim tulemus on, et kaks vanemorganismi (D ja E) võivad kanda ühise esivanema B identseid genee, mis järglases F võivad sattuda homosügootsesse asetusse. Inbriidingu koefitsient näitab ära homosügootsuse määra, mis sel teel tekib.

F suurus migratsiooni (m) esinemisel väljendub valemis

$$F = \frac{(1-m)^2}{2N - (2N-1)(1-m)^2}.$$

Näeme, et mida väiksem on m , seda suurem on F ja vastupidi. Osalise populatsiooni inbriidingu aste näitab ka üldpopulatsiooni geneetilise diferentseerumise astet. Mida suurem on F väärtus, seda enam on diferentseerunud üldine populatsioon.

Liikidel, mis on levinud laialdastel areaalidel, toimub geenide vahetus ainult lähedaste naaberpopulatsioonide vahel. Seega on võimalused geneetiliseks diferentseerumiseks faktiliselt suured. Suurel pindalal asuv populatsioon pole täielikult panmiktiline. Üksteisest kaugel asuvatel isenditel pole omavahel mingit seost. Üldpopulatsioon jaotub osapopulatsioonideks, milles igal isendil on võimalus ristuda mõne teise isendiga. Sellise mendeleeruva populatsiooni suurus (N) oleneb õietolmu levikust ja isenditevahelisest kaugusest. Järelikult liikidel, mille tolm levib kaugele, on geneetiline diferentseerumine palju väiksem kui liikidel, mille tolm levib väikestele vahemaadele.

10. GEENIDE SAGEDUSE JUHUSLIK MUUTUS

Geenide sageduse muutumist populatsioonis võib võrrelda palli liikumisega kaldu paigutatud laual, kuhu on löödud naelad: pall pörkab vastu naelu, kuni jõuab ühte serva. Ka geenide sagedus muutub ühest suurusest teise, kuni ta ei saavuta suurst 0 või 1,0. Mutatsiooni ja migratsiooni puudumisel ei saa suurus 0 (geeni kadumine) ja 1,0 (geeni fikseerumine — tema poolt teiste alleelide täielik väljatõrjumine) enam muutuda. Näiteks geeni A korral on fikseerumisel kõik isendid AA , kadumise korral isendid aa . Geeni A sagedus võib saavutada kõik võimalikud suurused 0 ja 1 vahel, kuni lõpliku suuruseni 0 või 1; seda muidugi juhul, kui populatsiooni ei mõjuta mingi häiriv tegur. Sellega väheneb populatsioonis heterosügootsete isendite arv — üks alleel kaob, teine fikseerub. Seda nähtust nimetatakse muutlikkuse vaibumiseks. Muutlikkuse vaibumise kiirus oleneb populatsiooni suurusest. Oletame, et populatsioonis on 4 isendit ja $p=0,125$. Geen, mida iseloomustab antud sagedus, esineb ühel isendil ja antakse edasi $1/8$ -le gameetidest. Juhul kui see isend ei võta osa paljunemisest, geen kaob. Kui ta annab järglasi, oleneb geeni kadumise tõenäolisus järglaste arvust. Ühe järglase korral on geeni kadumise tõenäolisus $1/2$, kahe järglase korral $1/4$, kolme järglase korral $1/8$ jne.

4000 isendist koosneva populatsiooni korral, kui geeni sagedus on 0,125, sisaldab antud geeni minimaalselt 500 isendit.

Need oleksid kõik antud geeni järgi homosügootsed. Et geen kaoks, ei tohi ükski neist anda järglasi. Geenide sageduse juhuslik muutumine on matemaatiline fakt. Tema tähtsus evolutsiooni faktorina pole veel täiesti selge. Arvatakse, et suurte populatsioonide korral ($N > 500$) on juhusliku muutumise osatähtsus väga väike, kuid väikestes populatsioonides võib ta olla aktiivseks evolutsioonifaktoriks.

Seega võivad teatud tingimustes populatsiooni geenide sageduses toimuda juhuslikud muutused, mis ei ole põhjustatud looduslikust valikust, vaid nn. geneetilis-automaatsetest protsessidest.

Geneetilis-automaatsed protsessid võivad väikeste populatsioonide geneetilisele koostisele mõju avaldada ka siis, kui looduslik valik toimib vastupidises suunas (teise alleeli kasuks). Järelikult sõltub loodusliku valiku efektiivsus valiku intensiivsuse kõrval ka populatsiooni suurusest. Väikestes populatsioonides elimineeruvad mutatsioonid kergemini, kuid satuvad kergemini ka homosügootsesse olekusse. Seetõttu on väikesed isoleeritud populatsioonid geneetiliselt koostiselt ühtlasemad, kuid erinevad omavahel mitmesuguste juhuslike kõrvalekallete poolest.

V. VALIKU ALUSED METSAMAJANDUSES

1. LIIGISISENE POLÜMORFISM

Puuliigid koosnevad väga suurest arvust isenditest, mis moodustavad antud liigi areaali piirides üldise populatsiooni. Suure areaali ulatuses võivad tingimused populatsiooni kasvuks olla väga erinevad. Üldpopulatsioon ei kujuta endast peaaegu kunagi ühtset tervikut, vaid koosneb väiksematest osapopulatsioonidest ehk kohalikest populatsioonidest (lokaalpopulatsioonid).

Erinevad kasvutingimused lokaalpopulatsioonides põhjustavad erinevusi populatsioonide evolutsioonis. Muutlikkus ja valik võivad kulgeda erinevates suundades. Nagu varem nägime, on populatsioon oma geneetiliselt struktuurilt ebaühtlane, ta koosneb paljudest omavahel erinevatest genotüüpidest. Erisugustes tingimustes on eelistatud olukorras teatud kindlad genotüübid, antud tingimustes sobimatud genotüübid elimineeritakse. Seega kujunevad aja jooksul, kui on garanteeritud küllaldane isolatsioon, populatsioonide vahel võrdlemisi suured pärilikud erinevused. Populatsiooni, mis erineb teistest sama liigi populatsioonidest ühe või mitme päriliku tunnuse poolest, nimetatakse *rassiks*. Igale rassile on iseloomulik teatud geeni sageduse erinevus. Uus rass moodustub juhul, kui geeni sagedus populatsioonis hakkab muutuma. Rass pole midagi staatilist, ta on pidevas aeglases muutumises. Liigi rassilise koosseisu üle otsustame tavaliselt fenotüübi järgi. Näiteks kõrgel mägedes on paljudel puuliikidel kitsas võra, kitsas võra esineb ka põhjapoolsetel rassidel. Lõuna pool ja madalikel on levinud laiavõralised rassid. Rassiks võime teatud omadustega populatsiooni nimetada siis, kui tunnus esineb küllaldase konstantsusega. Tunnus peab olema ka päritav — korduma järgnevates põlvkondades.

Kui rassi kujunemisel omavad põhiliselt tähtsust geograafilised erinevused, nimetatakse rassi geograafiliseks. Geograafilised rassid on tuntud kirjanduses ka geograafiliste teisen-dite nime all. Geograafiliste rasside piirides toimub omakorda populatsioonide diferentseerumine, mille tagajärjel kujunevad nn.



Joonis 17. Kõrge tootlikkusega männik Järvelja õppe- ja katsemetsamajandis. (Orig.)

lokaalrassid, neid nimetatakse ka kohalikeks ehk ökoloogilisteks rassideks.

Ökoloogiliste rassidena tuleb käsitleda rasse, mis on tekkinud enam-vähem ühesuguste geograafiliste tingimuste juures vastavalt kohalikele mulla, reljeefi, aluspõhja ja ka kohaliku kliima ning taimestiku erinevustele. Siiä kuuluksid mitmete autorite poolt eraldatud mulla (edaafilised) ökotüübid, fütotsönoloogilised ökotüübid jne. Et nende kujunemisel omavad tähtsust paljud ökoloogilised tegurid, ongi vahest õigem nimetada neid öko-

loogilisteks rassideks. Sisuliselt on muidugi ka geograafilised rassid ökoloogilised.

Geograafiline rass võib erineda mõne omaduse või tunnuse poolest niivõrd tugevalt, et ta eraldatakse omaette süstemaatiliseks üksuseks — alamliigiks ja mõnede autorite poolt ka liigiks.

Iga rass koosneb populatsioonidest, mis on omavahel ka mõnevõrra erinevad, kuid erinevused genofondis pole nii suured, et tingiksid nende kuuluvust erinevatesse rassidesse. Populatsioon omakorda koosneb vormidest, mis erinevad omavahel morfoloogiliste või füsioloogiliste tunnuste poolest.

Rasside tekkimisel muutub üks populatsioon tervikuna ühes suunas, teine säilib või muutub teises suunas — lahkumine toimub populatsioonidevaheliste erinevuste suurenemisega, allopatrilisel teel. Sümpatrilisest teisendite moodustamisest võib rääkida sel juhul, kui divergents toimub populatsiooni sees. Sümpatriline divergents on võimalik, vaatamata isolatsiooni puudumisele, intensiivse valiku korral (vt. ka Laas, 1967, lk. 44...46).

2. GEOGRAAFILISED RASSID

Kasvutingimuste erinevused areaali piirides tingivad looduslikus valikus erineva suuna. Suurte areaalide korral on geograafiliste rasside kujunemisel esmane tähtsus erinevustel kliimatingimustes, seepärast nimetatakse geograafilisi rasse sageli ka kliimaatilisteks ökotüüpideks. Peale kliimatingimuste omavad suurt tähtsust ka geoloogilised, mullastikulised ja teised tingimused. Seetõttu on õigem kasutada nimetust geograafiline rass ehk teisend. Geograafiliste rasside kujunemisel on esmase tähtsusega temperatuur, valgus- ja niiskustingimused, mis mõjutavad valiku suunda populatsioonides. Nimetatud kliimatingimused erinevad kõige rohkem põhja—lõuna suunas. Seetõttu võib ka puuliikidel märgata kõige suuremaid erinevusi põhjapoolsete ja lõunapoolsete rasside vahel, kusjuures ühe või teise rassi levik on seotud teatud kliimavöötmega. Kasvutingimuste muutused laiuskraadi (ida—lääne) suunas on põhjustanud vastavalt ida- ja läänepoolsete rasside kujunemist.

L. F. Pravdin (Правдин, 1964) käsitleb geograafilist rassi alamliigi sünonüümina ja jaotab hariliku männi viieks alamliigiks, alamliigi (geograafilise ökotüübi) piires eraldab ta veel terve rea kliimaatilisi ökotüüpe. Enam-vähem taolist jaotust kasutavad ka mõned teised autorid. Nii kliimaatiliste ökotüüpide kui ka alamliikide (ja lõpuks sageli ka liikide) kujunemisel omavad tähtsust kõik geograafilised tingimused ja kliimaatiliste ökotüüpide eristamine geograafilistest on enamasti küllaltki problemaatiline. Seega oleks alamliike õigem käsitleda kui geograafiliste rasside (ökotüüpide) rühma, mis teatud tunnuste sarnasuse

tõttu moodustavad ühe alamliigi: Kindlat piiri alamliigi ja geograafilise rassi vahel on sageli raske tõmmata. Seetõttu mitmeid erisusi, mida üks autor käsitleb geograafilise rassina, käsitleb teine alamliigina.

Huvitavaks objektiks geograafilise muutlikkuse selgitamiseks on lehise liigid. Sellistel liikidel nagu siberi ja euroopa lehis on eraldatud terve rida geograafilisi rasse, mida, olenevalt autorist, peetakse vahel ka alamliikideks või isegi liikideks. Tänapäeval tavaliselt eri liigina vaadeldav vene lehis on teatavasti väga lähedane siberi lehisele. Varasemas kirjanduses käsitleti teda enamasti siberi lehise geograafilise rassina. Gruusia metsateadlased käsitlevad ka hariliku männi Kaukaasias kasvavat alamliiki (*Pinus silvestris* subsp. *hamata* Fomin) omaette liigina (*Pinus sosnowskyi* Nakai). On tavaline, et mida enam teadmised ühe või teise puuliigi ja tema omaduste kohta süvenevad, seda enam püütakse liiki killustada, jaotades teda alamliikideks ja uuteks liikideks. Huvi geograafilise muutlikkuse vastu puuliikidel on põhjustanud peamiselt rasside erinevad metsakasvatustlikud omadused. Seoses metsakultiveerimistööde laienemisega on hakatud puuliikide seemneid vedama ühest geograafilisest paikonnast teise. Eriti ilmekalt kajastus geograafilise päritolu mitteametamine möödunud sajandil, mil paljudesse maadesse, sealhulgas ka Eestisse, toodi männiseemet Saksamaalt, peamiselt Darmstadtist seemneäridest. M. Siversi (1903) andmetel kasutati Balti kubermangudes ajavahemikul 1870—1885 darmstadtist männiseemet 107 metsaomaniku poolt. Sajandivahetuseks oli rajatud kultuuridest ca $\frac{1}{3}$ likvideeritud. Nimetatud männikud kannatasid meil osaliselt külma all, samal ajal kui kohalik männirass on täiesti külmakindel. Lume vajutuse tõttu kõverduvad puitumata võrsed, mistõttu puude tüved jäidki kõveraks. Meie kliimas muutusid puud okslikeks, tüved koondeliseks ning vaatamata suhteliselt kiirele kasvule noores eas, jäid nad tootlikkuselt meie männikutest maha. Darmstadtist seemneärid hankisid seemneid mitmesugustest rajoonidest ja seetõttu on need puistud omavahel küllaltki erinevad.

Arvukate katsekultuuridega paljudes maades on tõestatud, et Põhja- ja Kirde-Euroopast pärinevad puud on kitsavõralisemad, sirgetüvelisemad ja peeneoksalisemad kui sama liigi esindajad areaali lõuna ja keskosast. Samasuguste omadustega on ka kõrgemalt mägedest pärinevad eksemplarid. Geograafilisest laiusest ja kõrgusest mägedes oleneb ka puuliikide külmakindlus, vegetatsiooniperioodi algus ja lõpp ning sageli ka resistentsus mitmete haiguste suhtes. Geograafiliste erinevuste arvestamiseks metsakultiveerimisel on rakendatud metsaseemnete rajoonimist.

Geograafilised rassid on kujunenud teatud tingimustega kohastumise tulemusena. Populatsiooni kohastumine teatud tingimustega saab toimuda ainult juhul, kui populatsioon sisaldab



Joonis 18. Darmstadtli männik Otepää metskonnas.
(Foto P. Ott.)

valikule kohaseid genotüpe. Optimaalsetes tingimustes on puuliik alati esindatud rohkete vormidega. Looduslik valik piirab vormide mitmekesisust, kuid ei kõrvalda seda täielikult ja optimaalsetes tingimustes säilivad ka pärilikud muutused, mis ilmnevad fenotüübis juba heterosügootses asetuses. Juhul kui mitmekesisust ei esineks, oleks populatsioon tingimuste muutumisel sunnitud hävima. Peale fenotüübis avalduvate vormide võivad heterosügootses asetuses säilida ka veel paljud antud tingimustes kahjulikud retsessiivsed mutatsioonid, mis tingimuste muutudes või populatsiooni levimisel teistesse tingimustesse võivad osutada kasulikeks. Rassid, mis kujunevad äärmustingimustes, on väliselt

ühetaolised. Näiteks põhjapoolsed männikud on kõik ühtlaselt kitsavõralised. Juhul kui loodusliku valiku toime lakkab, võib ka avalduda pärilike vormide mitmekesisus. Siin saavad antud tingimustes mitesobivad vormid säilida vaid varjatud (retsessiivsel) kujul ja kui puudub looduslik valik, avalduvad nad homosügootsetel vormidel. Domineerivad ja intermediaarsed mitesobivad tunnused elimineeritakse kiiresti.

Puuliikide geograafilised rassid erinevad paljude morfoloogiliste tunnuste, eriti aga füsioloogiliste reaktsioonide poolest. Mitmetel juhtudel on selgelt nähtav nende erinevuste kohastuvuslik iseloom. Näiteks kitsas võra paljudel okaspuudel (mänd, kuusk jt.) on tüüpiline tunnus rajoonides, kus esineb tugev lumikate, s. o. põhjarajoonides ja mägedes. Kitsas võra on aga teatavasti seotud sirge tüvega. Rajoonides, kus esinevad sageli hiliskülmad, domineerivad hiljapuhkevad vormid. Geograafilise muutlikkuse on tinginud valik, mis on kõrvaldanud kõik kahjulikud vormid, selle valiku teguriteks on olnud mitmesugused geograafilised tingimused.

Geograafiliste rasside kujunemist on soodustanud ka isolatsioon. Õitsemine toimub erinevates rajoonides erinevatel aegadel, mistõttu migratsioon õietolmu näol teistest rajoonidest omab suhteliselt väikest tähtsust.

Tuleb arvestada, et meie laiuskraadidel jääajal puuliigid hävisid ja tungisid siia alles holotseenis. Meie metsapuudest kõige vanemad — mänd ja kask — asustasid meie alad umbes 11000 aastat tagasi, teised veelgi hiljem. Põhja pool asuv männi alamliik lapi mänd (*P. silvestris* subsp. *lapponica* Fries) on meil kasvavast männist (*P. silvestris* subsp. *silvestris* L) tublisti erinev, vaatamata sellele et erinevused ei saanud välja kujunema hakata varem kui 10 000 aastat tagasi. Näeme, et loodusliku valiku toimel võivad geograafilised rassid formeeruda suhteliselt lühikesel ajajooksul.

Vaatamata sellele et geograafiliste rasside pärilikud erinevused on rohkearvuliste katsete ja uuringutega vaidlematult tõestatud, jätkatakse pidevalt uute katsete rajamist. Katsete eesmärgiks on põhiliselt leida rasse, mis annaksid paremaid tulemusi kui kohalikud. Mitmetes maades on intensiivsete raietega kohalik rass hävitatud ja püütakse saada uut, antud tingimustele sobivat rassi.

3. ÖKOTÜÜPID

Ökoloogiline polümorfism, mis avaldub kõigepealt populatsioonide erinevuses erisugustel kasvukohtadel, on fakt, mis ei vaja tõestamist. Jälgides ühes ja samas geograafilises piirkonnas erinevaid sama puuliigi puistuid, võime näha kõigepealt suuri erinevusi nende tootlikkuses, mis oleneb peamiselt mulla viljakusest ja

veerežiimist. Kõige selgemaks väljenduseks on puistute jaotamine boniteetidesse vastavalt nende tootlikkusele. Omaette probleem on, kas on siin tegemist ainult kasvukoha modifikatsioonidega või on erinevused kasvukohas põhjustanud ka muutusi genotüübis. Lähtudes üksiku organismi tasemest, märkisime varem, et kasvutingimustest esilekutsutud muutused (modifikatsioonid) ei ole pärandatavad järglastele, sest genotüüp võib muutuda ainult mutatsiooni või ka rekombinatsiooni teel. Peab tunnistama, et kui geograafiliste rasside selgitamiseks on juba pika aja jooksul rajatud hulgaliselt katseid, siis ökoloogiliste rasside küsimuse selgitamiseks on töötatud märksa vähem. Vastavaid katseid on hakatud rajama alles viimastel aastakümnetel. Varasemad katsed olid sageli juhuslikud ja metoodiliselt valed, mistõttu tulemused on küsitava väärtusega. Peamine viga on olnud selles, et seemneid katsete rajamiseks pole varutud mitte populatsioonidest tervikuna, vaid üksikutelt puudelt, millega pole võimalik iseloomustada populatsiooni genofondi erinevusi. Rasside erinevuste selgitamisel omab tähtsust populatsioon kui tervik.

Mitmed autorid, näiteks Mayr, on seisukohal, et ökoloogilisi rasse looduses ei esine ja kui neid on kirjeldatud, siis kujutavad nad endast hilisemal ajal sissetunginud mikrogeograafilisi rasse. Nagu märgib J. Olenov (Оленов, 1961), oli ökoloogiliste rasside eitamine Mayri suurim viga. G. Stebbins (1950) rõhutab ökoloogiliste rasside tähtsust taimeliikide tekkimisel.

Käesoleva sajandi alguses märkis A. Engler (1905), et halbadel kasvukohtadel kasvanud kõveratüveliste ja halva kasvuga puude järglased on samuti halva kasvuga. Neid Engleri katseid jätkas H. Burger, kes tõestas (1931), et kõver tüvi ja halb kasv nii männil kui ka lehisel on päritavad. Siinjuures ta rõhutas, et mitte mullatingimused ei ole muutnud genotüüpi, vaid nimetatud kasvukohtadel esinevad puistud on vastava geneetilise koosseisuga. A. Oppermann (1909) on veendunud, et rassid võivad välja kujuneda mitmesuguste kohalike tegurite — sealhulgas ka inimese tegevuse mõjul. Ökoloogiliste rasside esinemisele viitavad veel mitmed metsateadlased (H. Gross, 1929; H. Zimmermann, 1931; W. Schmidt, 1935). Ulatuslikumaid uurimisi hariliku saare rasside kohta tegid E. Münch ja V. Dietrich (1925), kes eraldasid saarel kaks vormi: luha- ja lubjasaare. Nimetatud autorite katsed polnud vabad puudustest (kasutati üksikutelt puudelt kogutud seemneid jne.), millele juhib tähelepanu F. Weiser (1964), kes küsimuse selgitamiseks rajas juba põhjalikumaid katseid, kuid katsete nooruse tõttu ei julge esialgu teha järeldusi hariliku saare rassilise diferentseerumise kohta. Oma edaspidistes töödes peab Weiser (1965) vajalikuks eristada puuliikidel kliimaatiliste rasside piires ka mullarasse (ökoloogilisi rasse), mis tema järgi on suure teoreetilise ja praktilise tähtsusega. Rasside väljakujunemisele erinevates mullastikutingimustes juhtis tähelepanu ka tun-

tud Soome metsateadlane A. Cajander (1921), kes tarvitas nime-
tust «kasvukoharass» (Standortsrasse). Büsgen ja Münch (1927)
eraldavad morfoloogilisi ja füsioloogilisi kasvukoharasse. Viima-
sed ei oma morfoloogilisi erinevusi, kuid erinevad suhtumiselt
niiskusesse, soojusesse, haigustesse, mulla viljakusse, erinevad
vegetatsiooniperioodi pikkuselt jne. E. Rohmederi (1955) järgi
osutatakse seemnevarumisel Austrias eriti suurt tähtsust kasvu-
kohale, ja seda just metsateadlase Cieslari mõjul. Seemneid ei
varuta seal mitte üksnes kõrguse järgi, vaid ka aluskivimi ja
nõlva ekspositsiooni järgi. K. Rubner (1959, 1962, 1964) eraldab
Saksa FV-s vastavalt kasvukohatingimustele 15 männi vormi.
S. Mjasojedov (Мясоедов, 1962) tuli tammekultuuride uurimisel
Šipovi katsemetskonnas järeldusele, et metsatüüp võib avaldada
teatud juhtudel suuremat mõju kui geograafiline päritolu. I. Pat-
lai (Патлай, 1964), uurides üle 30 a. vanuseid männikultuure,
leidis, et kultuuride kasvule avaldas kasvukoht geograafilise
rajooni piirides olulist mõju. Siinjuures erinevus produktsoonis
kasvukohta järgi oli 25...30%. L. Pravdin (Правдин, 1964) on
seisukohal, et kliimatiliste ökotüüpide piirides esinevad edaafi-
lised ökotüübid, mis tekivad eriti äärmustingimustes (nrj. kriidi-
mänd, rabamänd, soolakindel mänd jne.). Samal ajal on mitmed
teised autorid seisukohal, et ökoloogilisi rasse puuliikidel ei esine
ja seemnete ökoloogiline kuuluvus ei oma mingit tähtsust.

Küsimuse selgitamiseks alustati Eesti NSV-s 1959. a. hariliku
männi katsekultuuride rajamist mitmesugustest kasvukohtadest
pärinevate seemnetega. Kõige vanemad (1956/57. a. seemnesaa-
gist) katsekultuurid paiknevad Võru Metsamajandi Vastseliina ja
Rõuge metskonnas ning Järvelja õppe- ja katsemetsamajandis.
Katsetest selgus, et kultuuride kasvus on küllaltki suuri erinevusi.
Nii näiteks Vastseliina metskonnas rajatud katsetel (kultuurid
paiknevad II boniteedi jänese kapsa alal) oli I boniteedi puistu
järglaste kõrgus 1966. a. (10 a. vanuselt) 253 cm, rabamändide
kõrgus ainult 180 cm. 1962. a. Järveljale rajatud katsekultuuri-
des oli 7 a. vanuste taimede kõrgus (1966. a.) rabamändidel kesk-
miselt 107 cm, siinjuures oli katseid rajatud Tähtvere ja Kubja
metskonna rabadest toodud seemnetega ning kõrgus oli mõlemal
keskmiselt ühesugune. Samal ajal oli Kooraste metskonnast II
boniteedi väga hea kvaliteediga puistust kogutud seemnetega raja-
tud katsekultuuride keskmine kõrgus 144 cm. Eriti Vastseliina
katsealal kannatasid rabamännid tugevalt männi pigirooste all,
samal ajal kui teistest katsekultuuridest olid nakatatud vähesed.
Analoogilisi tulemusi saadi ka teistel katsealadel hilisemates kat-
setes.

Ökoloogiliste rasside väljakujunemisel omavad tähtsust põhi-
liselt needsamad tegurid mis geograafiliste rasside korral. Üks
olulisemaid on looduslik valik. Olelusvõitluses säilivad ja anna-
vad järglasi genotüübid, mis antud kasvukohale kõige enam vas-



Joonis 19. Männid rabal. (Orig.)

tavad. Viljakatel kasvukohtadel säilivad genotüübid, mis on kiirema kasvuga, aeglase kasvuga genotüübid jäävad kasvus maha ja teiste poolt varjatuna ei vilju. Nagu näitavad uurimised, annavad põhilise osa seemnetest I ja II Krafti klassi puud. Näiteks Sobolevi ja Fomitševi (Соболев, Фомичев, 1908) uurimuste järgi avalduvad kuusikus kasvuklasside vahel viljakandvuses järgmised suhtearvud: I kl. — 100%; II — 88%; III — 37%; IV — 0,5% ja V — 0,0%. Meil tehtud vaatluste järgi viljuvad mitmetel aastatel männikutes ainult I ja II klassi puud, juba III klassi puude viljakandvus on äärmiselt väike, IV ja V klassi puud vilja ei kanna.

Halvematel kasvukohtadel toimub looduslik valik teises suunas. Puude aeglase kasvu tõttu ei ole liigisisene konkurents tugev. Säilivad genotüübid, mis on enam kohastunud vastavate tingimustega: liigniiskusega rabas ja teistes märgades kasvukohtades, põuaga nõmmel, lootaladel ja teistel kuivadel kasvukohtadel jne. Äärmustingimustele vastupidavad vormid ei pruugi siinjuures olla sugugi kiirekasvulised. Võib arvata, et sama põhjus on ka haiguskindluse erinevuste väljakujunemisel. Viljakamatel muldadel, kus esineb rohkesti haaba (on vaheperemeheks pigiroostele), on säilinud põhiliselt genotüübid, mis on haigusele vastupidavamad. Nagu näha, ei ole äärmustingimustes ka migratsioonil teis-

test populatsioonidest eriti suur tähtsust: puud tolmlevad põhilselt ühe lokaalpopulatsiooni piirides. Teistest populatsioonidest mitesobivale alale sattunud taimed elimineeritakse lühikese aja jooksul, sest enamasti ei suuda nad märgitud põhjustel antud tingimustes viljuda.

Suurt tähtsust omavad kohastumisprotsessis ka modifikatsioonid. Puittaimed, sattudes erinevatesse tingimustesse, reageerivad sellele kõigepealt adaptiivsete modifikatsioonidega. Samal ajal on suurem valikuväärtus mutatsioonidel, mille fenotüübiline ilme ühtib uutes tingimustes tekkinud modifikatsioonidega. Järgneva valiku tulemusena kujunevad välja genotüübid, mille fenotüüp sarnaneb esialgu tekkinud modifikatsioonidega, ja aja jooksul modifikatsioonid asenduvad mutantsete isenditega. Seega võimaldavad modifikatsioonid liigil paljuneda, laiendada levikuala ja koguneda mutatsioonidel. On selge, et kui liik on uue ala alles asustanud (näiteks mänd tunginud rabale), on ülekaalus modifikatsioonilised isendid ja nende pärilikkus ei ole muutunud. Lisaks modifikatsioonidele algab ka vastavate mutatsioonide kogunemine. Sellised mutatsioonid tekkisid ka teistes tingimustes, kuid nad elimineeriti. Väliselt ühetaolise fenotüübi korral kujuneb esialgu heterogeenne populatsioon, mis sisaldab nii modifikatsioonidega kui ka mutatsioonidega puid, kusjuures viimaste osatähtsus pidevalt tõuseb ja lõpuks küllaldase isolatsiooni tingimustes kujunebki välja rass, mis genotüübilt on esialgsest erinev. Põhjustatuna mitmesugustest faktoritest, eriti lühikesest kasvuperioodist vastavates tingimustes, ei kujuta mitte igasugused eriilmelised puistud endast veel ökoloogilist rassi. Võib arvata, et küllalt sageli on tegemist ka kasvukoha modifikatsioonidega, mille genofond on suhteliselt väikese erinevusega või puudub erinevus üldse. Arvatavasti on see ka põhjuseks, miks katsete tulemused küsimuse selgitamisel on olnud sageli erinevad (vt. ka Valk, 1967).

4. MORFOLOOGILISTE TUNNUSTE MUUTLIKKUS

Puud, mis moodustavad puistu, erinevad omavahel peaaegu kõikide tunnuste poolest. Erinevused tulenevad kasvutingimustest (modifikatsioonid), puude vanusest ja genotüübist. Seleksioonääri huvitavad ennekõike genotüübist tingitud erinevused. Nende eraldamine modifikatsioonidest on enamasti raske ja nende üle kindlalt otsustada saab ainult järglaste põhjal. Morfoloogilistest vormidest pakuvad huvi sellised, mis on teatud majandusliku väärtusega või dekoratiivsete omadustega. Peamiseks puu metsamajandusliku väärtuse näitajaks on tüve vorm — selle pikkus ja sirgus. Tüve vorm on erinev paljudel geograafilistel rassistel — eriti hea tüve vormiga on näiteks põhjapoolsed männirassid. Nagu näitavad katsed, säilib hea tüve vorm ka üleviiduna lõunapoolse-



Joonis 20. Tuuleluualt kogutud seemnest kasvatatud keraja kujuga kuue aasta vanune mänd (Järvselja kv. 35^a). (Orig.)

tesse rajoonidesse. Samasugust geneetilist erinevust tüve vormis on täheldatud ka paljudel teistel puuliikidel: tammel, haaval, lepal jt. Peale tüve kuju omab suurt tähtsust ka selle laasumine oks-test. Juhul kui populatsioonil on pärilik kalduvus halvasti laasuda ja hargnevat tüve moodustada, ei anna hooldusraied soovitud efekti. Heade pärilike omadustega populatsioonis võib varakult alustada intensiivsete hooldusraietega, sest pole karta halva tüve moodustumist ja tugevat okslikkust. Tähtis on asjaolu, et kalduvus moodustada halva vormiga tüve avaldub sageli juba noores eas. Taimed, mis kalduvad varakult hargnema ja kõverduma, ei anna kunagi head tüve ka vanas eas ja sellised taimed võime enne metsa istutamist välja sorteerida.

Võra vormilt võivad puud olla samuti väga erinevad. Oksad, mis moodustavad võra, on kas peened või jämedad, lühikesed või pikad. Lühikesed oksad moodustavad alati kitsa võra. Niisuguse võraga puud on hinnalisemad, sest võtavad vähem kasvuruumi, mistõttu tõuseb populatsiooni tootlikkus (puude arv pinnaihikul on suurem). Kitsas võra võib moodustuda ka pikka-dest okstest, juhul kui nad asuvad tüve suhtes teravnurga all (püramidaalsed vormid). Võra läbimõõt puudel oleneb väga palju keskkonnast, eriti kasvuruumist. Mida enam on puul kasvuruumi,

seada laiema võra ta kasvatab. Kui aga puu ka vabas seisus säilitab kitsa võra, võib oletada, et tegemist on päriliku omadusega. Võra kuju päritavust männil uuris Zeberbauer (1912) juba käesoleva sajandi alguses ja näitas, et laiavõraliste mändide järglased on samuti laiavõralised, seevastu kitsavõralised puud andsid kitsavõralisi järglasi. Mitmete autorite järgi võib kalduvust moodustada laia võra ära tunda juba noortel seemikutel. B. Lindquist (1956) leidis, et seemikutest, mis pärinesid tugevate okstega laiavõralistelt mändidelt, oli 2 aasta vanuselt 90—100% külgokstega, kitsavõraliste puude järglastest olid samal ajal külgokstega 10—35%. T. Leuhhina (Леухина, 1959) järgi olid laiavõraliste mändide järglased jämedama juurekaelaga ja lühemad. Kitsa- ja laiavõralisi vorme on eriti uuritud harilikul männil. Nimetatud vormide esinemine on sageli seotud kasvukohatingimustega. Kitsavõralised vormid domineerivad põhjapoolsetel laiuskraadidel ja mägedes. Keskmistel laiuskraadidel esinevad nad koos, kusjuures laiavõraliste osatähtsus väheneb põhja suunas. Loodusliku valiku käigus hävinevad põhja pool ja mägedes laiavõralised vormid.

Alates Sylvéni (1909) uurimustest käesoleva sajandi alguses on suurt tähelepanu pööratud ka kuuse võra tüüpidele. Eriti on paelunud tähelepanu nn. sugajate okstega tüüp, mis on suurema juurdekasvuga. Peab märkima, et see tüüp on teistest laiema võraga, ja kuigi üksik puu on intensiivsema kasvuga, ei kajastu see populatsioonis — puistu juurdekasv pole suurem kui teistel vormidel.

Omapäraseks võra vormiks tuleb pidada ka nn. tuuleluuda harilikul männil. S. Samofali andmetel on nimetatud vorm ka seemnetest pärandatav. V. Noskov ja S. Negrutski leidsid küllalt rohke materjali põhjal (uuriti tuuleluudi 27—120 a. vanustel mändidel ja koguti 550 käbi, millest saadi 27 g seemet), et viie aasta vanuselt oli 45% taimedest muundunud võraga (Альбенский, 1959). Eesti NSV-s (Järvseljal) rajatud katses ühelt tuuleluualt kogutud seemnetega oli iseloomuliku võraga 10% järglastest (vt. joonis 20). Rohmederi ja Schönbachi (1959) järgi on analoogilisi tulemusi saadud ka kuuse tuuleluudadelt kogutud seemnetega: osa järglasi on omapärase tiheda keraja võraga, osa vahepealseid ja osa normaalseid. Kõikidel juhtudel olid seemned moodustunud vabatolmlemisest.

Haljastusel kasutatakse laialdaselt mitmete puuliikide püramidaalvorme (tamm, pappel, elupuu jt.). Püramidaalsete vormide esinemine on tüüpiline näide paralleelsest ehk homoloogilisest muutlikkusest. Nii püramidaalseid kui ka kerajaid vorme paljundatakse põhiliselt vegetatiivselt. Häid tulemusi on saadud, siinjuures ka Eesti NSV-s, püramidaalvormide (eriti elupuu ja ka tamme) seemnetest paljundamisel. Tingituna risttolmlemisest normaal-



Joonis 21. Püramidaalne tamm Tartus I. Mitšurini tänaval. (Orig.)

sete vormidega on järglaste seas mitmesuguse võrakujuga isendeid. Et püramidaalsete vormide osatähtsust järglaste seas tõsta, tuleb nende paljundamiseks rakendada kunstlikku tolmeldamist sellesama vormi tolmuga. Ühes rajoonis kuuluvad sageli püramidaalsed vormid ühte klooni ning seetõttu võib pidurdada tulemusi inbriiding.

Üks olulisi tunnuseid, mille järgi eristatakse sageli metsapuude vorme, on erinevused koore ja korba ehituses ning värvuses. Selektiooni seisukohalt on koore paksus ja värvus, korba värvus ja struktuur tähtis sel korral, kui nende järgi saab otsustada

vormi majandusliku väärtuse üle. Näiteks kui korba lõhed männil kulgevad ülevalt alla spiraalselt, siis taolise männi puit on keerdkasvuga ning seega ebakvaliteediline. Paks koor ja varakult moodustuv korp kaitsevad puud mehaaniliste vigastuste ja mitmesuguste kahjustuste eest. Seetõttu on selektsiooni seisukohalt vajalik aretada paksukoorelisi vorme, mis varakult moodustavad korba ja on vastupidavamad. Rohkesti on koore vorme uuritud harilikul kuusel. On teada, et õhukese- ja siledakooreliste kuuskede puit on heade resonantsomadustega ja seega sobiv muusikariistade valmistamiseks; krobeline, varakult korbastunud koorega kuuse puit on raskem, mädanemisele vastupidavam ja paremate mehaaniliste omadustega. Fischer tõestas Sveitsis pikaajalise katsetega, et kuuse koore vorm on päritav (Rohmeder, Schönbach, 1959). Ühe paksukoorelise lehisetaolise korbaga kuuse järglaste seas oli 25% samasuguse koorevormiga isendeid. Hea seos koore ja korba ehituse ning puidu kvaliteedi vahel on aru- ja sookasel. Mädanikukindlust haaval seostavad paljud autorid (Орленко, 1957) koore värvusega. Mädanikukindlamaks on osutunud rohelsekooreline haab. Koorevormide uurimisel on eriti tähtis arvestada puude vanust, sest vanusega muutub koore paksus, korba kõrgus ning paksus ja teised omadused.

Peale nimetatud tunnuste erinevad puud veel okaste ja lehtede kuju, suuruse, värvuse ja asetuse, õite kuju ja värvuse, viljade, seemnete ja teiste morfoloogiliste tunnuste poolest. Kõik nimetatud vormid omavad tähtsust põhiliselt dekoratiivsete ja omapäraste vormide aretamisel. Metsamajanduse seisukohalt on neil tähtsust vaid siis, kui nad on seotud mõne majanduslikult tähtsa tunnusega (korrelatiivne muutlikkus). Mõned okste ja käbide isearasused on olulised ka rasside määramisel. Nii näiteks on mustade seemnetega männid paljude uurimiste järgi vaigurikkamad kui pruunide ja heledate seemnetega männid. Meil tehtud uurimiste põhjal on mustade seemnete ja hallikate käbidega männid suhteliselt kitsama võraga ja parema kasvukiirusega kui pruunide käbide ja seemnetega puud ning nende järglased. Tunnuste seose selgitamine nõuab ulatuslikke ja pikaajalisi uurimisi, mõnede vaatluste põhjal tehtud järeldused võivad sageli osutada ennatlikeks.

5. FÜSIoloogILISTE OMADUSTE MUUTLIKKUS

Füsioloogiliste omaduste muutlikkuse all käsitletakse muutusi omadustes, mis kajastuvad fenoloogias, kasvukiiruses, nõudlikkuses mulla niiskuse, toitainete, temperatuuri ja teiste tingimuste suhtes. Üks olulisemaid omadusi on vegetatsiooniperioodi pikkus, mis oleneb puhkemisajast kevadel ja vegetatsiooni lõpetamisest sügisel. Paljudel puuliikidel võib panna tähele, et osa puid puh-

kab kevadel varem, osa hiljem ja osa antud populatsiooni puhkemisaja keskel. Rohkesti uurimusi nimetatud vormide kohta on tehtud kuusel, tammel, pöögil, sanglepal, haaval, kasel jt. Peab arvestama, et pungade puhkemine oleneb suuresti välistingimustest, eriti puistu tihedusest ja puu asetusest puistus. Puhkemisaeg sõltub ka populatsiooni üldisest kasvukohast. Kuused madalamal ja niiskemal kasvukohal puhkevad hiljem kui kõrgematel ja kuivematel kasvukohtadel. Mitmed autorid on pikaajaliste uurimiste tulemusena jõudnud järeldusele, et puhkemisaeg on ka päritav: säilib seemnetest paljundamisel. Nii nagu puhkemine kevadel, erineb puudel ka lehtede kolletumine sügisel. Tavaliselt lõpeb varapuhkevatel vormidel ka kasv varem kui hiljapuhkevatel, seega keskmine vegetatsiooniperioodi pikkus jääb mõlemal samaks. Sealjuures on võimalik leida ka vorme, mis puhkevad vara ja lõpetavad kasvu hilja ja vastupidi. Üldse esineb vegetatsiooni kestuses neli varianti: 1) algab vara, lõpeb vara; 2) algab hilja, lõpeb hilja; 3) algab vara, lõpeb hilja; 4) algab hilja, lõpeb vara.

Metsamajanduses on vaja aretada vorme, mis vastaksid maksimaalselt kohalikele tingimustele. Rajoonides, kus on tegemist pika vegetatsiooniperioodiga ja puuduvad kevadised hiliskülmad ning sügisel varakülmad, on otstarbekas kasvatada kolmandat varianti. Esimene variant sobib rajoonidele, kus puuduvad hiliskülmad, kuid esinevad varakülmad. Neljandad rajoonidele, kus esinevad hilis- kui ka varakülmad. Meie oludes on enamasti sobiv teine variant, sest eriti madalamatel aladel on meil kevadel sagedased hiliskülmad.

Kasvukiirus erineb kõigepealt geograafilistel rassistel. On teada, et põhjapoolsed ja kõrgmägedest pärinevad rassid kasvavad aeglasemalt kui lõunapoolsed ja madalike rassid. Võib arvata, et siin on olulist mõju avaldanud nii temperatuur kui ka valgustingimused. Põhjarassid on kohastunud pika päeva tingimustega ja lõunas jääb neil valgusest puudu. Suurt tähtsust omab ka vegetatsiooniperioodi pikkus — põhjapoolsete taimede vegetatsiooniperiood on tunduvalt lühem.

Kasvukiiruses võib täheldada ka individuaalset muutlikkust. Tingituna pärilikest erinevustest on osa puid tunduvalt kiirema, teised aeglasema kasvuga. Kiirem kasv on põhjustatud okaste või lehtede suuremast pindalast ja assimilatsiooni suuremast intensiivsusest. H. Schmidt (1953) uurimuste järgi oli harilikul kuusel ühesugustes tingimustes, sama vanuse ja ühesuguse okka massi korral, tingituna assimilatsiooni erinevast intensiivsusest, puidu juurdekasvus suuri erinevusi, mis väljendus absoluutkuiva puidumassi juurdekasvus kaaluühiku absoluutkuiva okkamassi kohta. Kuusel oli assimilatsiooni intensiivsus 0,24...0,51 kg (ühesugustes tingimustes ja ühesuguse vanusega puudel). Veel suurem on erinevus üksikutel puudel okaste massis — näiteks kuusel 0,2...1,1 kg 1 m³ võra kohta. Üldreegla on assimilatsiooni

intensiivsus seda madalam, mida tihedam on võra. Väga kiirekasvulised on puud, millel üheaegselt esineb tihe võra ja kõrge assimilatsiooni intensiivsus. Schmidti uurimuste järgi oli 47. a. vanusel tiheda võra ja intensiivse assimilatsiooniga kuusel juurdekasv aastas 5 korda suurem kui kuusel, millel võra oli niisama suur, kuid hõre ja madala assimilatsiooni intensiivsusega okastik.

Kiire kasv on seotud mulla viljakusega. Kiirekasvulised vormid on tavaliselt nõudlikud mulla viljakuse ja niiskuse suhtes. Metsamajanduse seisukohalt on suure väärtusega vormid ja teisendid, mis saavutavad suhteliselt kiire kasvu ja suure tootlikkuse ka kehvematel muldadel. Näiteks musta papli hübriidid, mida metsamajanduses kasutatakse, nõuavad viljakat, tusedat, kobedat ja lujajasisaldavat mulda. On leitud ka mõned kloonid, mis erinevad oma nõuetelt mulla viljakusele ja teistele tingimustele. Ka reageerimine väetamisele on kloonidel erinev.

Mitmete uurimuste järgi on puude kasvukiirus pärandatav ka järglastele. Münchi uurimuste põhjal oli 16 kuuse emapuu järglastest kõige kõrgema järglaskonna keskmine kõrgus kolme aasta vanuselt 42 cm, kõige madalamatel 18 cm, vahe seega ca 2,5-kordne (Rohmeder, Schönbach 1959). Sellised erinevused tavaliselt vanusega vähenevad: taimedel, mis esialgu on kiire kasvuga, kasv aeglustub, teistel aga kiireneb. Hariliku männiga Eesti NSV-s rajatud katsetes nii suuri vahesid kõrguses üksikute järglaskondade vahel ei ole ilmnenud. Näiteks 1959. a. Järveljale rajatud katseseerias oli 1966. a. kõige suurem keskmine kõrgus ühe puu järglastel 338 cm, kõige väiksem 280 cm (katse rajati kümne puu järglaskonnaga, kusjuures emapuud pärinesid ühest puistust). Erinevus kõrguses oli 10 aasta vanuselt 21% (puu nr. 1 kõrgusest). Kõrguse muutumisest viiel aastal annab ülevaate tabel 5.

Puu nr. 3 kuulus ülevalitsevate puude hulka (kõrgus 170 aastastelt 37 m), puu nr. 1 III kasvuklassi (kõrgus 170 aastastelt 32 m). Tuleb arvestada, et puistus toimub risttolmlemine mitmesuguste puude vahel ja mitte alati ei ole kõrgemate puude järglased kiirema kasvuga.

1962. a. rajati võrdluskatse 17 puu järglastega, mis pärinesid 160 a. vanusest I boniteedi männikust Järveljalt. Andmed kõige suurema ja väiksema keskmise kõrgusega järglaskonna kohta on esitatud tabelis 6.

Näeme, et järglaste erinevus kõrguses 7 a. vanuselt moodustas 36% puu nr. 9 järglaste kõrgusest. Antud juhul olid vahed tunduvalt suuremad kui eelmises näites. Puu nr. 15 kõrgus oli 37,5 m, puu nr. 9 kõrgus 35 m. Puu nr. 15 oli seega 107% puu nr. 9 kõrgusest. Väike erinevus kõrguses vanade puude vahel ei näita midugi nende kasvukäigu erinevusi.

Erinev on puudel ka arenemise kiirus, mida näitab viljakandvuse algus. Viljakandvus ehk küpsuse perioodi algus saabub eri-

Tabel 5

Puu nr.	Kõrgus, cm				
	1962	1963	1964	1965	1966
3	106	152	207	267	338
1	82	123	174	233	280
vahe, cm	24	29	33	34	58
%	29	24	19	15	21

Tabel 6

Puu nr.	Kõrgus, cm			
	1963	1964	1965	1966
15	29	50	80	125
9	14	39	59	92
Vahe, cm	15	11	21	33
%	107	28	36	36

nevatel ökotüüpidel eri ajal. Põhja poolt pärinev mänd hakkab lõunas varem vilja kandma kui kodumaal. Ka samas populatsioonis võib alati leida puid, mis viljuvad varem kui teised. Üksikuid viljakandvaid mände ja kuuski võib kohata isegi alla 10 a. vanustes kultuurides. Mitmed lehtpuud ja lehised õitsevad ja viljuvad juba viie aasta vanuselt. Varane viljakandvus metsapuudel pole üldiselt soovitatav nähtus, sest puud kulutavad palju energiat viljakandvusele, mistõttu puidu juurdekasv tavaliselt langeb. G. Messer (Rohmeder, Schönbach, 1959), uurides okaspude viljakandvust, leidis, et seemneaastal kulub viljade valmimiseks toitaineid hulgal, millest oleks võinud saada täiendavalt 4...6 tm puitu hektari kohta. Aretusmaterjaliks seemneistanduste rajamisel varaviljuvad puud seetõttu ei kõlba.

Peale pärilike omaduste oleneb viljakandvus palju välistest tingimustest, eriti valgusest ja soojusest. Seda saab ka mitmete meetoditega (harvendamine, väetamine, võra kärpimine jne.) mõjutada.

Käsitletud tunnuste ja omaduste kõrval ilmneb muutlikkus ka puidu ehituses, vaigutoogis, selle kvaliteedis jne. Nimetatud omaduste kindlaksmääramine kasvaval puul on enamasti väga raske ja siin on tähtsad mitmed morfoloogilised tunnused, mille järgi saab kaudselt otsustada füsioloogiliste omaduste üle.

6. ERINEVUSED RESISTENTSUSES

Puittaimede vastupidavus kliimatingimustele, kahjuritele ja haigustele oleneb suuresti puude anatoomilistest ja füsioloogilistest omadustest. Kliimatingimuste poolest on väga tähtis omadus vastupidavus külmale, eriti kevadistele hiliskülmadele. Hiliskülmadele on tundlikud varapuhkevad vormid. Kohtades, kus sageli esinevad hiliskülmad, on looduslik valik varapuhkevad vormid kõrvaldanud ja säilinud vormid on enamasti hiljapuhkevad. Antud juhul pole tegemist vastupidavusega külmale, vaid kohastumisega vastava vegetatsiooniajaga. Külmale vastupidavusest võib rääkida juhul, kui puu, mis on alustanud kasvu, ei ole külmakartlik.

Lumekahjustusele on vastupidavad kitsavõralised vormid ja need vormid, mille oksad on suunatud allapoole. Päikesepõletusele on vastupidavad paksukoorelised vormid. Seoses tööstuse arenguga on muutunud tähtsaks probleemiks puude vastupanu tööstmine suitsugaasidele. Ka selles osas esineb puude vahel suuri erinevusi. Suitsukindlad vormid on aluseks tööstusrajoonide jaoks sobivate sortide aretamisel.

Putkkahjurite massiliste rüüstete korral võib näha, et mõned eksemplarid jäävad peaaegu puutumata. Sel juhul võib olla tegemist nn. näiva vastupidavusega — puu kasvukäik ei ühti kahjuri tegevusperioodiga. Näiteks puu puhkeb ajal, kui putuka rüüsteaeg on juba möödas. Tegelik vastupidavus on seotud tavaliselt vaigu või mõne muu aine sisaldusega, mis mõjub kahjurile negatiivselt. Isegi vastupidavuses imetajate kahjustustele ilmneb suuri erinevusi. Nii koorivad põdrad rohkem siledakoorelisi kuuski; kuused, mis varakult moodustavad korba, jõuavad kahjustusperioodist kiiremini välja. Rootsisis on leitud haava kloon, mida põdrad ei kahjusta, — põhjuseks on koore vähene salitsüülsisaldus.

Suur on muutlikkus ka vastupidavuses seenhaigustele. On selgunud, et triploidne haava gigantvorm on vastupidav haava kõige suuremale kahjustajale — haavataelikule. E. Orlenko (Орленко, 1957) ja teiste uurijate andmetel on mädanikukindlam haava rohelisekooreline vorm.

Valget mändi kahjustab meil tugevalt sõstra-viltrooste, mis teeb valge mändi kasvatamise kohati peaaegu võimatuks. On aga leitud üksikuid puid, mis haiguse all ei kannata. Haiguskindlad on ka mitmed hübriidid (*P. strobus* × *P. peuce*; *P. strobus* × *P.*

griffithii). Lehisevähile on vastupidavad jaapani lehis ja selle hübriidid, samuti euroopa lehise sudeedi rass.

Hariliku männi seemikud kannatavad sageli okka-pudetõve all. On selgunud, et vastuvõtlikkus pudetõvele oleneb seemnete geograafilisest päritolust. Vastupidavamad rassid pärinevad piirkondadest, kus nakatumisoht on suurem — niiske kliimaga aladelt. Nimetatud aladel on pikka aega toimunud seenele vastupidavate vormide looduslik valik. Kergesti nakatuvad puud on välja surnud juba esimestel aastatel ja neil on puudunud võimalus jätta järglasi. Kuivas ja soojas kliimas on seene virulentsus väiksem ja mändid haiguse vastu vähem resistentsed. Viies selliseid mände üle jaheda ja niiske kliimaga alale, hävivad neist paljud juba esimestel aastatel. Sama nähtus esineb ka männi-pigirooste ja paljude teiste seenhaiguste puhul,

Mitmete uurimuste järgi on mändide kalduvus haigestuda koorepõletikku (*Peridermium pini*) pärilik. Huvitavad katsed mändide nakatavusest koorepõletikku korraldas J. Liese (1936). Ta ristis omavahel haigeid puid, haiget puud tervega, tervet haigega ja terveid, haiguskindlaid puid. Saadud järglasi nakatati kunstlikult. Selgus, et kui mõlemad vanemad kannatasid haiguse all, nakatus $\frac{2}{3}$ järglastest (69%); kui ainult emapuu oli haige, nakatus ligi pool järglastest (43%). Terve emapuu korral andis katse võrdse tulemuse, olgugi et ühel juhul oli tolmu pärit haigelt, teisel tervelt puult (nakatus vastavalt 18 ja 17% järglastest). Seega on haigestumisel mõõduandev emapuu. Tuleb märkida, et koorepõletiku puhul ei kujune välja haiguskindlat rassi nagu pudetõve või pigirooste massilisel esinemisel. Mändid, mis on tundlikud koorepõletikule, et sure haiguse tõttu kohe. Puu hakkab alles kümnete aastate möödudes. Haige puu hakkab tavaliselt vilja kandma varem ja viljakandvus on rikkalikum kui tervel puul. Seega võib põlvkondade vaheldumisega haigusele vastuvõtlike puude osatähtsus populatsioonis suurened. Selektiivse töö seisukohalt on vajalik haigete puude väljaraiumine puistute koosseisust. Samuti tuleb keelata käbide varumine puistutest, kus esineb haigeid puid.

VI. VALIKU RAKENDAMINE METSAMAJANDUSES

1. VALIKU MEETOD JA VORMID

Aretustöös on väga tähtis valik ehk selektsiooni kitsamas mõttes. Kasutades mitmesuguseid teisi aretusmeetodeid — hübriidiseerimist ja mutageenseid faktoreid —, tuleb valikut rakendada abimeetodina. Valikut aretustöö põhimeetodina kasutades valime välja olemasolevast geneetilisest mitmekesisusest erisused, mis kõige enam vastavad selektsiooni eesmärkidele. Kasutame ära juba varem eksisteerivad genotüübid. Hübriidiseerimisel ja mutageensete faktorite kasutamisel võime saada täiesti uusi, varem mitteeksisteerinud genotüüpe, täiesti uute omaduste ja tunnustega organisme.

Selektsionäär kasutab oma töös materjali, mis aastatuhandete jooksul on allunud looduslikule valikule. Loodusliku valiku teel on tekkinud kõik kohalikud rassid ja populatsioonid, mis on kohanenud vastavate tingimustega, ebasobivad tüübid on looduslikul valikul hävinenud.

Looduslikule valikule on avaldanud mõju väga mitmesugused tegurid (kliima, mullastik, elusorganismid jne.). Kliimatingimustest on eriti tähtsad temperatuur ja sademed. Puittaimede kasv oleneb külmadeta perioodi pikkusest, temperatuuride summast vegetatsiooniperioodil, temperatuuri kõikumisest ööpäevas ja aastas, sademete hulgast ja selle jaotusest. Mullastikulistest faktoritest mõjutavad loodusliku valiku kulgu eriti toitainete hulk mullas, mulla vee- ja õhurežiim, elusorganismide tegevus mullas jne. Valikut põhjustavad ka kahjurid ja haigused. Ühed biotüüpid hukuvad, teised aga on mingi päriliku omaduse tõttu vastupidavamad ja säilivad.

Selektsionäär valib loodusliku valiku materjalist välja selle, mis kõige enam vastab tema eesmärkidele. Metsapuudest on näiteks soovitatavad antud tingimustes kiirekasvulised, hea tüve- ja võravormiga, ning väärtusliku puiduga haigus- ja kahjurikindlad tüübid.

Jälgides puuliike nende areaali ulatuses, võib näha, et kõige rikkalikumalt leidub vorme areaali osas, kus tingimused antud

liigile on optimaalsed. Äärmustingimustes, näiteks areaali põhjaosas, on vormide mitmekesisus väiksem. Äärmustingimustes on säilinud ainult vastavatele tingimustele kõige vastupidavamad vormid. Kõik teised, vähem vastupidavad vormid, on hukkunud. Seleksionäär peab alati arvestama kohalike tingimustega: ei ole võimalik välja valida või aretada parimat genotüüpi üldse, vaid ainult teatud kindlate tingimuste jaoks. Juhul kui seleksioon tahetakse kasutada mitmesuguseid vorme, tuleb valikut teha areaali optimaalsetes tingimustes, s. o. tavaliselt areaali keskosas. Kui meid huvitavad äärmustingimustele vastupidavad vormid (näiteks külma- või põuakindlad), on valik võimalik kohtades, kus liik on juba pika aja jooksul allunud vastavasuunalisele looduslikule valikule.

Metsapuude seleksioonis on tegemist nn. metsikute liikidega, sest seniajani on nad vähe allunud seleksioonile. Erandi moodustavad vahest ainult paljud papliliigid. Paljudes kohtades on paplite kultuursordid metsikud liigid täiesti välja tõrjunud. Põhiliste metsapuude osas astutakse aga alles esimesi samme kultuursortide aretamisel. Peab arvestama, et seleksioon, mis kutsub esile pärilikkuse muutumist, võib põhjustada ja, nagu on näidanud põllumajanduse kogemused, enamasti ka põhjustab mitmesuguseid negatiivseid nähtusi. Põllumajanduse praktikast on teada, et paljud viljakad sordid on kaotanud mitmed metsikute vormide omadused, mistõttu on vähe vastupidavad ebasoodsatele tingimustele. Põhjuseks on olnud loodusliku valiku mitteamestamine, selle väljalülitamine kunstlikul valikul. Et saada sobivate omadustega taimi, otsitakse sageli veel olemasolevaid metsikuid liike, et nende abil kultuursortide omadusi parandada. Puuliikide valikul ei tohi ühelgi juhul ignoreerida looduslikku valikut. Tähtis on valikul säilitada populatsioonide vorm ja omadused. Tuleb arvestada, et populatsioon, puistu, kui mitmesuguste vormide kogumik on välja kujunenud loodusliku valiku tulemusel ja et on väär aretada ainult üht vormi. Seleksioonitöös läheb tarvis tervet vormide kogumit.

Kunstlikul valikul lülitatakse paratamatult suuremal või väiksemal määral välja looduslik valik. Näiteks seemikute kasvatamisel taimlates, eriti kasvuhoonetes, kasutatakse vahendeid külma, päikesepõletuse, põua ja mitmesuguste kahjurite ning haiguste vastu. Siinjuures peab seleksionäär alati arvestama, mil määral võib nõrgendada või täiesti välja lülitada loodusliku valiku toimet. Juhul kui on tegemist teguritega, mis ohustavad ainult noori tõusmeid (seemikute lamandumine, pudetõbi jne.), võib ja on vaja kaitsevahendeid kasutada. Tahetakse aga aretada külmakindlaid vorme, ei tohi kasutada kaitset ja sellega välja lülitada looduslikku valikut. Sel korral tuleb talitada vastupidi — kasvatada taimi kohtades, kus nad alluvad tugevale külmale.

Eristatakse kaht põhilist valiku meetodit: massilist ja individu-

aalset. Esimesel juhul valitakse välja lähtematerjali hulgast terve indiviidide rühm, mis selektsiooni seisukohalt vastab kõige enam esitatud nõuetele ja paljundatakse neid koos. Individuaalsel valikul selekteeritakse üksikud paremad puud ja kasutatakse nende järglasi. Massiline valik võib olla ühekordne või mitmekordne (valik kordub paljudes üksteisele järgnevates põlvkondades). Juhul kui paljundamiseks valitakse välja kõige sobivamad tüübid, nimetatakse valikut intensiivseks, ka positiivseks; kui piirdatakse ainult ebasobivate, kõige halvemate vormide hävitamisega — ekstensiivseks, ka negatiivseks. Tüüpiliseks ekstensiivse valiku näiteks on hooldusraied. Raiudes puistutest pidevalt välja halvema fenotüübiga puud, parandatakse sellega teatud määral ka puistute genotüüpi. Mitte alati ei pruugi halb genotüüp anda ka halba fenotüüpi, sest fenotüübi kujunemisel omavad suurt tähtsust ka ökoloogilised tingimused. Mida intensiivsemad on raied ja mida enam metsakasvataja tunneb puuliikide vorme, seda paremad on ka tulemused. Genotüübilist mõju saab arvestada siis, kui raied toimuvad suurtel pindaladel, sest puuliigid on risttolmlejad ja õietolm levib kaugele. Teiseks ekstensiivse valiku näiteks on ebasobivate puistute lageraie, millega takistatakse nende tolmu levimist parematesse puistutesse. Kolmas vorm on valik taimlates — istikute ja seemikute seast sorteeritakse välja ja hävitatakse ebasobivad taimed.

Intensiivse massilise valiku kõige sagedamini esinev moodus on kõrgekvaliteediliste puistute valik ja neist seemnete varumine metsakultuuride rajamiseks. Teine moodus on kõige kvaliteetsemate seemikute ja istikute valik taimlates ning kolmas — valik viljade ja seemnete järgi.

Individuaalset valikut kasutatakse põllumajanduses põhiliselt isetolmlejate liikide aretusel, kus ühe isetolmleja taime järglaskonda nimetatakse puhtaks liiniks. Paljud teadlased olid kaua aega seisukohal, et individuaalne valik ei ole metsamajanduses tähtis, sest metsapuud on risttolmlejad ja, kasutades üksikute paremate puude seemneid, ei ole garanteeritud järglaste parem kasv, kuna tolmu võis pärineda halvade omadustega puudelt. Individuaalset valikut rakendati ainult vegetatiivselt paljundatavatel liikidel, nagu paplid, pajud. Et vegetatiivsel paljunemisel ei moodustu gameete, saab individuaalset valikut kasutada ka heterosügootsete sortide aretamisel. Sugulisel paljunemisel heterosügootsete sortide omadused ei säili, sest toimub lahknemine. Tänapäeval rakendatakse individuaalset valikut juba peaaegu kõikide tähtsamate puuliikide selektsioonis. Põhimõtteks on üksikute paremate genotüüpide väljavalimine ja nende esialgne vegetatiivne paljundamine seemneistandike rajamiseks.

2. PUUSTUTE SELEKTSIOONILINE HINDAMINE

Ühe ja sama puuliigi puistud — populatsioonid — on alati erinevad. Kõige suuremad erinevused on enamasti tingitud ökoloogilistest teguritest, millest oluline tähtsus ühesugustes kliimatingimustes on reljeefil ja mullastikul. Ökoloogilistest tingimustest oleneb kõigepealt metsatüüp ja tootlikkus, samuti ka puistu kvaliteet. Halbades kasvutingimustes annab ka hea genotüübiga seeme halva kvaliteediga ja madala boniteediga puistu. Sobivates oludes vastupidi võib ka halva genotüübiga puistu olla suhteliselt rahul-



Joonis 22. Plusspuistus peavad tüved olema sirged ja hästi laasunud. (Foto L. Muiste.)



Joonis 23. Okslik ja kõverate tüvedega männik
(miinuspuistu) Peedu metskonnas. (Orig.)

dava fenotüübiga. Nimetatud asjaolu tuleb puistute hindamisel alati arvestada ja puistute selektsiooniline hindamine ei tohi kujuneda lihtsalt nende boniteerimiseks. Et selektsiooniline hindamine toimub välise ilme, fenotüübi järgi, tuleb halvemad puistud paratamatult hindamisest välja jätta või liigitada nad miinuskategooriasse, sest pole teada, kuivõrd halb fenotüüp on seotud genotüübiga. Puistuid saab omavahel võrrelda ühe ja sama metsatüübi piirides, kus võib samuti näha suuri erinevusi. Ühes tüübis võivad need olla teatud määral tingitud ökoloogiliste tegurite erinevusest, kuid sageli olenevad paljud erinevused kindlasti ka genotüübist, sest ökoloogilised tingimused on metsatüübi piirides üldjoontes samasugused (vastasel korral poleks tegemist ühe tüübiga).

Lähtudes puistute selektsioonilisest tähtsusest ja nende sobivusest seemnevarumiseks, jaotatakse kõik puistud kolme kategooriasse: pluss-, normaal- ja miinuspuistud. Selektiiviline hinne antakse keskmise ja parema boniteediga okaspuupuistutele (mänd, kuusk) 60 aasta vanuses ja üle selle. Kiiresti kasvavaid lehtpuid (haab, kask) on võimalik hinnata juba 40 aasta vanuselt. Hindamisele võetakse antud liigi puhtpuistud ja puistud, kus teiste liikide osatähtsus esimeses rindes ei ole üle 30%. Hindamata jäävad madalaboniteedilised puistud. Männil ei hinnata IV boniteedi, kuusel jt. põhiliselt viljakamatel muldadel kasvavatel liikidel III boniteedi puistuid.

Puistute hindamisel võetakse komplekselt arvesse kõiki puistu omadusi ja tunnuseid.

Plusspuistu peab olema antud tingimustele vastavalt kõrge tootlikkuse ja täiusega. Enamik puudest peavad olema hea või keskmise kvaliteediga, tüved sirged ja vastavalt vanusele hästi laasunud, võrad suhteliselt kitsad ja peeneoksalised. Puud peavad olema terved, ei tohi esineda haigusi ega kahjureid. Pärast halva kvaliteediliste puude (miinuspuude) väljaraiumist peab puistu täius jääma veel vähemalt 0,5.

Selliseid plusspuistuid on meil väga harva, need arvatakse raiefondist välja ning neid majandatakse edaspidi v a l i k s e e m n e puistutena.

Miinuspuistud koosnevad põhiliselt miinuspuudest, mis on halva kvaliteediga, seenhaigustest nakatatud või putukkahjuritest kahjustatud. Sellistes puistutes domineerivad laiavõralised, jämedate okstega, enamasti halvasti laasunud või kõveratüvelised puud. Miinuspuude väljaraiumine põhjustaks harviku tekkimist või oleks võrdne lageraiega. Miinuspuistutes on igasugune seemnete varumine kategooriliselt keelatud. Otstarbekas on need raiumisele

Tabel 7

Puistute selektsioonilise kategooria sõltuvus miinuspuude protsendist

Puistu kategooria	Miinuspuude % puude üldarvust täiusel					
	1,0	0,9	0,8	0,7	0,6	0,5
+	50	40	30	20	10	üksikud 50
-	75	70	65	60	55	

- Märkus. 1. Plusspuistutel on antud vastaval täiusel maksimaalne, miinuspuistutel minimaalne miinuspuude protsent.
2. Puistud, mis ei kuulu ei pluss- ega miinuskategooriasse, on normaalpuistud.

määrata esmajärjekorras, sest oma tolmuga halvendavad nad ka naaberpuistutest saadava seemne kvaliteeti.

Normaalpuistud on kõik ülejäänud puistud, mis ei kuulu ei pluss- ega miinuspuistute kategooriasse. Normaalpuistuid esineb meil suhteliselt rohkem kui pluss- ja miinuspuistuid. Normaalpuistud sobivad tänapäeval hästi seemnete varumiseks. Sel eesmärgil eraldatakse parimaid neist ajutisteks seemnepuistuteks.

Puistute kategooria määramisel lähtutakse miinuspuude protsendist teatud täiusel. Aluseks võetakse tabelis 7 toodud andmed.

3. ISTUTUSMATERJALI JA VILJADE SORTERIMINE

Istutusmaterjali vaatlemisel taimlas võib alati tähele panna suuri erinevusi. Need paistavad kõigepealt silma kasvu kiiruses, kuid ka kvaliteedis. Osa taimi põõsastub ja moodustab hargneva tüve. Ebaühtlus taimede kasvus võib olla tingitud väga paljudest põhjustest. Sagedasemaid põhjusi on erinev toitpinna suurus ja toitainete erinev tagavara seemnetes (seemnete suurus). Kasvutingimusi saab ühtlustada mulla ühtlase harimise ja segamisega ning seemikute ja istikute vahekauguse ühtlustamisega. Et ka toitainete mõju oleks seemnetes ühesugune, tuleb külvata ühtlase suurusega seemneid. Erinevused, mis säilivad ka ühtlastes tingimustes, on põhiliselt pärilikest omadustest tingitud. Ei ole muidugi kindel, kas taimed, mis esimestel aastatel on kiire kasvuga, säilitavad kiire kasvu ka edaspidi. Võib arvata, et mõnedele genotüüpidele on iseloomulik kiire kasv ainult esimestel aastatel, hiljem võib see aeglustuda ja taimed jäävad kasvus teistest isegi maha.

Ulatuslikumad katsed taimede sorteerimise kui selektsioonivahendi efektiivsuse selgitamiseks rajati 1938. a. Münchenis (Rohmeder, Schönbach, 1959). Seemned sorteeriti suuruse järgi ja külvati ühesuguste tingimustega kasvukohta. Saadud seemikud jaotati pikkuse järgi väikesteks, keskmisteks ja suurteks. Selgus, et hiljem kultuuris erinevused kõrguskasvus vähenesid. Vaatamata sellele olid 20 aasta vanuselt vahed 5...10% suuremate taimede kasuks. Üldiselt võib öelda, et valik on seda tagajärjekam, mida vanemate taimede seas see toimub. Kaheaastaste männiseemikutega on tulemused paremad kui üheaastaste seemikutega, kuusel saadakse nelja-aastaste istikutega paremaid tulemusi kui kaheaastaste seemikutega. Suurte taimede eelised on ka seda suuremad, mida väiksem protsent neid välja valitakse, s. t. mida kõrgem on valiku alammäär.

Seemnete sorteerimise alal on suuri kogemusi põllumajanduses. Metsamajanduses on peaesmärgiks puidu tootmine ning seemnete suurus ja vorm huvitavad selektsionääri ainult siis, kui

Käbide ja seemnete suuruse mõju männikultuuride kasvule

Partii nr.	Käbide pikkus, mm	1000 seemne kaal, g	Kultuuri kõrgus (cm) aastal			
			1962	1964	1965	1966
27	31...40	3,66	93	168	224	281
	41...50	4,72	102	198	256	320
43	31...40	4,40	88	176	223	268
	41...50	4,86	96	179	227	275
71	31...40	4,62	77	150	192	252
	41...50	5,46	92	168	221	279

need on kuidagi seotud saadava puidu hulga või kvaliteediga. Valik seemnete suuruse järgi on tähtis seetõttu, et nagu näitavad katsed, suurematest seemnetest saadakse suuremaid ja tugevamaid seemikuid, mis on sageli ka vastupidavamad võitluses umbrohtude ja teiste ebasoodsate teguritega. Kirjanduse andmetel (Rohmeder, Schönbach, 1959) säilib seemnete suurusest tingitud erinevus kasvus 2...4 aastat, suureseemnelistel liikidel, nagu tamm ja kastan, 8...10 aastat. K. Urbanski (1964) järgi säilib tammel tõrude suurusest põhjustatud erinevus kultuuride kõrguses isegi 18 aastat. Edasises kasvus on tähtis juba pärilikkuse alus — genotüüp.

Eesti NSV-s alustati katsetega männikäbide ja -seemnete suuruse mõju selgitamiseks kultuuride kasvule 1957. a. Kolmest puistust kogutud käbid jagati pikkuse järgi klassideks 21...30, 31...40, 41...50 ja 51...60 mm. Kahest keskmisest klassist saadi seemneid niipalju, et neist oli võimalik rajada ka eraldi katsekultuure. Tulemused on esitatud tabelis 8.

Andmetest näeme, et suurematest käbidest saadakse ka suuremad ja raskemad seemned. 31...40 mm pikkuste käbide 1000 seemne kaal moodustas 80...90% 41...50 mm pikkuste käbide seemnete kaalust. Samasuunaline on erinevus ka kultuuride kõrguskasvus. 10—13%-line vahe oli kahel partiil (27 ja 71) säilinud veel 10 a. vanustel taimedel, ühel partiil (43) säilis 10%-line vahe kuue aasta vanuseni, pärast seda enam olulist erinevust kultuuride kasvus ei täheldatud. Nimetatud partiil oli ka 1000 seemne kaalu vahe minimaalne. Siit võib teha järelduse, et seemnete suurus avaldab ka väikeseseemnelistel liikidel, antud juhul harilikul männil, kultuuride kasvule mõju vähemalt 10 aasta jooksul. Geneetiliselt ühtlasest käbipartiist annab paremaid tulemusi suuremate käbide (ja seega seemnete) kasuta-

mine. Heterogeense partii korral ei pruugi viljade ja seemnete sorteerimine tulemusi anda.

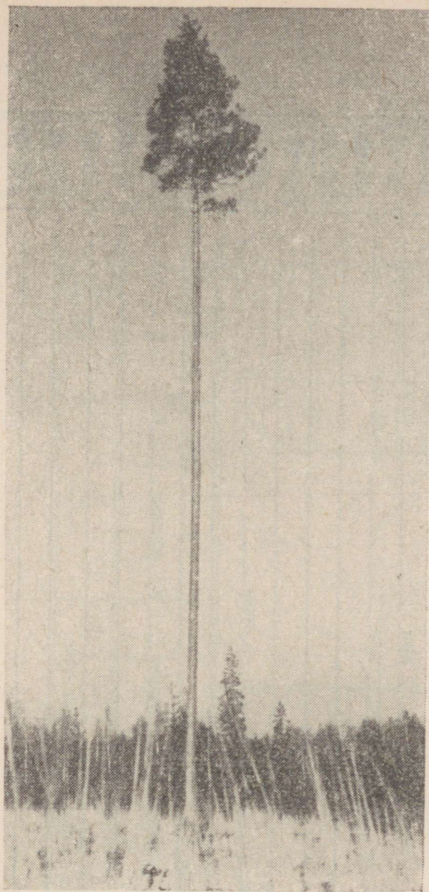
Seemnete sorteerimist võib teha ka mitmete teiste tunnuste järgi. Männiseemned näiteks erinevad suuresti värvuse poolest. Seemnepartiis esineb tavaliselt musti, pruune, valgeid ja mitmesuguses kombinatsioonis kirjusid seemneid. Mitmete katsete põhjal, mis on rajatud alates 1957. aastast, võib öelda, et mustadest seemnetest rajatud männikultuurid ületavad kõrguskasvus pruunidest seemnetest rajatud kultuure, mis omakorda ületavad valgetest seemnetest rajatud kultuure.

Mitmed autorid (Проказин, 1961; Чудный, 1966) viitavad sellele, et männid, mille käbid on rohekashallid, on kõrgema vaigutoogiga kui pruunide käbidega puud. Meil tehtud vaatluste järgi on pruunide käbidega männid enamasti väiksema kõrguskasvuga ja okslikumad kui hallide käbidega puud. Seega võib valikut teha käbide värvuse põhjal.

Massilist valikut tehakse ka puhkemise ajast lähtudes. Seda kasutatakse tamme ja kuuse puhul, sest nimetatud liikidel on hiljapuhkevad vormid külmakindlamad. Kevadel, puhkemise ajal, märgitakse puistutes ära hiljapuhkevad eksemplarid ja käbisid või tõrusid korjatakse ainult neilt. Külvil ei saada muidugi mitte ainult hiljapuhkevaid taimi, sest puistus on toimunud risttolmlemine mitmesuguste vormide vahel. Hiljapuhkevate taimede protsent on aga tunduvalt suurem kui valikuta kogumisel. Valikut tuleb seemikute seas korrata ja varapuhkevad seemikud praekerida. Seega on valik kahekordne (vanade puude ja noorte taimede järgi) ja selle tulemusel saadakse hiljapuhkev materjal, mis sobib külmaohtlike kohtade metsastamiseks.

4. PLUSSPUUDE VALIK

Individuaalse valiku esimeseks etapiks metsamajanduses on puistutest fenotüübi põhjal kõige paremate puude, nn. plusspuude väljavalimine. Sellele järgneb nende paljundamine vegetatiivsel teel ning genotüübi kontrollimine. Plusspuid, mille genotüüp on osutunud sobivaks, nimetatakse eliitpuudeks. Valitud plusspuude (hiljem ka eliitpuude) baasil on võimalik rajada vegetatiivseid seemneistandikke, kuhu koondatakse kokku paljude plusspuude vegetatiivsed järglaskonnad (kloonid). Plusspuude valikuga ja nende kloonide paljundamisega seemneistandike rajamiseks alustati Taanis ja Rootsis ning käesoleval ajal on see meetod leidnud laialdast rakendamist peaaegu kõikides arenenud metsamajandusega maades. Nõukogude Liidus, sealhulgas ka Eesti NSV-s, pandi individuaalsele valikule alus viiekümnendate aastate teisel poolel.



Joonis 24. Plussmänd Tartu Metsamajandis (T-16). (Orig.)

Puude valikul võib kasutada mitmesuguseid erinevaid tunnuseid vastavalt valiku eesmärgile. Metsamajanduses on kõige tähtsam valik puidu produktsiooni ja selle kvaliteedi järgi. Valikul tuleb arvestada tervet tunnuste kompleksi: kasvukiirust, tüve ja puidu kvaliteeti, tüve laasuvust, okste kuju ja asetust, võra suurust, haiguskindlust jne. Vastavalt selektsioonilistele omadustele jaotatakse puud puistus kolme kategooriasse: 1) *m i i n u s p u u d* — aeglase kasvuga puud, mis jäävad teistest kasvus maha, või keskmise ja isegi kiire kasvuga puud, mis on madala kvaliteediga — kõverad, hargnevad, okslikud, laiuva võraga või

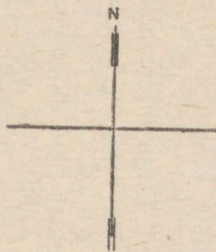
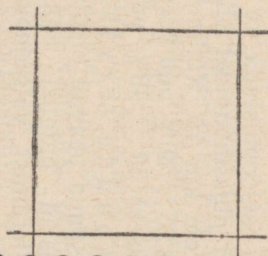
PUU ANALÜÜS

VANUS	KÕRGUSE JUURDEKASV				DIAMEETRI JUURDEKASV				MAHU JUURDEKASV tm					VORMI- ARV/q ₂
	H	10 a.	jooks.	keskm.	D _{1,3}	10 a.	jooks.	keskm.	M	10 a.	jooks.	keskm.	%	

PUIDU ANALÜÜS

	PAINDETUGEVUS kg/cm ²			SURVETUGEVUS kg/cm ²			KÕYADUS kg/cm ²			MAHUKAAL			SÜGISOSA %		
	1,3	1/2	k	1,3	1/2	k	1,3	1/2	k	1,3	1/2	k	1,3	1/2	k
M															
L															
K															

LÜLIPUIT _____



Joonis 25. Plusspuude perfokaart: a — esikülg; b — tagakülg. (Orig.)

haigustest nakatatud; 2) normaalu puud — keskmise kasvukiirusega ja keskmiste dimensioonidega puud; 3) plusspuud — keskmistest paremate omadustega ja parema kasvukiirusega puud.

Selektsiooni seisukohalt pakuvad huvi eriti viimased — need jäävad põhimaterjaliks seemneistandike rajamisel (seda tehakse plusspuudelt võetud pookokstega). Nõuded ühe või teise puuliigi plusspuudele tuleb välja töötada vastavalt igale rajoonile. Järgnevalt on esitatud olulisemad nõuded plussmändidele ja -kuuskedele Eestis.

Plusspuude kõrgus. Kõrgus on peamine puistu tagavara määrav takseernäitaja. Seepärast on kõrgus plusspuu üks tähtsamaid tunnuseid. Plusspuu kõrgus peab ületama puistu keskmise 10...15% võrra. Et plusspuudeks mitte valida puid, mille suhteliselt hea kõrguskasv on tingitud mikrokeskkonna iseärasustest, peab plusspuu olema 10...15% kõrgem ka oma naaberpuudest. Tavaliselt võrreldakse plusspuud 3...4 naaberpuuga.

Plusspuude rinnasdiameeter. Rinnasdiameetri kohta ei esitata plusspuudele erilisi nõudeid ja see ei pea ületama oluliselt puistu keskmist. Siiski pole soovitatav liiga jämedate puude valik, sest need on tavaliselt suure koonega, okslikud ja laiavõralised. Liiga intensiivse jämeduskasvuga okaspuude puidu tehnilised omadused on halvad.

Plusspuude võra. Kõrge tootlikkusega puistud on tihedad, mis eeldab neid moodustavate puude kitsast võra. Kitsavõralised puud kasutavad puistus kasvuruumi paremini, nende tüve rinnaspind võra horisontaalprojektsiooni ühe ruutmeetri kohta on suurem kui laiavõralistel, suure rinnasdiameetriga puudel. Plusspuude võra laiust võib hinnata mitmeti, kuid enam levinud on selle väljendamine protsentides puu kõrgusest. Plusspuu võra laiust ei tohi ületada 12%, äärmiselt 15% puu kõrgusest. Võra laiust võib iseloomustada ka tema suhtega rinnasdiameetrisse. See ei tohi plussmändidel olla suurem kui 15, parematel puudel mitte suurem kui 10. Kõlbmatud on liiga pika võraga puud — männil üle 25...30% puu kõrgusest. Kuusel on optimaalseks eluvõra pikkuseks 30...40% puu kõrgusest.

Plusspuude tervislik seisund ja tüve omadused. Plusspuud peavad olema täiesti terved. Neil ei tohi esineda mingisuguseid haigusi ega putukkahjureid, kuivaladvalisust, okaste kolletumist, vaigujooksu tüvel jne. Kuusel tuleb eriti jälgida juurepessu võimalikku esinemist. Kasvõi ühegi juurepessu kahjustusele viitava välistunnuse korral (alumises osas pudelikujuliselt paksenev tüvi, tugev vaigujooks tüve alumisest osast, rohkearvuline samblike või iseloomulike valkjashallide laikude olemasolu tüvel, tugevasti paisunud õhulõhed koorel, ebanormaalselt paks sügavalõheline korp) puu plusspuuks ei kõlba.

Plusspuude tüvi peab olema sirge, väikese koonega. Ei tohi esineda keerdkasvu (sellele viitab koorelõhede spiraalne suund), tüve ekstsentrilisust, rähniauke jne. Mõningad väiksemad mehaanilised vigastused on lubatavad. Plusspuu peab olema hästi laasunud. Plussmännil peab laasunud tüveosa olema vähemalt $\frac{1}{2}$ puu kõrgusest.

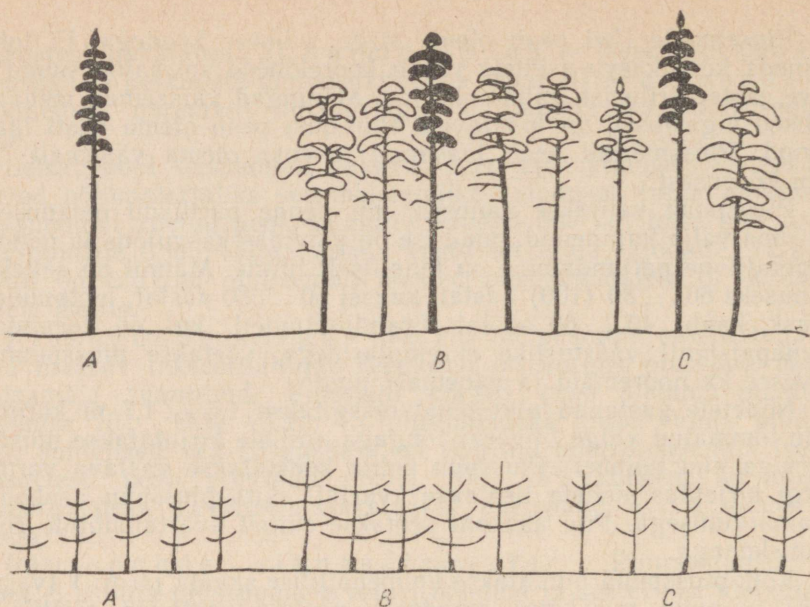
Plusspuud valitakse vanuses, mil nende pärilikud omadused on juba välja kujunenud, puud ise on paremas kasvujõus ja nende vegetatiivne paljundamine on tehniliselt lihtne. Männil on selleks vanuseks 60...80 (100) aastat, kuusel 50...80 aastat, lehtpuudel (kask, haab) 40...60 aastat. Erandjuhtumel, kui on tegemist silmapaistvalt väärtuslike eksemplaridega, võetakse plusspuuna arvesse ka nooremaid ja vanemaid puid.

Nõuetele vastavad plusspuud märgitakse 1,5...1,7 m kõrgusele tõmmatud valge õlivärvi rõngaga, millele kirjutatakse musta värviga puu number. Plusspuu kohta koostatakse vastava vormi järgi kirjeldus, sellele lisatakse kvartali skitsil plusspuu asukohta äramärkimisega. Puu asukoht seotakse skitsil kvartalisihtide ristumiskohaga.

Kõik plusspuud hinnatakse kolmepallilise skaala järgi: I (väga hea) — puud, mis kõigi omaduste poolest vastavad täielikult esitatud nõuetele; II (hea) — puud, mis mõne vähemtähtsa omaduse poolest ei vasta toodud nõuetele. Puudusi esineb tunnustes, millest võib arvata, et need ei ole päritavad, näiteks mehaanilised vigastused, halb laasumine hõreda asetuse tõttu, ebakorrapärane võra tingituna naaberpuude mõjust; III (rahuldav) — puud, mis vastavad üldiselt plusspuu nõuetele, kuid on nii-öelda piiri peal mõne omaduse poolest (kõrgus, võra pikkus, laius jne.). Pookokste võtmiseks kasutatakse neid juhul, kui I ja II klassi puid ei ole piisavalt.

5. PLUSSPUUDE GENOTÜÜBI HINDAMINE

Plusspuude valik välise ilme, fenotüübi järgi on alles esimeseks sammuks individuaalsel valikul. Sellele peab tingimata järgnema genotüübi uurimine. Üks lihtsamaid meetodeid on plusspuu kloni uurimine, mille töötas välja S. Larsen (1956). Meetod seisneb selles, et plusspuude poogendeid kasvatatakse ühesugustes tingimustes ja võrreldakse neid omavahel, jälgides nende kasvu ja arenemist. Kloonide jälgimine annab võimaluse otsustada mitmete füsioloogiliste ja morfoloogiliste omaduste üle (tüve vorm ja kuju, okste kuju, jämedus ja pikkus, laasumine, vastupidavus haigustele, kahjuritele, külmale ja teistele teguritele). Võrdluseks võetud pookoksad peavad pärinema võra samast osast, näiteks ülemiselt kolmandikult. Võra alumiselt osalt saadud oksad on nõrgemad ja ka nende kasv on aeglasem. Seniste kogemuste põhjal näib, et kuuse poogendid säilitavad pikka aega oksa kuju ja



Joonis 26. Kloonide võrdluskatsete skeem:

A — kitsavõraline plusspuu, kitsas võra on tingitud pärilikest omadustest; B — kitsas võra on põhjustatud kasvutingimustest, C — plusspuu kitsas võra on põhjustatud pärilikest omadustest. (Rohmederi ja Schönbachi järgi.)

kasvukäigu võrdluseks pole neid võimalik kasutada. Puukujuliselt kasvab ainult tipmine võrse. Tuleb jälgida, et võrdluseks võetud poogendid pärineksid tipmistest võrsetest. Võrreldavad plusspuud peavad olema enam-vähem ühesuguse vanusega, sest noortelt puudelt võetud poogendid on loomulikult kiirema kasvuga. Kasutada tuleb ühesugust pookimisviisi ja välja valida korralikult kokku kasvanud poogendid. Ebauhtlase kokkukasvamise korral on pookoksa toitumine halb ja kasv aeglane. Aiandusest on teada, et ka alus avaldab mõju pookoksa kasvule, tema omadustele ja viljadele. Seega peame kasutama pärilikult võrdseid aluseid. Lehtpuudel on otstarbekam võtta võrdluseks juurdunud pistikuid, sest sel korral on välistatud aluse ja pookimisviisi mõju. Kloonide võrdlust on soovitatav teha seemneistandikus. Nagu näitavad meil tehtud mõõtmised, on kloonide kasv küllaltki erinev. Joonisel 27 on toodud kõige intensiivsema ja kõige aeglasema klooni kasv Öisu metskonna seemneistandikus. Võrdluseks on toodud ka seemneistandiku kõikide kloonide keskmine.

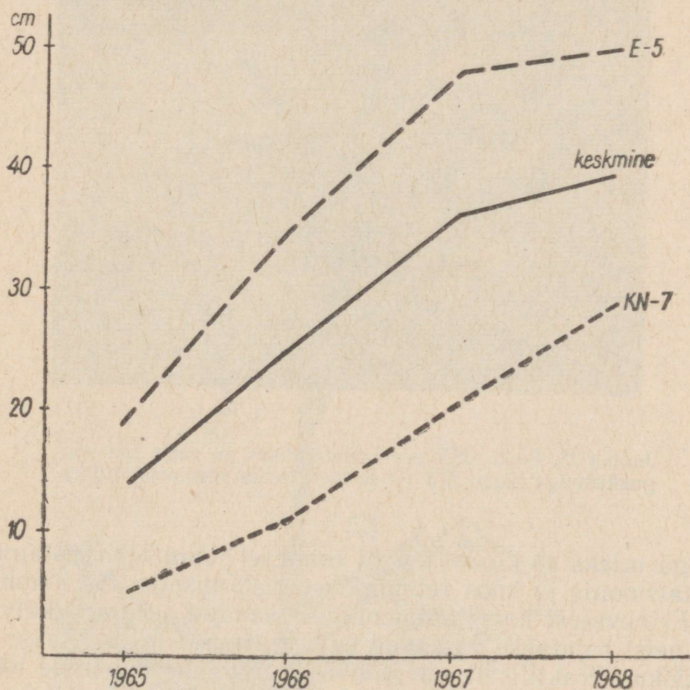
Kloonide uurimisega on võimalik selgitada omaduste pärilikkust olemust, kuid me ei saa teada, mil määral nad pärandatakse

järglastele sugulisel paljundamisel. Kõige sobivam, kuid töömahu-
kas meetod genotüübi uurimisel on ristamine ja ristamisest saa-
dud järglaste uurimine. Ka sellist ristamist on otstarbekas teha
seemneistandikus, poogenditel. Plusspuudel on ristamine tehni-
liste raskuste tõttu praktiliselt võimatu. Ideaalne oleks kasutada
ristamiseks kõiki kombinatsioone. See tingib aga väga suurt rist-
tamiste arvu. Ilma retsiprookse (dialleelse) ristamiseta väljendub
kombinatsioonide arv valemis

$$K = n \frac{(n-1)}{2},$$

kus K on kombinatsioonide arv;
 n — kloonide (plusspuude) arv.

Koos retsiprookse ristamisega on kombinatsioonide arv järg-
mine: $K = n(n-1)$.



Joonis 27. Kloonide kõrguse juurdekasv Öisu seemne-
istandikus:

E-5 — kõige kiirema kasvuga kloon; KN-7 — kõige aeglasema kas-
vuga kloon. (Orig.)



Joonis 28. Eesti NSV seemneistandikes on väga hea kõrguskasvuga kloon E-5 (Oisu metskonna seemneistandik).

Seega tuleks 20 kloonil korral esimesel juhul teha ristamisi 190 kombinatsioonis ja koos retsiprookse ristamisega 380 kombinatsioonis. Erinevatest kombinatsioonidest saadud seemned külvatakse eraldi, neist rajatakse vastavad katsekultuurid ja jälgitakse nende kasvukäiku. Praktiliselt on selliste ristamiste tegemine võimatu ja tuleb kasutada lihtsustatud meetodeid, nagu näiteks polükross-, topkrossmeetod ja $n_1 \times n_2$ — seerialine ristamine.

Polükrossmeetodil tolmeldatakse kõikide kloonide emasõisi paljude (ideaalne kõikide) kloonide tolmu seguga, kusjuures tolm on hästi läbi segatud. Seega saadakse 20 kloonil korral ka 20 kom-

binatsiooni ja 20 järglaskonda, mille erinevusi jälgides otsustatakse kloonide pärilikkuse erinevuste üle.

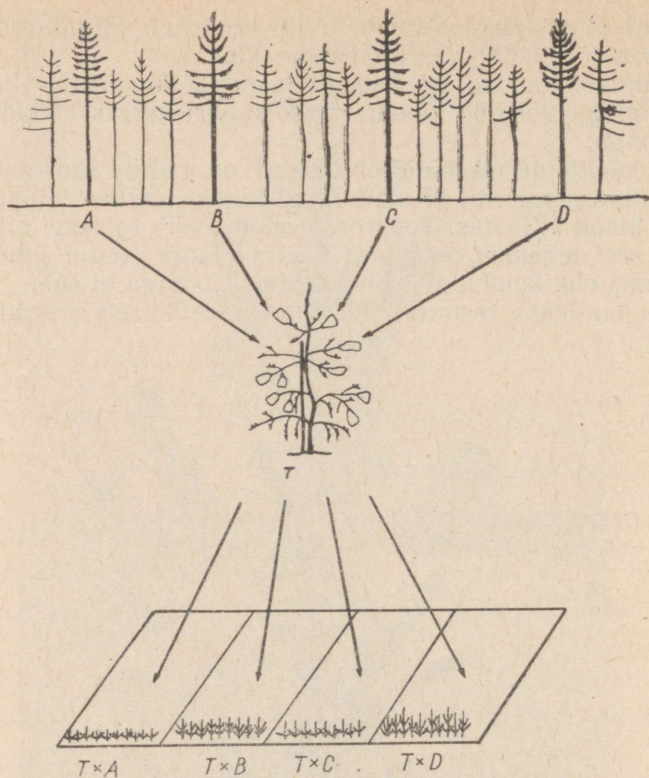
Topkrossmeetodi korral tolmeldatakse kõiki kloone kas ühe klooni tolmuga või ühe klooni emasõisi järjekorras kõikide kloonide tolmuga.

Ehkki käsitletud meetodid on lihtsad, on nad ka suurte puudustega. Polükrossmeetodil ei ole kunagi kindel, millise tolmuga üks või teine kloon viljastus. Topkrossmeetodil võib tulemus olla väga juhuslik, sest tegemist on ainult ühe isapuuga (teisel juhul emapuuga), mis ehk kombinatsioonis teatud klooniga ei sobi.

Kõige paremaks testmeetodiks peetakse üldiselt seeriälist ris-



Joonis 29. Hariliku kuuse poogendite järgi on sageli võimatu otsustada klooni kasvu üle.
(Orig.)



Joonis 30. Seerialise ristamise skeem. (Rohmederi ja Schön-
bachi järgi.)

tamist. Sel meetodil ristatakse iga kloni n_1 testkloonidega n_2 . Tavaliselt kasutatakse nelja testkloni ja näiteks 20 kloni korral saadakse 80 kombinatsiooni. Ristamise tehnikat käsitletakse hiljem (lk. 199), võrdluskatsete rajamist ristamisest saadud järglastega aga lk. 208. Kuna ristamine on seotud suurte kulutustega ja vaatamata töömahukusele saadakse vähe seemneid, püütakse sageli otsustada plusspuu omaduste üle vabatolmlemisest saadud järglaste hindamisega. Puuduseks on asjaolu, et pole teada isapuuga ka see, kui suur tähtsus on ühe või teise omaduse väljakujunemisel emapuul. Vaatamata sellele kasutavad mitmed autorid plusspuude järglaste võrdluseks mitteplusspuude järglastega vabatolmlemisest saadud järglasi. Nii näiteks leidis A. A. Hirov (Хиров, 1963), et plusspuude seemnetest kasvatatud seemikud on tavaliselt suuremad kui miinuspuude järglased, kuigi miinuspuude seemned olid raskemad. Miinuspuude seemnete raskemat kaalu

märgib ka C. Forshell (1953). W. Wyatt ja R. Burs (1964) konstrueerisid spetsiaalse kambri puude järglaste hindamiseks. Kasutati kunstlikku valgustust, kusjuures temperatuur, õhu niiskus ja CO₂-sisaldus oli reguleeritav. Kasvatati plusspuude (*Pinus elliotti*) ja kontrollpuude (keskmistelt puudelt) seemikuid 764 päeva jooksul. Selgus, et kahe plusspuu järglased omastasid energilisemalt CO₂-te ja kasvasid kiiremini kui keskmiste puude järglased. Nimetatud meetodit soovivad autorid kasutada plusspuude järglaste hindamiseks.

Nagu on näidanud mitmed katsed, on plusspuude paljud omadused pärilikud. Näiteks C. F. Ehrenbergi (1963) järgi oli 9 aasta vanuselt erinevate ristamiskombinatsioonide korral männide järglaste keskmine kõrgus järgmine:

+ vabat.	219,6 cm	- vabat.	185,2 cm
+ iset.	197,7 „	- iset.	138,4 „
+ × +	244,7 „	- × -	193,7 „
+ × -	201,9 „	- × +	211,4 „

6. PLUSSPUUDE JÄRGLASTE SELEKTSIOON

Plusspuud on teatavasti valitud fenotüübi järgi ja nad võivad olla genotüübilt väga erinevad. Et välja selgitada paremaid järglasi andvaid puid ja neid edasi aretada, võib kasutada plusspuude järglaste edasist selekteerimist põhimõttel, mida on rakendatud risttolmlevate põllumajandustaimede aretusel. Näiteks soovivad E. Rohmeder ja H. Schönbach (1959) järgmist aretusskeemi. Väljavalitud 60...100 paremalt puult kogutakse seemneaastal seemned ja külvatakse eraldi katselappidele suurusega mitte alla 10×10 m, võimaluse korral võetakse prooviaalad suuremad (20×20 m, 25×25 m, 30×30 m). Tingimused peavad katsealadel ühesugused olema. Et vältida mulla erinevuste mõju, paigutatakse iga puu järglased vähemalt kolmele katselapile (kolmes korduses). Iga puu järglaskonda uuritakse ajavahemikul, mis on vajalik selleks, et õigesti otsustada kasvukäigu ja teiste selektsiooni seisukohalt oluliste omaduste üle. Kuusel ja männil on parematel kasvukohtadel see periood vähemalt 20...30 aastat, lehtpuudel (kask, haab) ja lehisel 15...20 aastat. Üksikud järglaskonnad erinevad omavahel keskmise kõrguse ja diameetri, puhkemise aja, okste arvu, võra ja tüve vormi ning teiste tunnuste poolest. Perioodi lõpul valitakse välja 10 järglaskonda, mis kõige enam vastavad selektsiooni nõuetele. Igast paremast järglaskonnast selekteeritakse 10 paremat puud ja neilt kogutakse seemned. Iga valitud puu seemned külvatakse jälle 100-le katsealale koos vastavate kordustega. Seda katset nimetatakse katseks A, mille kestus on 15...30 aastat. Selle perioodi lõpul valitakse uuesti välja

10 paremat järglaskonda ja neist igäühest 10 paremat puud. Kogutud seemned külvatakse uuesti katselappidele. 15...30 aasta möödudes (katse B) selgitatakse välja 10 paremat järglaskonda, millest igäühest valitakse 2 paremat puud. Need kakskümmend puud on aluseks seemneistandiku rajamisel. Selleks võetakse neilt pookoks ja poogendid istutatakse seemneistandikku selliselt, et lähedalt suguluses olevad isendid oleksid üksteisest võimalikult kaugemal.

Peab märkima, et meetodi suureks puuduseks on aretuse väga pikk aeg, milleks kulub umbes 70...100 aastat. Metsamajanduses puuduvad vastavad kogemused. Tuleb arvestada, et väljavaliitud puude seemnete külvamisel sattusid ühele katselapile ühe puu järglased, seega «õed» ja «poolõed» (osal võis isa erinev olla). Katselappidel tolmlivad need põhiliselt omavahel (osaliselt muidugi tuleb tolmu ka teistelt lappidelt). Katses A ja B toimub jällegi tolmlimine lähedaste sugulaste vahel, seega süveneb inbriiding, mis viib homosügootsuse suurenemisele ja ühtlasi võib põhjustada produktsiooni langust — depressiooni. Depressiooni ilmnemisel tuleb edasine aretus katkestada ja kasutada seemneistandike rajamiseks olemasolevat materjali.

Tingituna raskustest, mis on seotud seemnete värumisega plusspuudelt ja ka pikast aretusperioodist, on nimetatud meetodit rakendatud vaid katseliselt. Alates 1935. aastast alustati käsitletud meetodil kuuse selektsiooniga Müncheni Seemnekasvatuse ja Metsakultuuride Selektiiooni Instituudis. Praktiliselt on võimalik nimetatud viisi ulatuslikumalt rakendada pärast vegetatiivsete seemneistandike rajamist, sest sealt saab suhteliselt kergelt vajalikus koguses plusspuude seemneid. Et seemneistandikes toimub tolmlimine plusspuude vahel, peaks algmaterjal aretuseks olema kõrgema väärtusega kui tavalistest puistutest kogutud seemned. Meetod võimaldab plusspuude kloonide seast tulevikus välja valida parimad, millega saab tunduvalt tõsta selektsioonitöö efektiivsust.

VII. SELEKTSIOON SEEMNETE VARUMISEL

1. SEEMNETE SELEKTSIOONILINE HINDAMINE

Vaatamata sellele et metsaseemnete päritolu tähtsusest on palju kirjutatud ja räägitud, on seniajani tegelikult vähe tehtud selleks, et ka praktikas arvestataks seemnete päritolu. Seemnete klassifitseerimisel võetakse aluseks idanemise (või headuse) protsent ja puhtus. Nimetatud näitajate järgi saab otsustada seemnete tehnilise sobivuse üle. Praktikas võib ette tulla juhtumeid, et parema genotüübiga seeme on halvemate külviomadustega — madalama idanemisprotsendiga. Sellest hoolimata eelistatakse alati seemet, mis on paremate külviomadustega. Et stimuleerida paremate omadustega seemnete varumist, peaks seda arvestama ka seemnete hinna määramisel. Üheks peamiseks tingimuseks meie puistute toogi ja kvaliteedi säilitamisel ja tõstmisel on seemnemajanduse õige organiseerimine. Et seemnemajandus õigetele alustele viia on vaja: 1) puistud selektsiooniliselt hinnata ja selle alusel seemnepuistud kujundada (ajutised, alatised ja valikseemnepuistud); 2) plusspuud valida ja nende baasil seemneistandikud (vegetatiivsed ja ka generatiivsed) rajada.

Vastavalt päritolule ja geneetilisele väärtusele võib metsamajanduses kasutatavad puuliikide seemned jaotada kolme kategooriasse (Основные положения по лесному семеноводству в СССР, Москва 1965).

1. Valikseemned on kogutud vegetatiivsetest seemneistandikest või on saadud plusspuude kloonide risttolmlemisest.

2. Kvaliteetsed seemned on kogutud plusspuudelt või plusspuistutest, kust miinuspuud on välja raiutud. Sellesse kategooriasse kuuluvad ka seemned, mis on kogutud seemnepuistutest, mis on moodustatud pluss- või parematest normaalpuistutest (miinuspuud välja raiutud), samuti generatiivsetest seemneistandikest kogutud seemned. Vaatamata sellele et kvaliteetne seemnematerjal on saadud heade omadustega emapuudelt, ei ole vastavad pärilikud omadused järglastel kindlustatud, sest seemned on tekkinud kontrollimata tolmlemisest (ei ole teada isapuud, s. o. tolmeldajad puud).

3. Normaalseemned on kogutud normaaluistutest nende raiumisel või neist moodustatud ajutistest ja alatistest seemnepuistutest.

Metsakultiveerimisel on keelatud kasutada seemneid, mis on saadud miinuspuistutest või mille päritolu ei teata.

On selge, et loetletud kategooriatest on kõige väärtuslikumad valikseemned. Vegetatiivse seemneistandiku alale on koondatud paljude plusspuude kloonid, mis omavahel tolmlevad. Vahel arvatakse valikseemnete hulka ka generatiivsetest seemneistandikest saadavad seemned, kuid viimaste omadused jäävad vegetatiivsetest seemneistandikest kogutud seemnetest maha, sest algmaterjal pärineb kontrollimata tolmlemisest. Vegetatiivsel paljundamisel jääb klooni genotüüp teatavasti muutumatuks.

Tänapäeval tuleb jõuda selleni, et kõik varutud seemned kuuluksid vähemalt teise ja kolmandasse kategooriasse, esimese kategooria seemneid on võimalik kasutada juba lähemas tulevikus. Kaugemas tulevikus, kui on kontrollitud plusspuude genotüüpe ja tehtud valikut ka plusspuude järglaskondade seas, lisandub käsitletud kategooriatele veel kõrgem kategooria seemneid — eliitseemned.

Metsaseemnete varumiseks ettenähtud maa-alad jaotatakse kahte suurde rühma:

1) seemnepuistuteks nimetatakse selliseid alasid, mis on eraldatud juba olemasolevatest puistutest (kas looduslikest või kultuurpuistutest) seemnete varumiseks. Vastavalt nende eraldamise ja kasutamise viisidele jaotatakse need veel ajutisteks, alatisteks ja valikseemnepuistuteks;

2) seemneistandikeks (ka seemlateks) nimetatakse kunstlikult seemnevarumiseks rajatud istandikke. Olenevalt kasutatud rajamismaterjalist liigitatakse seemneistandikud generatiivseteks ja vegetatiivseteks. Esimesed on rajatud seemnetest või seemnetest kasvatatud materjalist (seemikud, istikud), teised vegetatiivsel teel (pookimisega, pistokstega).

Edaspidi peatume lühidalt nimetatud seemnealade ülesannetel, nende rajamise ja kasutamise iseärasustel. Et vegetatiivsed seemneistandikud on selektsiooni seisukohalt kõige suurema tähtsusega ja nende rajamisele pööratakse järjest enam tähelepanu, käsitletakse neid omaette peatükina.

2. SEEMNETE VARUMINE LANKIDELT JA AJUTISED SEEMNEPUISTUD

Arvestades kaasaegsete metsakultiveerimistöõde mahtu, läheb metsaseemneid igal aastal väga palju tarvis. Seemnepuistud ja -istandikud ei suuda lähematel aastatel veel rahuldada metsaseemnete vajadust. Seepärast on paratamatu, et kasutatakse ära kõik raielankidelt saadav sobiv materjal. Selleks on vajalik, et kõik

seemnete kogumiseks sobivad puistud langetataks ajal, mil antud liigi seemned on küpsenud (okaspuud talvel). Et selgitada seemnete varumise võimalusi, tuleb kõik langid eelnevalt üle vaadata ja kindlaks teha puistu selektsiooniline kategooria — kas pluss-, miinus- või normaalpuistu. Kui selgub, et on tegemist plusspuistuga, ei tohi puistut raiuda ja puistu arvatakse raiefondist välja. Raiefondist tuleb välja arvata ka plusspuistu naaberpuistud, et kaitsta plusspuistut formikahjustuste eest. Miinuspuistust seemneid ühelgi juhul varuda ei tohi. Seega kogutakse seemneid ainult lankidelt, mis on rajatud normaalpuistutesse. Normaalpuistutes tuleb puud selektsiooniliselt inventeerida. Plusspuud, kui neid varem pole märgitud, märgitakse ja koostatakse nende kohta arvestuskaardid. Miinuspuud märgitakse märknoaga (näiteks ristid kahele küljele). Metsa ülestöötajatele tuleb selgitada nende märkide tähendust. Normaalpuud jäetakse märkimata. Käbikogujate tähelepanu tuleb juhtida sellele, et vastavalt märgitud puudelt käbisid ei kogutaks. Kõikide märkimata puude kogu käbisaak, mis varustatakse passiga, läheb edasisele töötlemisele. Tormikindlatel kasvukohtadel jäetakse plussmännid raiumata. Plusskuused ja tormiohtlikel kohtadel ka plussmännid raiutakse, kusjuures nende oksad kasutatakse pookimiseks ja käbid kogutakse eraldi.

Käesoleval ajal eraldatakse seemnete varumiseks sobivad normaalpuistud ajutisteks seemnepuistuteks. Eesti NSV-s tuleb eraldada ajutisi seemnepuistuid 5200 ha, neist männipuistuid 4500 ha ja kuusepuistuid 700 ha.

Ajutisteks seemnepuistuteks määratakse paremad normaalpuistud, kusjuures seemnepuistute pindala sõltub vastava puuliigi seemnete vajadusest. Peale metsamajandi vajaduse võetakse arvesse ka teiste majandite (kolhoosid, sovhoosid jne.) tarvidusi kooskõlas seemnevarumise plaaniga. Metsamajandites, kus paremaid puistuid esineb rohkem, eraldatakse rohkem ka ajutisi seemnepuistuid, arvestusega, et seemnete ülejääk realiseeritakse naabermetsamajandele, kus vastavad puistud puuduvad.

Ajutised seemnepuistud tähistatakse looduses ja planšetil. Metsamajanduse projektis tuuakse ajutiste seemnepuistute nimekiri (takseernäitajad) puuliikide kaupa ja näidatakse pindalad, mis raiutakse järgmise revisjoniperioodi seemneaastatel.

Pärast ajutise seemnepuistu eraldamist märgitakse ära puistus esinevad pluss- ja miinuspuud. Miinuspuud raiutakse puistu koosseisust välja võimalikult 5—8 aastat enne pearaiet. Vajaduse korral tehakse raie kahe võttega. Raiega on soovitatav viia täius männikutes 0,5-ni, kuusikutes 0,6-ni. Välja raiutakse ka kõik peapuuliigi võrasid varjavad kõrvalpuuliigid. Ajutiste seemnepuistute raieaeg oleneb seemneaastast. Raiumisele määratakse nad ainult hea seemneaasta talvel, s. o. käbide varumiseks sobival

ajal. Raiutavad seemnepuistud peavad rahuldama seemnete vajaduse võimalikult kuni järgmise seemneaastani. Arvestuse aluseks on iga-aastane seemnete tarvidus, loodetak seemnesaak ja seemneaastate korduvus.

3. ALATISED SEEMNEPUISTUD

Alatisteks nimetame selliseid looduslikest või kultuurpuistutest kujundatud ja seemnete varumiseks ettenähtud puistuid, kus seemneid varutakse pikema perioodi jooksul kasvavatelt puudelt, s. t. ilma puid langetamata. Praegusaegseid vahendeid arvestades ei ole kõrgetelt vanadelt puudelt võimalik seemneid varuda. Seepärast ei eraldata alatise seemnepuistuid vanematest puistutest. Erandiks võivad olla liigid, mille seemneid saab koguda maapinnalt (näit. tamm). Tammikutes on otstarbekas eraldada alatised seemnepuistud juba väljakujunenud keskealistest või raieküpsetest puistutest. Puistud ei või olla aga nii vanad, et ei reageeri enam hooldusvõtetele, mida tehakse viljakandvuse suurendamiseks.

Okaspuudel rajatakse alatised seemnepuistud noorendikesse. Seejuures rakendatakse abinõusid, mis soodustavad viljakandvust ja takistavad kõrguskasvu, et oleks võimalik pikema perioodi jooksul varuda käbisid kergete redelite ja mehaaniliste tõstukite abil.

Kõige vastutusrikkam etapp on sobivate noorendike väljavälimine, sest noorendike selektsiooniline hindamine on raske — puude omadused pole veel välja kujunenud. Noorendike sobivuse üle otsustamisel tuleb teada nende päritolu. Sobivad on looduslikult tekkinud noorendikud, mille kohal asus varem kvaliteetne puistu ja mida ümbritsevad pluss- või normaalpuistud. Kultuuride kohta pole meil kahjuks enamasti kindlalt teada, milline on nende päritolu. Kui aga kindlalt teatakse mõne kultuuri sobivat päritolu ja kultuur on hea kasvuga, võib ja tuleb rajada seemnepuistu ka kultuuri.

Alatine seemnepuistu eraldatakse visiiridega ja nurkadele asetatakse postid pealkirjaga ASP nr. ..., märkides ära pindala ha-tes ja aastaarvu. Igale alatisele seemnepuistule kirjutatakse pass, kus esineb puistu kirjeldus, rakendatavad abinõud ja vaatlusandmed õitsemise, viljumise, seemnete varumise jm. kohta.

Kui vastav ala on välja valitud, siis esimeseks tööks on puistu tugev harvendamine. Harvendamise eesmärk on kasvamaajäänud puudele paremate tingimuste loomine viljakandmiseks ja noorendiku pärilike omaduste parandamine. Selleks jätame kasvama puud, mis paistavad silma parema kasvu poolest, on sirgema tüvega ning vähem okslikud.

Kultuuris tuleb välja raiuda normaalse tiheduse korral iga teine rida puid. Allesjäänud ridades kõrvaldatakse halvemad puud — kõveratüvelised, kasvus mahajäänud jt. Reas raiutakse välja

$\frac{1}{3}$... $\frac{1}{2}$ tüvedest. Kultuuri esialgsest koosseisust jääb seega järele $\frac{1}{4}$... $\frac{1}{3}$ osa puid. Puid võib raiuda ka kohe ülepinnaliselt, nii et kõikides ridades jätame kasvama paremad puud, kuid töö on siis palju keerulisem.

Peale väliste tunnuste, nagu kõrgus, juurdekasv, tüve sirgus, võra suurus, okaste tihedus, nende värv jm., soovitab E. Prokazin (Проказин, 1963) männi seemnepuude valimisel arvestada nende vaiguproduktiooni. Vaigurohkus näitab puu kasvujõudu ja on mitmete uurimiste alusel ka päritav.

Vaigutoogi hindamist saab 10...12 a. vanustes noorendikes teha vegetatsiooniperioodil maist kuni augustini. Vaigutooki on soovitatav hinnata kõigil puudel, mis väliselt on sobivad seemnepuudeks. Selleks puhastatakse alates 1,5 m kõrguselt allapoole koor ära selliselt, et tüvele jääks ühtlane kitsas 0,5 m pikkune riba. Selles vanuses on koor enamasti veel sile, korbaplaadid lahtised ja õhukesed. Puhastamiseks kasutatakse mingit nüri instrumenti (näiteks noa selga). Elavat koort ja puitu ei tohi rikuda. Puhastatud pinna ülemisest osast puuritakse puuriga või 5 mm läbimõõduga terava toruga ära kooretükk. Sellega lõikame läbi horisontaalsed vaigukäigud, vaik voolab välja ja valgub puhastatud ribale. Vaigu produktioon määratakse vaigunire pikkuse järgi. Ööpäeva möödudes tõmmatakse vaigunire otsa kohale koorele riskriips, sest vihmaste ilmade korral võib vesi vaigu ära uhta. Pärast vaiguproduktiooni hindamist viiakse lõpule puude väljaraiumine. Kasvama jäetakse puud, millel vaigunire on pikem.

Allesjäänud seemnepuudel lõigatakse või murtakse laia ja tugevalt arenenud võra moodustamiseks ära ladva ja tugevate külgokste 1...2 aastakasvu. Varase viljakandvuse soodustamiseks on tähtis, et harvendamine ja okste lõikamine toimuks perioodil, mil pikkuskasv on lõppenud ja algab pungade moodustamine, s. o. suvel.

1...2 aasta pärast viiakse läbi täiendav harvendamine ning 2...3 aasta pärast okste lõikamine või murdmine. Jälgida tuleb, et naaberpuude võrade vahemaa ei oleks väiksem kui 1 m. Kuivanud alumised oksad saetakse ära.

Viljakandvuse soodustamiseks võib veel maapinda kobestada ja pärast viljakandvuse algust väetisi kasutada. Rakendada tuleb ka abinõusid võitluseks kahjurite ja haigustega.

Fenoloogilisteks vaatlusteks, viljasaagi arvestamiseks ning puude arengu ja seisukorra muutuste kontrollimiseks rajatakse igasse seemnepuustusse, mille pindala on vähemalt 5 ha, kaks proovitükki suurusega 0,25...0,50 ha. Ühel rakendatakse kõiki abinõusid nii nagu kogu seemnepuustus, teist majandatakse nagu tavalist puistut.

4. VALIKSEEMNEPUISTUD

Valikseemnepuistuteks jäetakse esmajoones kõik plusspuistud. Juhul kui metsamajandis plusspuistud puuduvad, valitakse valikseemnepuistuteks metsamajandi kõige paremad normaalpuistud. Valikseemnepuistud lülitatakse peakasutuse arvestusest täielikult välja. Nende kohta koostatakse metsamajandamise projektis nimekiri ja piirid kantakse planšetile ning puistuplaanile. Eraldatud valikseemnepuistus viiakse läbi ülepinnaline selektsiooniline inventeerimine, kõik puud klupitakse ja klassifitseeritakse kõrguse ja kvaliteedi järgi. Pluss- ja miinuspuud märgitakse looduses samuti nagu ajutises seemnepuistus. Igale plusspuule koostatakse vastav arvestuskaart. Valmistatakse valikseemnepuistu plaan, millele kantakse peale plusspuud. Iga valikseemnepuistu kohta koostatakse pass (vt. lisa 1). Looduses tähistatakse puistu postidega, millele kirjutatakse: «VSP nr. ha.» Puistute numeratsioon on metsamajandi piires ühtlane.

Valikseemnepuistutest raiutakse välja kõik teised puuliigid ja miinuspuud. Vanemates puistutes, eriti kuusikutes, tuleb raiega ettevaatlikum olla ja vajaduse korral mitme võttega raiuda.

Valikseemnepuistutes tuleb rakendada abinõusid loodusliku uuenduse saamiseks. Selleks purustatakse häiludes ja hõredamates kohtades maapinda. Uuendust kasutatakse uue metsapõlve saamiseks ja samuti seemneistandike rajamiseks.

Valikseemnepuistutesse, mille pindala on vähemalt 5 ha, jäetakse 0,5 ha suurune kontrollproovitükk, kus mingisuguseid abinõusid (raied, maapinna purustamine jne.) ei rakendata.

Valikseemnepuistu paremaid puid kasutatakse pookokste, samuti ka seemnete varumiseks ja nad on baasiks väärtuslike pärilike omadustega metsafondi taastamisel. Ühtlasi on valikpuistud ka looduslikult kaunid paigad.

5. GENERATIIVSED SEEMNEISTANDIKUD

Generatiivsed seemneistandikud rajatakse kas seemnetest või seemnetest kasvatatud materjalist — seemikutest, istikutest, heistritest. Kasutatud materjal peab olema saadud valiku teel. Generatiivseid istandusi on otstarbekas rajada massilisel valikul saadud materjalist. Kasutatakse plusspuistutest (valikseemnepuistutest) saadud seemneid ja ka puistute alt väljakaevatud noori taimi. Mitmed autorid soovivad selleks kasutada ka üksikutelt plusspuudelt kogutud seemneid. Peab märkima, et individuaalse valiku seisukohalt on otstarbekam rajada vegetatiivseid seemneistandikke, sest generatiivse materjali kasutamisel peab arvestama, et puistus kasvavad üksikud plusspuud tolmlevad väga mitmesuguste puudega, sealhulgas ka miinuspuudega. Valikseemnepuistutest on halvemad puud välja raiutud ja kui ka lähemas ümbruses miinus-

puud puuduvad, on garanteeritud tolmlamine vähemalt normaalpuudega.

Generatiivsest materjalist on sageli otstarbekas rajada seemneistandikke sellistel puuliikidel, mis hakkavad kiiresti vilja kandma (enamik lehtpuid, lehised), samuti tulevad kõne alla ka meil defitsiitsed võõrpuuliigid (punane tamm, mitmed lehiseliigid, ebatsuuga jt.). Seemneistandike rajamiseks tuleb koguda seemneid kohalikest kõige väärtuslikumatest puistutest ja ka üksikpuudelt. Otseselt seemnetest ei ole tavaliselt otstarbekas seemneistandikku rajada, enam kasutatakse seemikuid või istikuid. See võimaldab eelnevalt teha valikut seemikute seas ja koolitatud materjali korral ka teistkordset valikut istikute vahel. Valitakse välja kõige vastupidavam, kiirema kasvuga ja kvaliteetsem materjal. Seemneistandike rajamiseks võib kasutada ka kultuuridest väljavalitud suuremaid taimi. Näiteks lehistel on võetud selleks viie kuni kuue aasta vanuseid kultuuridest väljakaevatud parema kasvuga puakesi.

Seemneistandikuks sobib koht, kus ei esine hiliskülmi, sest hiliskülmad võivad kahjustada õisi ja vähendada tunduvalt seemnesaaki, seda eriti võõrpuuliikidel. Maa-ala reljeef peab võimaldama masinatega töötamist. Raiestikud tuleb eelnevalt juurida, sest seemneistandiku rajamisel haritakse maapind ülepinnaliselt. Muld peab olema antud liigi jaoks keskmise viljakusega — liiga viljakas muld põhjustab väga tugevat kasvu, mis seemneistandikus on negatiivne nähtus. Juhusliku tolmlamise vältimiseks tuleb asukoha valikul silmas pidada, et läheduses ei oleks sama liigi puistuid. Sel eesmärgil on otstarbekas ümbritseda istandik kiiresti kasvavate varalehtivate või igihaljaste liikide võõndiga. Soovitav on, et sama liigi puistuid poleks lähemal kui 1 km. Seemneistandiku ümber olevad miinuspuud tuleb raiuda.

Seemneistandikke võib rajada põhiliselt järgmistel meetoditel (Вересин, 1963):

1) aedtüüp — suuremõõduline istutusmaterjal istutatakse üksikult hõredas ruutseadus (N. Vehhovi järgi);

2) grupiline meetod — ühe-kaheaastased seemikud istutatakse hõredalt paigutatud gruppidenä (tamme ja pöögi seemneistandike rajamisel külvatakse) (M. Veressin);

3) alleetüüp — seemikud istutatakse ridadena (P. Dementjev; D. Girgidov).

Kõikide meetodite puhul tuleb arvestada, et puude võrad peavad saama hästi valgust, sest viljakandvus oleneb suuresti valgusest. Hõre paigutus soodustab ka viljade varumist.

Aedtüübi korral kasutatakse koolitatud taimi vanusega 3...5 või isegi 7...10 aastat. Taimede kasvatamisel viiakse taimlas ja puukoolis läbi 2...3 valikut. Valikul arvestatakse kasvukiirust, võra ja okste kuju, tüve kuju ning vastupidavust ilmastikutingimustele, kahjuritele ning haigustele. Väljavalitud pare-

mad taimed istutatakse seemneistandikku vahedega 5×5 (400 taime ha) kuni 12×12 m (70 taime ha). Okaspuudest istutatakse mänd ja kuusk tavaliselt vahedega 5×5 kuni 7×7 m, lehised ja kiiresti kasvavad lehtpuud (paplid, kased) aga hõredamini, 10×10 või isegi 12×12 m. Peale puuliigi tuleb istutustiheduse määramisel arvestada ka seemneistandiku mulla viljakust. Mida viljakam on muld, seda hõredamat paigutust kasutatakse.

Puudevahelisel maa-alal võib edukalt kasvatada põldheina (ristikut). Põldhein külvatakse koos katteviljaga (kaer) üheaegselt puude istutamisega.

Grupilise meetodi korral soovitatakse istutada $1,5 \times 1,5$ m suurusega lappidele 5...9 taime. Lapid paigutatakse vahemaaga umbes 5×5 m (keskelt keskele), seega ca 400 lappi ha. Kokku istutatakse ühele hektarile 2000...3600 taime. Kolm kuni neli aastat pärast istutamist alustatakse taimede väljaraiumisega. Välja raiutakse halvema kasvu ja kvaliteediga puukesed. 5...7 aastat pärast rajamist jääb igale lapile üks puu. Meetod võimaldab järelkult veel täiendavat valikut juba seemneistandikus. Kui edaspidi võrad ikkagi liituvad, on otstarbekas raiuda välja iga kolmas rida (3., 6., 9. jne.). Seega moodustuvad kahe-realsised kulissid (laius 5 m) vahekaugusega 10 m.

Alleetüübi kasutamisel istutatakse seemikud või istikud ridadena, vahekaugus reas 1...1,5 m ja ridade vahe 5...10 m. Hiljem harvendatakse ridasid pidevalt arvestusega, et võrad ei hakkaks üksteist varjama. Raietel peetakse silmas selektsioonilisi nõudeid — kasvama jäetakse paremate omadustega ja hea kasvuga puud. Puude asetus reas kujuneb seega ebakorrapäraseks.

Paralleelselt seemneistandiku rajamisega on otstarbekas rajada sama istutusmaterjaliga ca 1 ha suurune näidiskultuur samasugustesse tingimustesse. Maaharimine ja kultuuri tihedus valitakse vastavalt kasvukohatingimustele ja puuliigile.

VIII. VEGETATIIVSED SEEMNEISTANDIKUD

1. VEGETATIIVSETE SEEMNEISTANDIKE ÜLESANDED

Puuliikide vegetatiivne paljundamine annab metsakasvatajatele võimaluse paljundada ja kasutada puid, mis on saadud kas massilise või individuaalse valiku ja ka hübriidiseerimise teel. Esimesena hakkas vegetatiivseid seemneistandikke rajama 1934. a. S. Larsen Taanis. Meetodit arendasid edasi Rootsi ja teiste Skandinaaviamaade metsateadlased, tänapäeval on see nn. skandinaavia meetod levinud üle maailma ning leidnud järjest enam poolehoidjaid.

Vegetatiivsed seemneistandikud on eriti sobivad individuaalse valiku materjali — plusspuude ja tulevikus ka eliitpuude paljundamiseks. Paljundades plusspuid vegetatiivsel teel, näiteks pookimisega madalatele 3...5 a. vanustele alustele, on meil võimalus koondada ühele maa-alale kokku paljude paremate puude järglaskonnad, kloonid. Juhul kui tollemine toimub ainult paremate genotüüpide vahel, on kindlustatud ka geneetiliselt väärtuslik seemnematerjal metsakultuuride rajamiseks. Vegetatiivsete seemneistandike väärtust tõstab eriti asjaolu, et vegetatiivsel paljundamisel säilib järglastel muutmatul kujul emapuu genotüüp.

Kuna pookoksad on võetud viljakandvatelt puudelt, hakkavad nad küllaltki kiiresti vilja kandma, mis võimaldab saada suhteliselt lühikese aja möödudes suurel hulgal väärtuslikku seemet. Rahvusvahelisel sümposiumil 1963. a. Saksa DV-s avaldatud arvamuste järgi on võimalik männilt koguda massiliselt käbisid hiljemalt 8 aastat pärast pookimist (Альбенский и др., 1964). C. Kiellanderi andmetel Rootsist andis aastail 1948—1952 rajatud männi seemneistandik 4,0...23,3 kg seemet aastas (ha-lt), kuuse seemneistandik 1...3 kg ja jaapani ning euroopa lehise istandik isegi umbes 30 kg seemet (Thümmmler, 1962). K. Thümmmleri (1962) järgi saadi Saksa DV-s 9...11 aasta vanustest männi seemneistandikest ca 15 kg seemet ühe hektari kohta. A. Mitchell (1963) andmetel oli Inglismaal lehise seemneistandike keskmine seemnekandvus kümnendal aastal 11,3 kg. S. Larseni järgi andsid Taanis 7...8 a. vanused lehise istandikud 8...12 kg seemet hek-



Joonis 31. Käbidega männipoogend Kambja seemneistandikus.
(Orig.)

tarilt. I. Bano ja Z. Marjai (1963) andmetel andsid kõige viljakamad hariliku männi kloonid 10 a. vanuselt 27,5 kg seemet ühe hektari kohta. Tamme vegetatiivsed seemneistandikud annavad S. Larseni (1956) järgi kuni 330 kg tõrusid hektarilt.

Meil rajatud seemneistandikud on veel suhteliselt noored, kuid on näha, et mänd hakkab rikkalikumalt õitsema umbes 3...4 a. pärast pookimist. Et aga poogendid on veel suhteliselt väikesed, ei ole käbide arv neil suur. Mõnel juhul ulatub ka sellistel noortel puukestel käbide arv 40...50-ni.



Joonis 32. Poogitud kuusk Õisu metskonna seemneistandikus. (Foto H. Paves.)

Lääne-Euroopas saadud kogemuste põhjal võib öelda, et mänd hakkab õitsema 1...2 aastat pärast pookimist, kuusel kulub selleks 6...10, lehistel umbes 3, kaskedel 5 ja saarel 6 aastat. Püsivalt kõrgete saakide aeg saabub tunduvalt hiljem — umbes 15...20 aasta pärast.

K. Hoffmann ja K. Thümmeler (1959), võttes kokku mitmete maade kogemusi, arvestavad 15 aasta vanustel poogenditel järgmisi hektarisaake: mänd 10...20, kuusk 6...10, lehis 15...25 ja ebatsuuga 6...10 kg.

Vegetatiivsete istandike eeliseks on ka asjaolu, et madalatelt viljakandvatelt puudelt on kerge seemneid ja vilju koguda. Vilju saab varuda maapinnal seistes või kergeid redeleid kasutades. Seega tasuvad tehtud kulutused ennast lühikese aja jooksul.

Vegetatiivsetes seemneistandikes on suhteliselt lihtne rakendada abinõusid seemnesaagi tõstmiseks (väetamine, võra kärpimine jne.), samuti võitluseks seemnete ja viljade kahjurite ning haigustega.

Seemnete tootmist aitab ratsionaliseerida ka seemnemajanduse kontsentreerimine. Suuremate seemneistandike juurde on otstarbekas rajada käbikuivati ja seemnehoidla, nii jääb ära kulukas käbide jt. viljade kokkuvedu.

Kui käesoleval ajal on vegetatiivsete seemneistandike peamiseks ülesanneteks parimate fenotüüpide paljundamine, kvaliteetse seemnematerjali tootmine ja seemnemajanduse ratsionaliseerimine, siis edaspidi lisandub neile veel eliitpuude paljundamine. Eliitseemneistandikke on võimalik rajada pärast plusspuude genotüüpide kontrolli. Käesoleval ajal rajatakse seemnepuustuid kontrollimata kloonidega, sest kontrolliks kulub palju aega. Paralleelselt seemneistandike rajamisega tuleb läbi viia ka kloonide kontroll ja hiljem kasutada juba kontrollitud pärilikkusega parimaid kloone. Eesti NSV-s tuleb rajada okaspuude vegetatiivseid seemneistandikke kokku 506 ha, sellest suurem osa (390 ha) hariliku männi seemneistandikke.

Vegetatiivsete seemneistanduste rajamiseks on kõigepealt vaja tundma õppida puuliikide vegetatiivse paljundamise tehnikat.

2. LEHTPUUDE POOKIMINE

Pookimiseks nimetatakse taime osa ülekandmist teisele, oma juurtel kasvavale taimele. Külgepoogitud taimeosa nimetatakse poogendiks ja juurtega taime, millele teine külge poogitakse, pookealuseks.

Metsapuude pookimisel kasutatavad võtted võib jaotada kolme rühma: 1) silmastamine, 2) oksastamine ja 3) ligistamine. Põhiliselt kasutatakse kahte esimest, ligistamist rakendatakse teatud spetsiaalküsimuste lahendamisel.

Esimene töö on aluste kasvatamine. Alusteks istutatakse lehtpuude seemikud vääristusosakonda sirgete ridadena, reavahed 70...100 cm, aluste vahe reas 30...40 cm. Kui alused on juurduvad ja hakkavad kasvama, tuleb neid väetada kiiresti mõjuva lämmastikväetisega (salpeeter). Pärast aluste istutamist on soovitatav neid mullata, see takistab alustel okste tekkimist mullapinna lähedal ning soodustab elastse ja õrna koore moodustumist.

Pookekomponendid (alus ja poogend) peavad olema füsioloogiliselt sobivad, omama paljunemisvõimelisi kudesid ning saama

küllaldaselt toitaineid ja vett. Pookealusel peab toimuma pookimise ajal mahlade vool, pookoks aga olema puhkeseisundis (elutegevuse välistunnused puuduvad) ja tema pungad olgu täielikult formeerunud.

Silmastamiseks (okuleerimiseks) nimetatakse pookimisviisi, kus pookoksaks on ainult üks pung (silm).

Silmastamine on võimalik ajal, kui pookealuse koor on lahti. Silmastatakse tavaliselt «uinuva pungaga» suve teisel poolel. Tuleb jälgida, et pookoksal oleksid pungad täielikult formeerunud. Täpsem aeg oleneb aastast ja puuliigist. Harilikult toimub see juuli lõpul või augusti esimesel poolel.

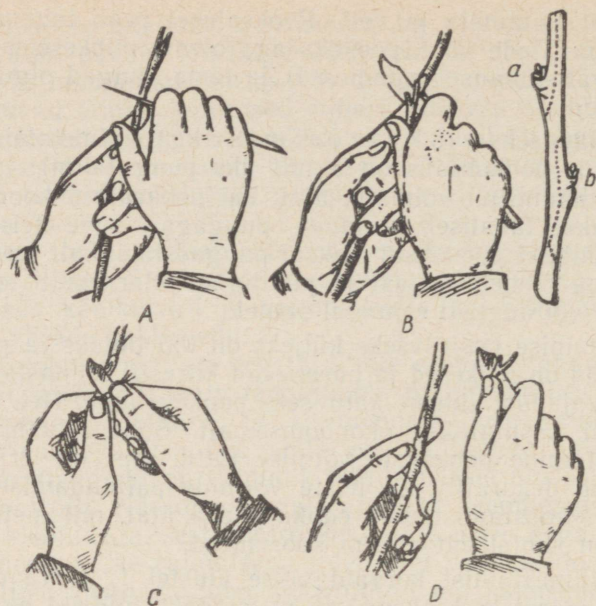
Silmastamise positiivseks küljeks on töö lihtsus ja produktiivsus. Haavad on väikesed ja paranevad kiiresti. Silmastamisel pole enamasti vajadust sideme katmiseks pookevahaga. Hea on ka see, et pookoksi kasutatakse ökonoomsemalt. Sellega väheneb emapuu vigastamine pookokste võtmise tõttu, mis on eriti oluline vähelevinud dekoratiiv- ja teiste vormide paljundamisel. Oluline on ka, et silmastamist võib edukalt teha ajal, mil metsamajandi töötajad on suhteliselt vähem koormatud.

Enne silmastamist kõrvaldatakse alustel 12...15 cm kõrguselt juurekaelast kõik oksad, nii et ei jääks tüükaid ega vigastaks aluse tüve. Vahetult enne silmastamist vabastatakse aluste juurekaelad mullast ja mullapind tasandatakse.

Silmastamiseks võetakse sama aasta võrseid, mille läbimõõt peaks olema 4...5 mm. Silmastamisoksad varutakse vahetult enne silmastamist. Silmastamisoksteks kasutatakse kasvu lõpetanud võrseid võra valgustatud osast. Võra sees kasvanud oksid ei kasutata. Pärast võrse lõikamist kõrvaldatakse neilt lehed, jättes oksa külge ca 10 mm pikkuse leherootsu. Lehed lõigatakse aianoa või kääridega. Silmastamiseks sobivad hästiarenenud pungad võrse keskmiselt osalt. Vähearenenud pungadega võrse alumine ja ülemine osa lõigatakse viimasest hästiarenenud pungast 2 cm kauguselt maha. Varutud oksad hoitakse jahedas ruumis niiskes samblas. Ka transpordiks pakitakse võrsed niiskesse samblasse, kus oksid hoitakse isegi töö ajal.

Silmastatakse enamasti aluste juurekaela lähedale, kus koor on sile ja okstest vaba, või 5...6 cm kõrgusele juurekaelast, võimalikult põhja- või loodepoolsele küljele.

Silmastamisel on oluline, et nuga oleks terav ja õigesti teritatud. Peab arvestama, et vaatamata hoolikale teritamisele jääb noa tera siiski hambuliseks. Sileda lõikepinna saamiseks tuleb silmas pidada, et hambad oleksid suunatud noa tera liikumise suunas. Lõikamisel asetame noa tera lõikekohale käepidemepoolse osaga ja teeme libiseva lõike. Seega peavad hambad olema suunatud tera tipu poolt käepideme suunas. Selleks lükkame tera järelteritamisel vastavas suunas. Teritamisel tuleb jälgida, et terale



Joonis 33. Kilbi lõikamine silmastamisokska küljest:

A — 1,2...1,5 cm pungast kõrgemal tehakse koorese sisse-lõige ja nuga välja võtmata lõigatakse (sujuva liigutusega paremale ja enda poole) kilp; B — punga kohal tuleb noatera suruda sügavamale, vastasel korral lõigatakse kilp valesti (a); noatera sügavamale surumisega lõigatakse kilp õigesti (b); C — jõudes teraga 1,2...1,5 cm pungast allapoole, lõigatakse koor läbi, hoides silmastamisokska koort samal ajal vasaku käe põidlagaga; D — lõigatud kilp jääb parema käe põidla ja noa vahele, aluse lõikesse asetamiseks võetakse ta vasakusse kätte. (Sitti järgi.)

antaks ristlõikes peitli kuju. Tera see pool, mis lõikamisel libiseb mööda pookokska, peab moodustama tasapinna, vastaspool lõpeb lühikese järsu kallakuga. Selle saavutamiseks surutakse teritamisel alguses mõlemad terapooled terves ulatuses vastu tahupinda, teritamise lõpul hoitakse tera pealmist pinda mõne tõmbe vältel nii, et tera tagumine serv oleks 4...5 mm võrra tahu pinnast kõrgemal.

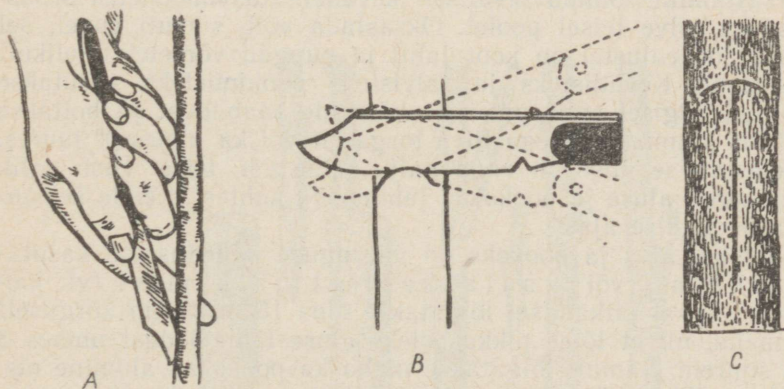
Silmastatakse kuiva ja tuulevaikse ilmaga hommiku- ja õhtutundidel. Enne lõigete tegemist puhastatakse alustel silmastamiskoht niiske lapiga. Puhtad peavad olema ka nuga ja silmastaja käed.

Pookoksalt lõigatakse pung koos koorekilbiga, nagu on näidatud joonisel 33. Koorekilbi pikkus võetakse umbes 2,5 cm, kusjuures pung asub enam-vähem kilbi keskel. Kilbi laius on otste kohal 0,2...0,4, punga kohal 0,3...0,5 cm. Mõõtmed olenevad loomu-

likult silmastamisoksa jämedusest. Lõikamisel peab arvestama, et mida vähem on kilbi küljes puitu, seda kiirem ja tugevam on kokkukasvamine. Alusele tehakse T-kujuline lõige (joonis 34). Enne tehakse ristlõige ja siis pikilõige, kusjuures viimane peab olema kilbist umbes 0,5 cm pikem. Seejärel asetatakse kilp võimalikult kiiresti T-kujulisse lõikesse koore alla ja seotakse kinni. Sidumiseks kasutatakse kergelt niisutatud pärnaniint või plasti-kaadiribasid. Seotakse ülevalt alla nii, et iga järgmine keerd kataks osaliselt eelmist. Pung jäetakse sideme alt välja. Siduda tuleb võrdlemisi tugevasti, sidemega peavad olema kaetud kõik lõiked.

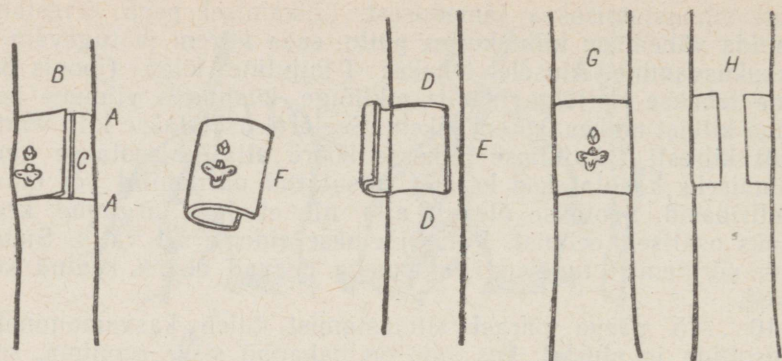
10...15 päeva pärast silmastamist tuleb kasvamaminekut kontrollida ja alustel, kus side on hakanud sisse soonima, seda järele lasta. Enne külmade tulekut peab sidemeid kontrollima ja vajaduse korral täiendavalt siduma.

Kevadel kõrvaldatakse sidemed ja alused lõigatakse tüükale. Esialgu jäetakse tüügas 12...15 cm pikkune ja kui pungast kasvanud võrse on 5...6 cm pikkune, seotakse ta tüüka külge. Alusest väljakasvavad võrsed tuleb kohe kõrvaldada. Maikuu jooksul võib anda kiiresti mõjuvaid lämmastikväetisi. Augustiks või ka järgmisel kevadel lõigatakse tüügas otse poogendi aluselt tagasi. Lõige tehakse 45°-se nurga all. Vahel okuleeritakse ka kooretoru abil. Eriti sobiv on see väga paksu koorega liikidel (*Juglans* sp.). Koor lõigatakse sel juhul torukujuliselt pookoksa ümbert ära. Pookoksale tehakse selleks kaks horisontaalset lõiget — üks pungast kõrgemal, teine madalamal. Lõike tegemiseks on sobiv kasu-



Joonis 34. Lõike tegemine alusele:

A — pikilõike tegemisel on suunajaks vastu alust surutud nimetissõrm; B — ristlõike tegemisel hoitakse nuga aluse suhtes kaldu; C — kilbi kohaleasetamiseks valmis lõige, (Sitti järgi.)



Joonis 35. Silmastamine kooretoru abil:

B — kooretoru lõikamine; *A* — horisontaallõiked; *C* — vertikaallõige; *F* — eraldatud kooretoru koos pungaga; *E* — aluse ettevalmistamine; *G* — kohaleasetatud kooretoru eestvaates; *H* — sama, tagantvaates. (Garneri järgi.)

tada kahe paralleelse teraga nuga. Punga vastasküljel ühendatakse horisontaalsed lõiked vertikaalse lõikega ja kooretoru koos pungaga eemaldatakse pookoksalt (vt. joonis 35). Juhul kui kooretoru ümbermõõt on suurem kui $\frac{7}{8}$ aluse ümbermõödust, tuleb vertikaallõigetega teda vastavalt lühendada. Sellega väldime aluse täielikku rõngastamist. Aluselt lõigatakse ära täpselt niisama suur kooretükk ja selle asemele asetatakse kooretoru koos pungaga ning seotakse kinni.

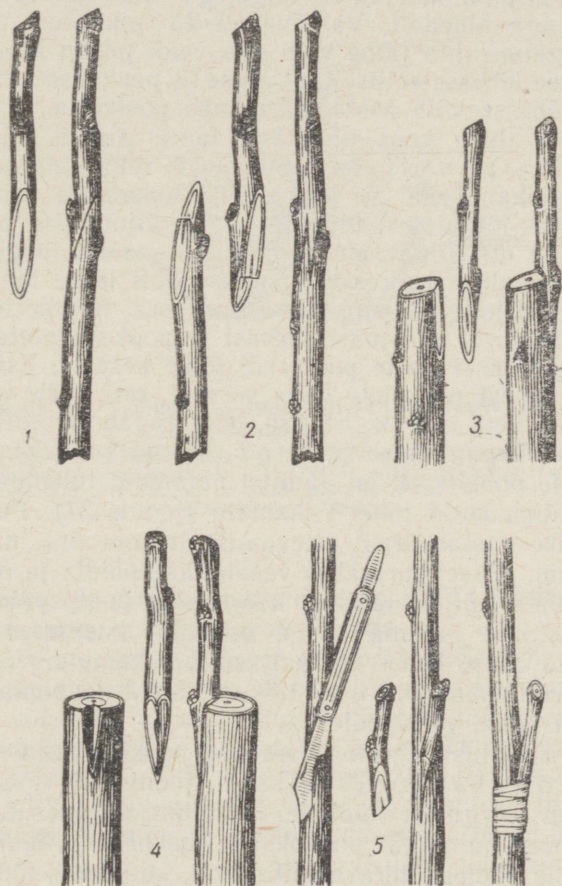
Oksastamine toimub tavaliselt kevadel. Kasvuhoonetes oksastatakse ka talve teisel poolel. Oksastada võib samuti suvel, sel ajal kui pookealustel on koor lahti ja pungad võrsetel täielikult formeerunud. Kevadisteks ja talvisteks pookimisteks varutakse pookoksad sügisel enne püsivate külmade saabumist ja hoitakse jääkeldris alumiste ostega liiva torgatult või ka lumes 0° juures.

Oksastamise viise on väga palju. Ühe või teise viisi valik oleneb sageli aluse ja pookoksa läbimõõdu suhtest, nende seisundist ja pookimise ajast.

Juhul kui alus ja pookoks on ühesuguse jämedusega, kasutatakse lihtsat või vastaskeelset jätkamist (vt. joonis 36). Lihtsal jätkamisel lõigatakse alus 15...20 cm kõrguselt viltu maha, nii et lõike pikkus oleks aluse läbimõödust umbes 3 korda suurem. Samuti lõigatakse maha ka pookoksa alumine ots. Pookoksa pikkus võetakse selline, et talle jääks 2...3 punga. Pookoksa ülemine ots lõigatakse ülemise punga kohalt ära umbes 45° -se nurga all. Aluse ja pookoksa kindlama ühenduse saamiseks kasutatakse vastaskeelset jätkamist. Selleks tehakse aluse ja pookoksa kaldlõigetesse sisselõiked. Sisselõiked tehakse piki

puitu, kusjuures lõiked algavad kaldlõike ühe kolmandiku kõrgselt arvates kaldlõike teravast otsast. Tekkinud keeled sobitatakse vastaspoole sisselõikesse. Pookekoht seotakse kinni ja määratakse pookvaha või plastiliiniga. Samuti kaetakse vaha või plastiliiniga pookoksa ülemine ots.

Kui alus on pookoksast jämedam, võib kasutada küljutamist (joonis 36). Selle viisi puhul tehakse pookoksa alumisse otsa kaldlõige nagu jätkamisel. Pookoksa lõikamisel peab alumine pung olema lõikepinna kohal. Alus lõigatakse tüükale selliselt, et



Joonis 36. Mitmesugused oksastamisviisid:

1 — jätkamine; 2 — vastaskeelne jätkamine; 3 — küljutamine; 4 — kolmnurkpookimine; 5 — külglõhesse pookimine.

tüüka ülemisel otsal oleks kerge kallak. Aluse küljele tehakse kaldlõige nii, et lõike servad oleksid rööpsed ja lõike suurus vastaks pookoksa kaldlõikele. Suurema tügevuse andmiseks kasutatakse samuti keelte lõikamist. Pookekoht seotakse ja määratakse.

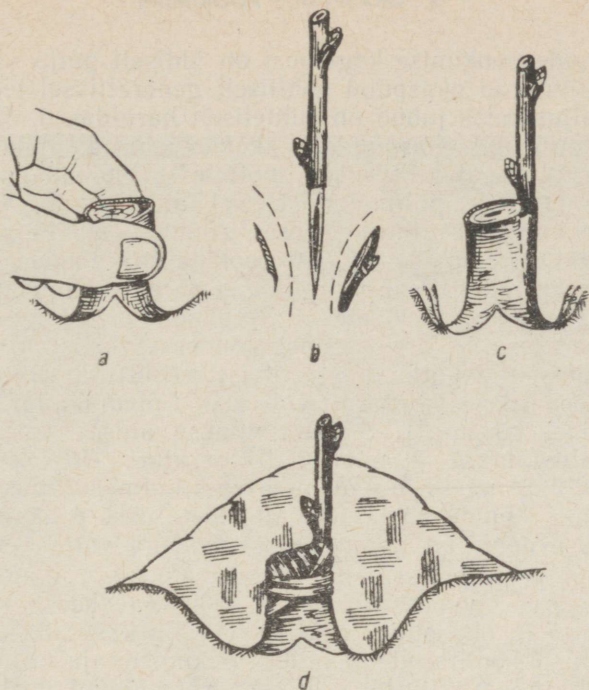
Pookoksa ja aluse jämeduse tunduva erinevuse korral kasutatakse sageli kolmnurkpookimist (joonis 36). Alus lõigatakse tüükale analoogiliselt küljutamisega. Aluse küljele tehakse kiilukujuline sisselõige, kuhu asetatakse vastavalt teritatud pookoks. Pookealuse liiga paksu koore korral ei taga kolmnurkpookimine kambiumikihtide kokkusattumist. Sel juhul on otstarbekas kasutada lõhesse pookimist. Selleks teritatakse pookoks kahepoolse kiiluna, kusjuures lõigetega alustatakse võimalikult alumise punga lähedalt. Vastavalt kiilu pikkusele lõhestatakse tüükale lõigatud alus (lõhe võib olla veidi pikem kui kiil). Pookoks pannakse lõhesse selliselt, et aluse ja pookoksa kambiumikihid ühtiksid. Lõhesse võib asetada ka kaks pookoksa.

Juhul kui aluse koor on hästi lahti, annab häid tulemusi koore alla pookimine. Seda võib teha kahesugusel viisil: koore lõhklõikamisega või koort lõhki lõikamata (nn. kotti pookimine). Alus lõigatakse tüükale nagu küljutamise puhul. Pookoksa alumine ots lõigatakse poolviltu maha analoogiliselt jätkamisega. Pookealuse koosesse tehakse pikuti lõige ilma kambiumi vigastamata. Olenevalt pookoksa jämedusest lükatakse aluse koor lahti kas ühest või mõlemast servast ja pookoks asetatakse koore alla kas pikilõikest ühele poole või lõike keskele. Esimesel juhul lõigatakse sellest pookoksa lõike servast, mis jääb vastu alusele tehtud pikilõiget, riba koort ära, mis tagab poogitavate osade tihedama kokkupuutumise ja seega parema kokkukasvamise.

Tammede pookimisel on andnud paremaid tulemusi koore alla pookimine ilma koort lõhki lõikamata (joonis 37). Pookoksal lõigatakse lõike vastasküljelt ettevaatlikult koor ära, nii et paljastub kambium. Alusel surutakse vasaku käe pöidla ja nimetissõrme abil koor ühest küljest lahti ja koore ning puidu vahele tekkinud ruumi pistetakse parema käega pookoks, kusjuures lõige peab jääma vastu aluse koort ja paljastatud kambium vastu puitu. Sidemeks võib kasutada 1...1,5 cm laiust leukoplasti selliselt, et liimipool jääks väljapoole.

Jämedatele alustele võib koore alla pookida mitu pookoksa.

Külglõhesse pookimisel (joonis 36) lõigatakse alus 15...20 cm kõrguselt tüükale. Pookimiseks kasutatakse kahe hästiarenenud pungaga pookoksa. Pookoksa alumisele otsale antakse kahe poolega terava kiilu kuju, kusjuures lõiked algavad veidi altpoolt alumist punga. Alusele tehakse juurekaela lähedale 45°-se nurga all sisselõige sügavusega $\frac{1}{3}$... $\frac{1}{2}$ aluse tüve läbimõödust. Siinjuures peab lõike üks külg teisest umbes 2 korda pikemaks jääma. Pookoks asetatakse lõike pikemasse külge selli-



Joonis 37. Tamme pookimine koore alla koort lõhki lõikamata:

a — koore lahtilükkamine alusel; *b* — pookoksa teritamine; *c* — pookoksa kohaleasetamine; *d* — pärast pookimist kuhjatakse poogendile saepuru, nii et ainult ülemine pung jääb välja. (Sidortšenko järgi.)

selt, et pookoksa ja aluse kambiumikihid oleksid täpselt kohastikku. Pookekoht seotakse ja määratakse vahaga.

Külglõhesse pookimise eeliseks on pookimiseks sobiva perioodi pikkus. Paremaid tulemusi saadakse siiski enne vegetatsiooniperioodi algust või selle algul. Pungadest arenenud võrsetest valitakse tugevam ja seotakse aluse tüüka külge. Teine võrse pintseeritakse, jättes talle 2...3 lehte, ja hiljem kõrvaldatakse täielikult.

Ükskõik millist pookimisviisi ka ei kasutataks, tuleb silmas pidada järgmist: 1) nuga peab olema täiesti terav ja õigesti teritatud; 2) käed, nuga ja pookekomponentide lõikekohad peavad olema puhtad; 3) kõik lõiked peavad olema tehtud ühe tõmbava lõikega, olema tasased ja omavahel sobima; 4) alati tehakse enne lõiked pookoksale ja seejärel alusele; 5) pärast lõigete tegemist tuleb nad kiiresti kokku asetada ja korralikult siduda.

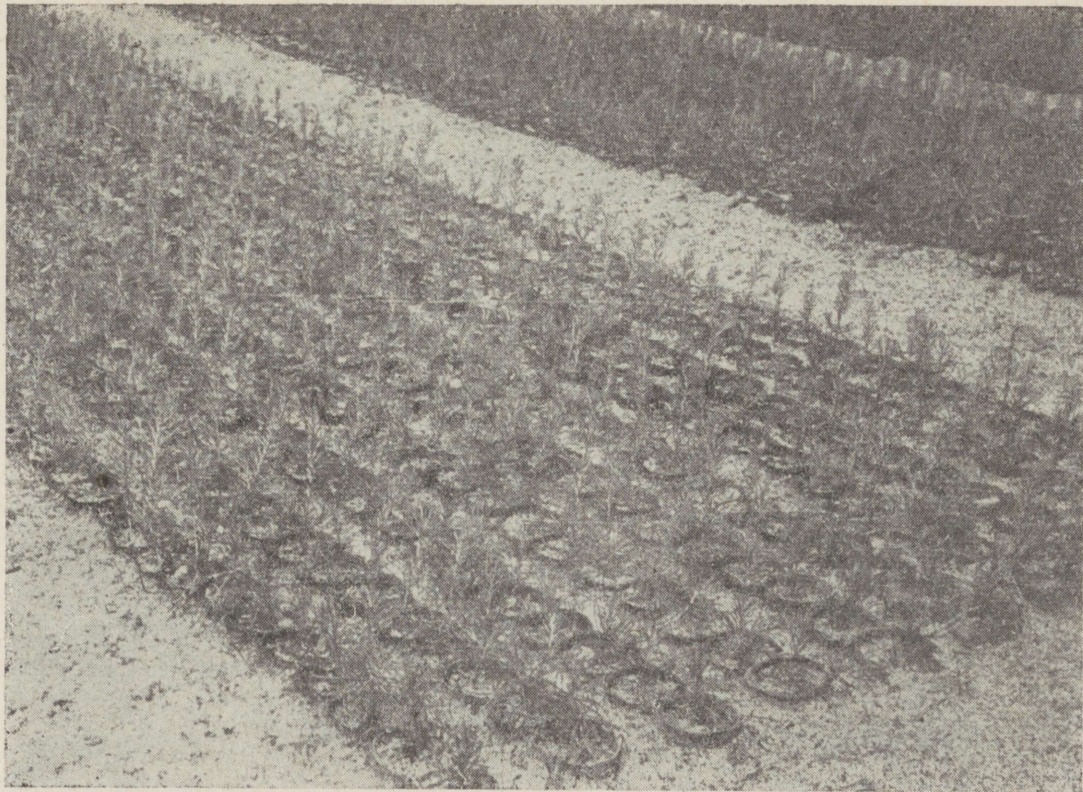
3. OKASPUUDE POOKIMINE

Okaspuude pookimise kogemusi on üldiselt palju vähem. Teatavasti paljunevad okaspuud põhiliselt generatiivsel teel ja vegetatiivse paljunemise juhud on suhteliselt haruldased. Mitmed looduslikult toimunud okaspuude kokkukasvamised, mida on kirjeldatud juba XIX sajandil, viisid mõttele rakendada pookimist ka okaspuude vormide paljundamiseks. Ulatuslikumalt võeti okaspuude pookimine kasutusele seoses seemneistandike rajamisega.

Okaspuid on võimalik edukalt pookida kasvuhoonetes, kilehoonetes ja ka avamaal. Peab märkima, et paremaid tulemusi on saadud köetavates kasvuhoonetes. Kasvuhoones pookimiseks istutatakse alused kevadel vegetatsiooninõudesse (kasutatakse ka turbapurust pressitud pottē ja plastikaattorusid) ja hoitakse hilis-sügiseni peenardesse kaevatult (nii et nõu ülemine äär oleks maapinnaga ühel kõrgusel). Sügisel viiakse alused kasvuhoonesse. Kütmist alustatakse jaanuaris; temperatuur hoitakse pidevalt $+15^{\circ}$. Harilikult umbes 6 nädalat pärast kütmise algust hakkavad alustel pungad puhkema ja sel ajal alustatakse pookimisega. Mai lõpul viiakse poogitud taimed koos nõudega välja peenrle.

Avamaal pookimiseks istutatakse männi 1...2-aastased seemikud ridadesse, vahed reas 40...50, reavahed 70...80 cm. Kuuse, lehise jt. okaspuude pookimisel võib kasutada alustena ka tavalisel viisil koolitatud istikuid. Pookimise ajaks peavad alused olema täielikult juurdunud, seepärast ei või pookida varem kui üks aasta pärast aluste istutamist. Sageli on esimesel aastal pärast ümberistutamist aluste juurdekasv nõrk ja neile ei saa pookida varem kui kaks aastat pärast ümberistutamist. Alused tuleb istutada suhteliselt viljakale mullale, sest aluste tugev kasv soodustab pookekomponentide kokkukasvamist. Lõimiselt peab muld olema saviliiv või kerge liivsavi, liivased ja kruusased muldad ei sobi, sest ümberistutamiseks on vaja vastupidavaid istutusmättaid. Maaharimine, väetamine ja aluste hooldamine enne pookimist toimub nagu puukoolis. Vastupidavate istutusmätaste moodustamiseks aluste ümber mulda ei kobestata. Kobestamata jäetakse umbes 30 cm laiune riba (15 cm kummaltki poolt taime). Männialuste kasvatamisel tuleb eriti jälgida pudetõve nõuetekohast tõrjet.

Üheks tülikamaks tööks on pookokste varumine. Selle tarbeks on mitmesuguse konstruktsiooniga ronimisraudu ja redelid. Autotõstukite ja -redelite kasutamine on enamasti võimatu, parem on kasutada traktorile paigutatud hüdraulilist redelit. Meil on levinud põhiliselt trossidega ronimisraud (joonis 40). Mugava konstruktsiooniga on Šveitsis valmistatud ronimisraud, neil täidab trossi aset ümber puu asetatav teraslint (joonis 41). Ei tohi kasutada telefoni- ja elektripostide otsa ronimiseks valmistatud raudu, sest need vigastavad puid ega haaku puu koosseisus kindlalt.



Joonis 38. Vegetatsiooninõudega maasse kaevatud hariliku männi alused. (Orig.)



Joonis 39. Taimlasse istutatud männialused. (Orig.)



Joonis 40. Tõusmine puule trossidega ronimisraudade abil.
(Orig.)

Pookokste varumisel peab silmas pidama järgmisi olulisemaid ohutustehnika nõudeid.

1. Ronimiskohal peab viibima vähemalt kaks töölisi — üks ronib, teine on all ja ulatab vajalikke tööriistu ning kogub kokku allakukkuvad oksad. All oleval töölisel on samuti ronimisvarustus, et õnnetuse korral oleks võimalik appi ronida.

2. Ronimisvahendid (raud, trossid, kaitsevöö jne.) peavad olema kontrollitud tõmbele 150 kg. Selle kohta antud tõend kehtib kaks kuud.



Joonis 41. «Baumvelo» ronimisraud. (Orig.)

3. Puu otsa ei tohi ronida alla -10° temperatuuri juures või nii tugeva tuulega, et puud kõiguvad.

4. Puule ronija peab olema varustatud kaitsevööga, millel on kahekordne julgestus. Kaasa ei tohi võtta ühtki tööriista. Kaasa võetakse ainult nöör, mille teise otsa seotakse ülestõmmatavad tööriistad.

5. Töölisel, kes ronib puule, peab olema arstitõend, mis lubab töötada kõrgtööl. Samuti peab olema läbi viidud ohutustehnika instruktaaz, mille kohta on vormistatud tõend.

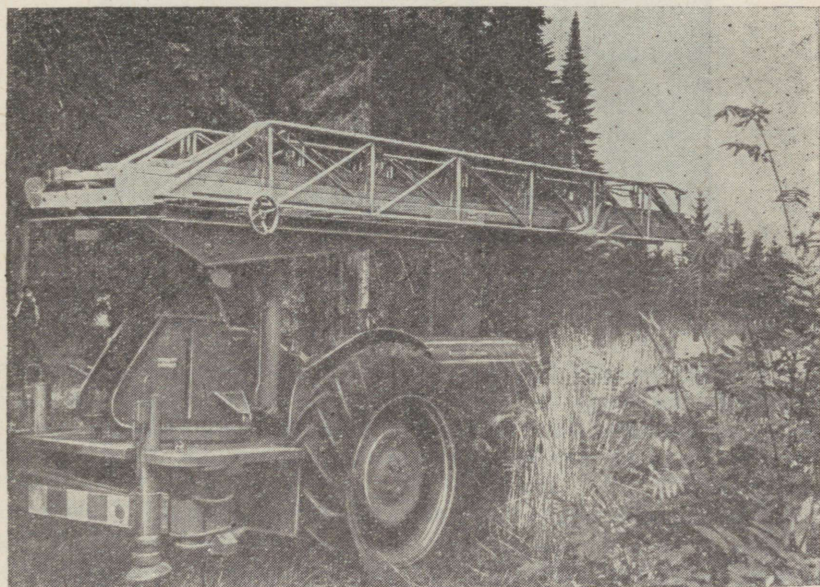
Pookimiseks sobivad võrsed võra ülemisest, valgustatud osast. Võra alumises osas kasvanud võrsed on tavaliselt nõrgad ja kohanenud varjus kasvamisega. Nende kasutamisel langeb tunduvalt pookimiste kordaminek. Ronimisraudadega saab liikuda ainult võra alguseni. Takistavad surnud oksad tuleb eemaldada käsisae ja kirve abil. Et kätte saada oksa võra ülemisest osast, kasutatakse

5...6 m pikkuse varre otsa kinnitatud oksakääre. Oksad lõigatakse 30...50 cm pikkused ja visatakse alla. Tuleb jälgida, et okste võtmisega võra väga ära ei lõhutaks. Pärast okste võtmist peaks paari aasta jooksul laskma plusspuu võra taastuda.

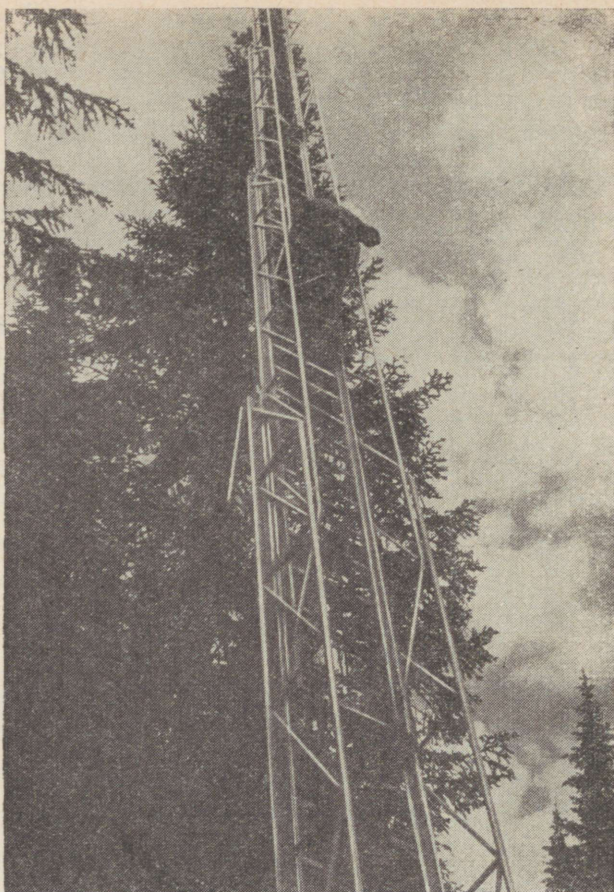
Oksad seotakse kimpu ja varustatakse lipikuga, millele on märgitud plusspuu number.

Okste varumise aeg oleneb pookimise ajast, pookimise täpsem aeg omakorda puuliigist ja vegetatsioonitingimustest ühel või teisel aastal. Üldjoontes toimub pookimine kahel perioodil: kevadel, vegetatsiooni alguses, ja suvel, ajal, kui jooksva aasta kasv on lõppenud ning pungad täielikult formeerunud.

Hariliku männi pookimisel on meie oludes osutunud sobivaimaks ajaks mai keskpaik ja mai teine pool. Kuusega on saadud paremaid tulemusi mai keskel. Lehistega tuleb alustada varem, kui oksad pole veel kasvama hakanud. Kevadisteks pookimisteks võib oksad varuda valmis varem — märtsis, aprillis. Säilitada tuleb neid jääkeldris 0...5° temperatuuri juures või, selle puudumisel, varjulises kohas lumes, kattes lume saepuru, õlgede või kuuseokstega. Halbade säilitamistingimuste korral on otstarbekam varuda oksti vahetult enne pookimist, see teeb aga töö organiseerimise keerulisemaks, sest kevadel on isegi palju töid ja oksti ei või varuda rohkem kui 1...2 päeva jaoks.



Joonis 42. Hüdrauliline redel traktoril. (Orig.)

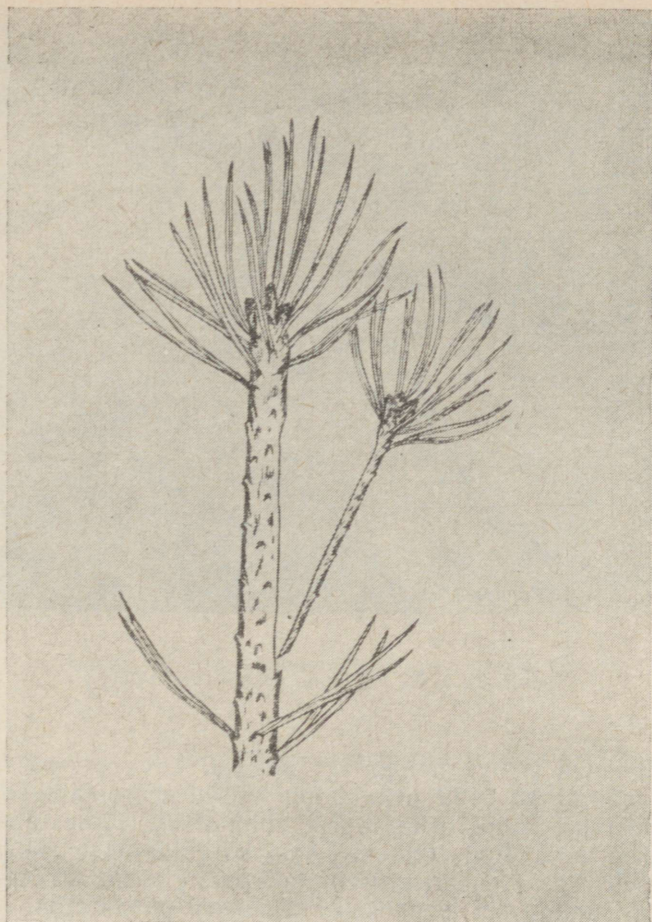


Joonis 43. Tõusmine puule hüdraulilise redeli abil. (Orig.)

Suvel on osutunud sobivamaks pookimisajaks kuusel juuli esimene pool ning männil juuli kesepaik ja juuli lõpp. Suvisteks pookimisteks varutakse pookoksad vahetult enne pookimist.

Kasutatavatest pookimisviisidest vaatlеме järgnevalt mõnda enamlevinut.

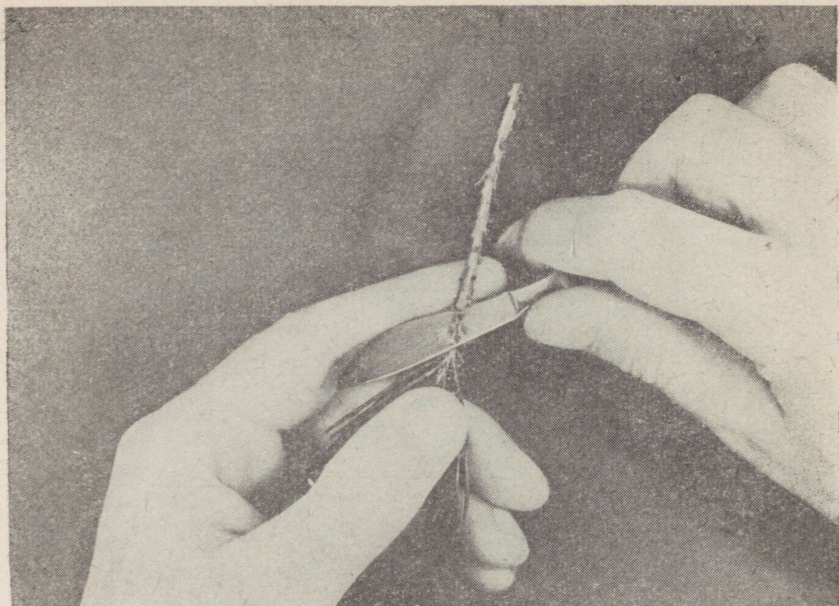
Säsi kambiumile pookimise meetod (joonis 44) on eriti viimastel aastatel järjest enam levinud väga paljudes maades. Kasvamaminek on tavaliselt suurem kui teiste meetodite kasutamisel. Efekt on tingitud töö lihtsusest ja intensiivse elutegevusega kudede suurest kokkupuutepinnast (kambium, säsi) ning nende vastastikuselt tihedast asetusest kinnisidumisel.



Joonis 44. Säsi kambiumile pookimise skeem. (Orig.)

Poogitakse kuiva ilmaga hommiku- ja õhtutundidel. Keskpäeval on vaigueritus väga tugev ja lõikepinnad kattuvad kiiresti vaiguga. Oksi võetakse säilituskohast arvestusega, et neid jätkuks üheks pookimisperioodiks (3...4 tunniks), s. o. kas hommiku- või õhtupoolikuks. Oksad lõigatakse 20...25 cm pikkusteks ja asetatakse kastidesse, kus neid hoitakse varjus kogu pookimise aja jooksul.

Pookimiseks kasutatakse 5...8 cm pikkusi 1...2 aasta vanuseid võrseid. Vastava pikkusega pookoks lõigatakse vahetult enne pookimist. Kui 1 aasta vanune võrse nõutavat pikkust välja ei anna, kasutatakse ka eelmise aasta võrset, sel juhul



Joonis 45. Lõike tegemine pookoksale. (Orig.)

tuleb külgoksad terava noaga ära lõigata. Ladvapunga lähedale jäetakse männil 10...12 okkakimpu, teised eemaldatakse käega. Selleks võetakse kinni okka tupest võimalikult võrse lähedalt ja tõmmatakse võrse tipu suunas. Edasi kõrvaldatakse okkad aluse ladvavõrselt 3...4 cm kauguseni ladvapungadest. Okkad eemaldatakse niisamuti kui pookoksal. Okastest puhastatud võrseosa peab olema veidi pikem kui vastav osa pookoksal.

Alusele jäetakse tippu ainult üks pung: külgmised kõrvaldatakse käega. Sellega on ettevalmistustööd lõppenud ja võib asuda pookelõigete tegemisele. Töö paremaks organiseerimiseks on soovitatav, et ettevalmistustööd sooritab abitööline. Sellega tõuseb tunduvalt tööviljakus — vilunud pookija teeb ainult pookelõiked, asetab pookoksa kohale ja seob kinni. Okaste kitkumine määrib tugevalt ka käsi ja nõuab nende täiendavat puhastamist enne lõigete tegemist.

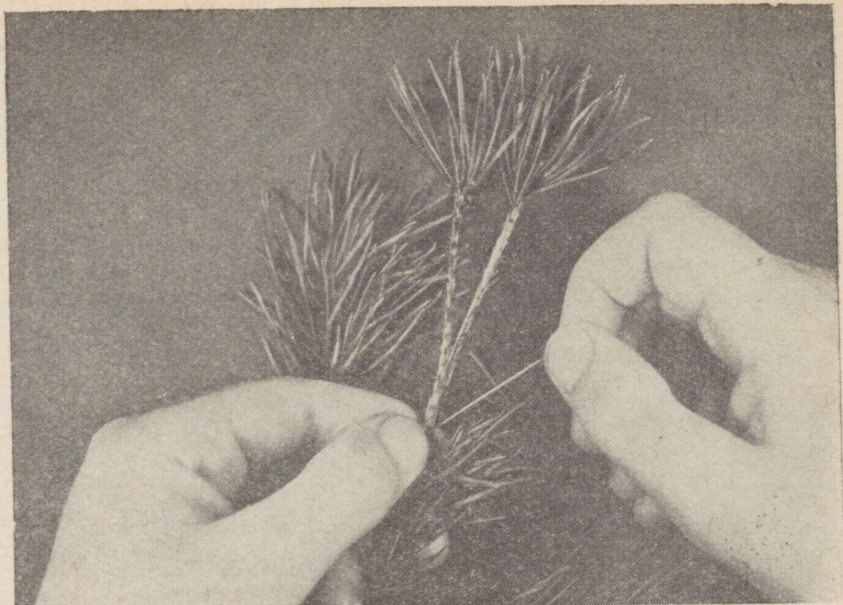
Pookelõige tehakse enne pookoksale. Oluliseks momendiks pookimisel on pookoksa alumise otsa kinnitamine. Juhul kui poogendi alumine ots on halvasti kinnitatud, ei kasva see kinni ja võib üles paindudes rebida hiljem kogu poogendi lahti. Selle vältimiseks lõigatakse pookoksa alumine ots enne pookelõike tegemist 45°-se nurga all maha. Pookelõige tehakse poogendile



Joonis 46. Ettevalmistatud alus ja pookoks. (Orig.)

piki säsi selliselt, et lõige algaks vahetult okaste alt, kust lõigatakse poolviltu säsini (lõigatakse läbi pool pookoksa läbimõõdust). Edasi keeratakse nuga paralleelseks pookoksa pikiteljega ja säsi poolitades liigutakse lõikega kuni pookoksa aluseni. Lõigata võib tera endast eemale lükates: pookoksa hoitakse vasakus käes pungaga enda suunas (joon. 45) või ka vastupidi — enda poole tõmmates. Lõiget alustatakse tera käepidemepoolse osaga, sest lõige peab olema libisev — tera ei tohi ainult ühe kohaga suruda läbi lõike, sest sellega muljutakse ja purustatakse kudesid. Lõikeks kasutatakse ära kogu tera pikkus, nii et poleks vaja vahepeal tera tagasi lükata.

Alusel lõigatakse ära kooreriba selliselt, et lõikepikkus ja laius vastaksid pookoksa lõikele (joonis 46). Enne kooreriba ärälõikamist tehakse viltune sisselõige koosse kohta, kus lõige peab lõppema. Kooreriba ärälõikamiseks painutatakse aluse võrse endast eemale, mõõdetakse pookoksa lõike abil välja lõike algus (ülemine serv) ja asetades tera võrsele, lõigatakse ära koor koos niinega, kusjuures nuga peab liikuma mööda kambiumi kihti. Õige lõike korral on lõikepind vesivalgja värvusega. Juhul kui lõige on õhuke, jääb lõikepind rohekas (lõikele on jäänud niineosa), sügava lõike korral on aga lõige mattvalge (kaasa on lõi-



Joonis 47. Pookoksa sidumine. (Orig.)

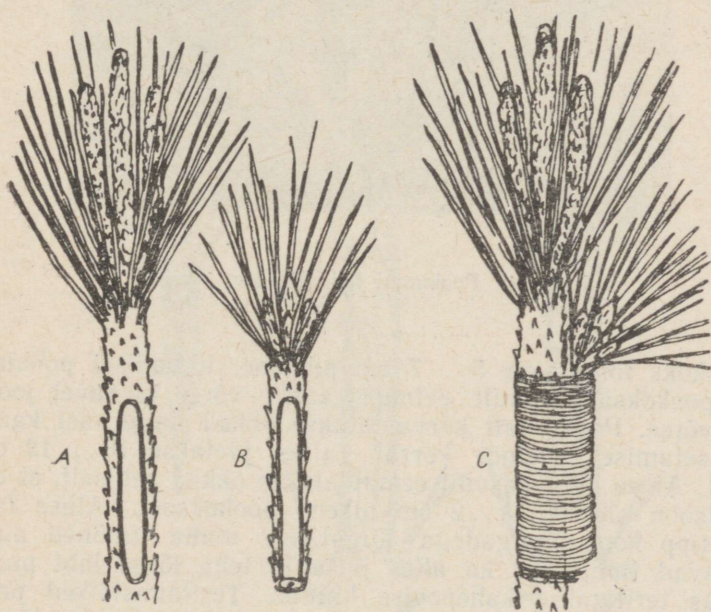
gatud puitu). Peab meeles pidama, et nimetatud lõike õigest sügavusest oleneb töö kordaminek. Lõike õige sügavuse korral jääb lõike põhjaks kambium, s. o. elavatest poolduvatest rakkudest kude.

Pookoks tuleb asetada lõikele kohe, kui lõige on tehtud, sest viivitamine võib põhjustada lõikepindade kuivamist ja kattumist vaiguga. Pookoksa alumine ots pistetakse aluse koore lõikamisel tekkinud sälku ja hoitakse vasaku käe põidla ja nimetissõrme abil kohal ning parema käega seotakse paari lõngakeeruga kinni (joonis 47); vasaku käega hoitakse pookoksa lõige aluse lõikel ja kinnitatakse kogu pikkuses harvade lõngakeerudega. Pärast seda tehakse lõngaga tihe side: lõnga keerutatakse ümber pookoksa ja aluse ülevalt alla. Side peab olema nii tugev, et lõikepinnad oleksid tihedalt vastamisi surutud. Side ei tohi aga koesse sisse soonida. Sidumisel tuleb vasaku käega toetada alust nii, et seda võimalikult vähe liigutataks. Sidumise lõpetamiseks enne viimast pöoret viiakse vasaku käe põial ja nimetissõrm lõnga alla ja parema käega pistetakse lõnga ots eelmise keeru alt läbi vasakusse kätte. Pareмага hoitakse lõnga, et see lahti ei läheks, ning vasakuga tõmmatakse sõlm kinni. Side kaetakse pookvaha või plastiliiniga. Lõnga asemel on otstarbekas kevadisel pookimisel kasutada kummiribasid. Sel korral seotakse alt

üles, nii et iga järgmine keerd osaliselt katab eelmist ja lõpetatakse üleval. Kumm peab vähemalt neli nädalat päikese käes vastu pidama. Suvisel pookimisel tavaline kumm ei kõlba, sest ta laguneb liiga ruttu. Lõnga asemel võib kasutada leukoplasti või plastikaadiriba, viimane kaetakse ka pookvaha või plastiiniga.

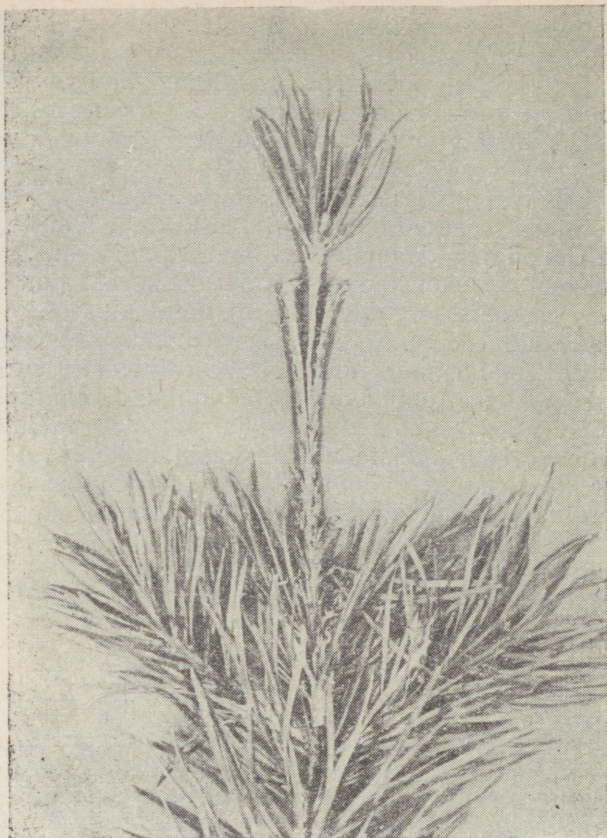
Kui pookoks on väga peenike ja nõrk, soovivad Leningradi MTUI töötajad kasutada eelkirjeldatud pookimise asemel meetodit kambium kambiumile (joonis 48). Erinevalt eelmisest ei tehta pookoksale lõiget piki säsi, vaid piki kambiumi (lõigatakse ära koore ja niine riba nii nagu alusel).

Ladvalõhesse pookimine (joonis 49) on andnud meil suhteliselt halvemaid tulemusi, sest intensiivse elutegevusega kudede kokkusattumine on juba vähimagi ebatäpsuse juures väikese tõenäosusega. Kui aluse ja pookoksa läbimõõdud on niivõrd erinevad, et eelmiste viiside kasutamine muutub võimatuks (aluse lõige tuleb tunduvalt laiem kui on pookoksa lõige), tuleb nimetatud meetodit paratamatult kasutada.



Joonis 48. Pookimine kambium kambiumile:

A — alus; B — pookoks; C — valmis poogend. (Girgidovi ja Dolgolkovi järgi.)



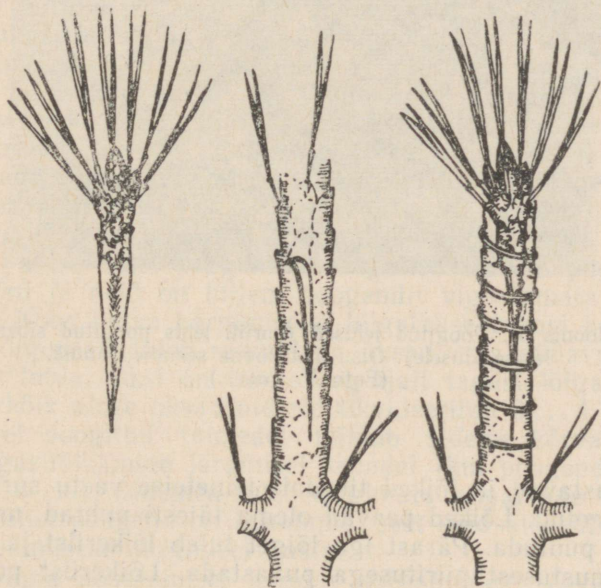
Joonis 49. Pookimine ladvalõhesse. (Orig.)

Pookoks lõigatakse 5...7 cm pikkune. Kevadisel pookimisel sobib pookoksaks ainult eelmise aasta võrse ja suvel jooksva aasta võrse. Pookoksalt kõrvaldatakse okkad nagu säsi kambiumile asetamise meetodi korral (alles jäetakse 10...12 okkakimpu). Aluse ladvakasvult eemaldatakse okkad selliselt, et okkavaba tsoon oleks 1,5...2 cm pikem pookoksast. Aluse ladva võrse tipp koos pungadega lõigatakse maha (mõned autorid soovivad tipupunga ka alles jätta ja teha lõige läbi punga). Pookoks teritatakse kahepoolse kiiluna. Teritamislõiked peavad algama ühekõrguselt (võimalikult okaste lähedalt) ja lõppema pookksa aluse keskel. Vastavalt kiilu pikkusele lõhestatakse aluse latv, kusjuures lõige peab minema läbi säsi ja olema veidi pikem, kui on pookksa kiil. Pookoks asetatakse lõhesse selli-

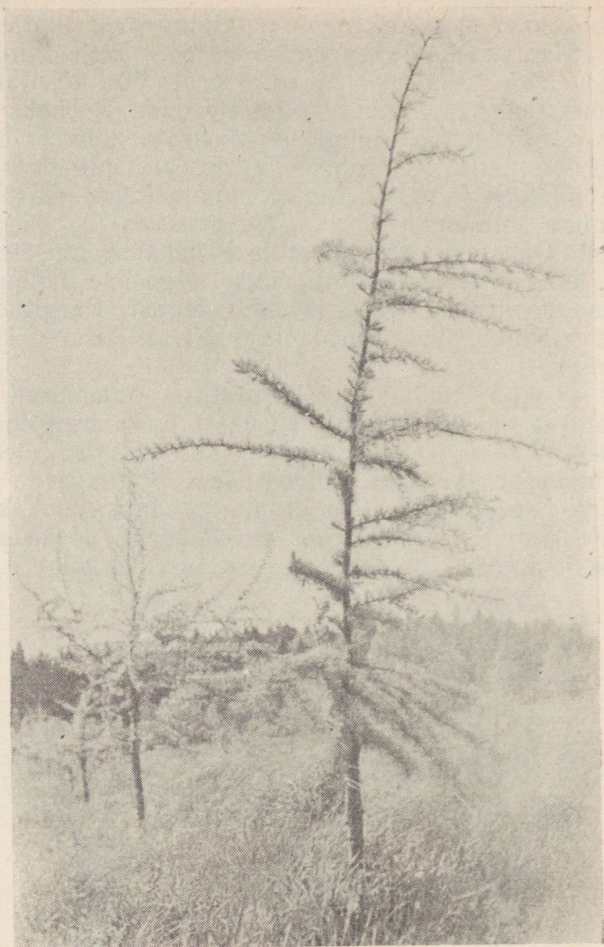
selt, et pookoksa ja aluse kambiumikihid ühelt küljelt jääksid vastamisi. Sidumistehnika sarnaneb eespool kirjeldatuga.

Külglõhesse pookimist (joonis 50) kasutatakse siis, kui alus on pookoksast tunduvalt jämedam. Pookoks valmistatakse ette nagu eelmisel juhul. Pookoksale tehakse kaks piki-lõiget, mis on teineteise suhtes nurga all, nii et moodustuks 3...4 cm pikkune kiiluosa. Alusel puhastatakse okastest ladva-võrse alumine kolmandik (5...6 cm ulatuses) ja kõrvaldatakse külgpungad. Okastest puhastatud osas tehakse alusele tangent-siaallõige kuni kambiumikihini. Lõike tegemise hõlbustamiseks kallutatakse pookealuse võrse kergelt tagasi. Kergitades koort, asetatakse tekkinud lõhesse pookoksa kiil selliselt, et kambiumid jääksid kohakuti.

Millist pookimisviisi ka ei kasutataks, tulemused sõltuvad suures ulatuses töö kvaliteedist, kiirusest ja ka poogitud taimede hooldamisest. Peale pookimisviisi ja selle tehnilise teostuse on olulise tähtsusega ka meteoroloogilised tingimused pookimise ajal ja pärast seda, aluste ja plusspuude vanus, pookokste kvaliteet jne. Pookimisel tuleb jälgida, et lõiked nii pookoksal kui ka alusel oleksid siledad, tehtud ühe tõmbega, et lõigete mõõtmed



Joonis 50. Pookimine külglõhesse. (Thümmleri ja Hoffmanni järgi.)



Joonis 51. Poogitud lehised (kuriili lehis poogitud siberi lehise alusele). Oisu metskonna seemneistandik.
(Foto H. Paves.)

oleksid vastavad ja lõiked tihedalt teineteise vastu surutud ning kindlalt seotud. Lõiked peavad olema täiesti puhtad, neid ei tohi ka käega puutada. Pärast iga lõiget tuleb lõikeriist ja käed vaigust ja mustusest piiritusega puhastada. Lõikeriist peab olema hästi terav: kasutatakse skalpelle, pookimisnuge või ka žiletiteri. Pookimisnoaga tehakse ainult pookelõiked, kõik muud lõiked aga tavalise aianoaga.

Töövahenditena on pookimise juures vajalikud: 1) aianuga okste lõikamiseks; 2) pookimisnuga, skalpell või žiletid pooke lõigete tegemiseks (1 žiletiga võib teha umbes 20 lõiget); 3) kaks puhast lappi — üks aluste, teine lõikeriista puhastamiseks; 4) piiritus lõikeriista puhastamiseks; 5) vesi aluste puhastamiseks; 6) sidumismaterjal (villane lõng, kummiribad, plastiikat jne.); 7) plastiliin või pookvaha; 8) kast pookokste ja tööriistade jaoks; 9) esmaabivahendid (side, jood); 10) vahendid nugade teritamiseks (jämedam ja peenem tahk, rihm); 11) lipikud poogendite tähistamiseks ja 12) pooketööde žurnaal (vt. lisa 2).

Väga oluline on poogitud taimede hilisem hooldamine. Poogendite nõrka kasvu või isegi täielikku hukkumist põhjustab sageli hooldustööde puudulikkus. Et parandada pookoksa toitmist aluse poolt, on tihti kohe pärast pookimist vaja kärpida aluse külgoksi. Kõrvaldada ei tohi rohkem kui üht kolmandikku külgokstest, sest aluse okste liigne kärpimine tingiks tugeva disproportsiooni võra ja juurte vahel. Kevadise pookimise puhul esineb oht, et side hakkab aluse jämenemisel sisse soonima. Kumm laguneb tavaliselt umbes 3...4 nädala jooksul ja sissesoonimise ohtu ei teki. Teiste materjalide kasutamisel tuleb tavaliselt nelja nädala möödudes side kõrvaldada. Selleks lõigatakse side ettevaatlikult poogendi vastasküljelt läbi. Lõnga kasutamisel peab jälgima, et ükski keerd terveks ei jääks. Kui on näha, et kokkukasvamine on veel nõrk, tuleb siduda täiendava sidemega. Koos sidemete eemaldamisega on tarvis ka aluseid tagasi lõigata. Säsi kambiumile, kambium kambiumile ja külglõhesse pookimisviiside kasutamisel lõigatakse tagasi aluse ladvakasv, jättes järele umbes 5 cm pikkuse tüüka. Juhul kui ladva tagasilõikamisega jäädakse hiljaks, langeb tunduvalt poogendi juurdekasv. Tavaliselt moodustab alus lõikekoha lähedal hulgaliselt lisapungi. Nende ilmumisel lõigatakse hiljem maha ka tüügas. Lõigates aluse kohe poogendini tagasi, tekivad pookimiskohal lisapungad ja neid on hiljem poogendit vigastamata raske kõrvaldada. Koos ladva kärpimisega lõigatakse tagasi ka külgokste tipud. Kõigepealt tuleb eemaldada oksad, mis püüavad moodustada uut latva. Oksi on tarvis aeg-ajalt tagasi lõigata arvestusega, et kõik aluse oksad oleksid likvideeritud 3...4 aasta jooksul. Suvel poogitud taimedel toimub sideme kõrvaldamine ja aluse tagasilõikamine järgmisel kevadel (kui poogend on kasvanud 2...3 cm). Sidemed tuleb tingimata eemaldada ka neil taimedel, millel poogend on hukkunud, sest neid aluseid saab kasutada pookimiseks järgmisel aastal.

Maapinna hooldamisel taimlas kobestatakse reavahesid. Taimede vahed ja 15 cm laiune riba mõlemal pool taimi jäetakse kobestamata. Kobestamata ribalt kõrvaldatakse suuremad umbrohud käega. Et soodustada alustel tihedama juurestiku moodus-



Joonis 52. Sideme sissesoonimise tõttu vigastatud tüvi.
(Orig.)

tumist, lõigatakse nende juured 15 cm kaugusel tüvest terava labidaga läbi. Seda tehakse augustis pärast vihma, kui muld on niiske. Taimi ei kaevata välja varem kui kaks aastat pärast pookimist.

4. OKASPUUDE PALJUNDAMINE PISTOKSTEGA

Okaspuude pistokste juurdumine on raske ja aeganõudev. Seni on seda kasutatud põhiliselt mitmete liikide dekoratiivvormide paljundamisel (elupuud, kadakad, tsuuga jt.). Esimesena

(1848. a.) käsitles okaspuude (lehiste) paljundamist pistokstega V. Gubeck. Varasematest töödest tuleks veel nimetada N. Burõi (Бурый, 1901) ja N. Kitšunovi (Кичунов, 1898) uurimusi.

Seoses mitmesuguste kasvustimulaatorite kasutuselevõtmi-sega 1930-ndatel aastatel elavnes huvi okaspuude pistokstega paljundamise vastu. Suhteliselt häid tulemusi saavutati jugapuude, nulgude, kuuskede jt. okaspuude pistikute juurdumisel. Tulemusi ei andnud katsed hariliku männiga; samal ajal kui teiste männi-liikidega (seedermand, valge mänd, mägimänd) olid katsed täiesti rahuldavad. Sellest perioodist tuleks eriti nimetada D. Komissarovi (Комиссаров, 1938), L. Pravdini (Правдин, 1938) ning N. Vehhovi ja M. Iljini (Вехов, Ильин, 1934) töid. Ulatuslikumalt on käsitletud okaspuude pistokstega paljundamist viimastel aastakümnetel. Põhjalikumad on A. Severova (Северова, 1958), D. Komissarovi (Комиссаров, 1964) ja M. Dokutšajeva (Докучаева, 1962, 1967) tööd.

Kogutud materjali alusel võib väita, et pistokste juurdumisel avaldavad mõju põhiliselt järgmised olulisemad faktorid: puu-liik, emataime vanus, pistokste võtmise aeg, stimuleeriv aine (ka selle kontsentratsioon ja töötlemise aeg), välistingimused juurdumise ajal (temperatuur, õhu ja substraadi niiskus, substraadi aeratsioon, koostis, mikroorganismid jne.).

Juurdumiseks sobivaid tingimusi saab luua kasvuhoonetes ja lavades. Okaspuude juurdumiseks on osutunud sobivamaks kaks lava tüüpi, nn. alumise õhukihiga lavad (Северова, 1958) ja kantavad lavad (Докучаева, 1967). Esimeste omapäraks on see, et süvendi põhjast 30 cm kõrgusele ehitatakse laudadest põrand, kusjuures õhu paremaks liikumiseks on laudadesse augud puuri-tud. Põrandalune õhukiht on ühendatud välisõhuga tõmbetoru kaudu. Põrand kaetakse kiviklibu kihiga (4...5 cm), see oma-korda turbasamblaga. Sellele asetatakse 10 cm tusedune segu-kiht (näiteks liiva ja turba segu vahekorras 2:1), mis kaetakse 3...4 cm tuseduse puhta liiva kihiga. Kaugus liiva pinnast lava-raami klaasini peab esiseinal jääma 15...18 cm, tagaseinal 20...23 cm. Suurem vahekaugus pole vajalik, sest sellega vähe-neb õhuniiskus. Nimetatud lava tagab hea aeratsiooni, mis on eriti tarvilik seoses hingamise intensiivistumisega juurte moodustumise perioodil.

Väga ökonoomsed ja paljudele liikidele sobivad on ka nn. edasikantavad lavad, mille positiivse küljena võib märkida veel asjaolu, et pärast pistokste juurdumist ei pruugi taimi kohe ümber istutada, vaid nad jäävad juurdumiskohale ning lava viiakse mujale. Lava valmistatakse 30...40 mm paksusega laudadest pikkusega 4...6 m ja laiusega vastavalt ühele stan-dardsele lavaraamile.

Lava asukoht tuleb valida selline, et ta oleks kaitstud tugeva päikese ja tuulte eest ning lähedal asuks veevõtukoht (kastmi-

seks). Kaitseks päikese ja tuule eest on otstarbekas asetada lavad heki või pöösaste varju. Hekk peaks olema umbes 2 m kõrgune ja asuma risti valitsevatele tuultele. Lava peaks asuma kõrgendikul, et vältida üleliigset vihma- ja lumesulamist. Lava pikem külj asetatakse ida—lääne suunas, nii et madalam külj jääb põhja poole. Raami kallak jäetakse 4...5°. Suurem kallak võib põhjustada lava ebahühtlast valgustamist. Lava alla kaevatakse 18...20 cm sügavune süvend, mis täidetakse toiteseguga. Viljaka mulla korral võib kuuskedel ja nulgude puhul kasutada segu, milles on $\frac{2}{3}$ mulda, $\frac{1}{3}$ hästikõdunenud lehtede komposti või turbapuru. Elupuule, lehistele, kadakatele ja mändidele segatakse 3 osa kompostmulda 1 osa peenendatud turba või liivaga. Segu valatakse süvendisse umbes 15 cm tuseduse kihina, tasandatakse ja kaetakse 3...4 cm tuseduse substraadikihi. Substraadiks võib olla jõeliiv või peenendatud turvas segus liivaga (1:2). Ettevalmistatud lava kastetakse ja suletakse raamiga.

Pistokste võtmisel tuleb arvestada, et kergemini juurduvad nooremalt puudelt ja kord juba vegetatiivsel teel paljundatud puult saadud pistoksad.

Pistikud lõigatakse võra perifeersest osast. Kuuskedel, nulgudel ja lehistel võetakse pistikud 2...8 cm pikkused, kadakatel, tsuugadel kasutatakse lühikesi, 1,5...3 cm pikkusi pistikuid. Kolme- ja viieokkalistel mändidel on lehestikute pikkus üheaastase võrse pikkusest, kuid ei ületa 10 cm, valge männi võrsed on suhteliselt pikad ning peened ja pistikud võetakse kuni 12 cm pikad.

Stimulaatoritena kasutatakse kõige sagedamini heteroauksiini, naftüüläädikhapet ja kaaliumpermanganaati. Pistikute töötlemisel stimulaatoritega kasutatakse järgmisi viise:

- 1) pistikute alumiste otste leotamine vesilahuses;
- 2) lühiajaline kastmine piirituslahusesse;
- 3) mõjutamine pulbriliste kuivsegudega.

Vesilahuste valmistamisel peab arvestama, et heteroauksiin ja naftüüläädikhape lahustuvad toatemperatuuriga vees väga halvasti, kergesti lahustuvad nad kuumas vees. Lahustamiseks segatakse näiteks 100 mg ainet 200 cm³ kuuma veega ning hiljem lahjendatakse vastava kontsentratsioonini. Lahus valmistatakse samal päeval, kui toimub pistikute töötlemine. Pimedas ja jahedas ruumis ning kindlalt suletud nõus säilib lahus 3...5 päeva. Männil, elupuul, lehisel ja kuusel kasutatakse kontsentratsiooni 100 mg 1 liitri vee kohta (0,01%). Töötlemise aeg on kuusel 18 tundi, männil, elupuul ja lehisel 24 tundi. Kaaliumpermanganaat avaldab positiivset mõju kuusele, küpressile ja poolküpressile. Kasutatakse kontsentratsiooni 0,005%. Pistikute töötlemiseks valatakse lahus 1...2 cm kihina email- või klaasnõusse. Pisti-

kud seotakse 10...20-kaupa kimpu ja pistetakse alumiste ots-
tega lahusesse.

Lahuse kontsentratsiooni valimisel tuleb arvestada ka pisti-
kute puitumise astet ja õhu temperatuuri ning niiskust töötle-
mise ajal. Kõrgel temperatuuril (üle 25°) ja madala suhtelise
õhuniiskuse juures (40...50%) tuleb kontsentratsiooni vähenda
(30...40%).

Pulbriliste kuivsegude valmistamiseks segatakse kristalset
stimulaatorit talgi või puusõega. Piirituslahuse valmistamiseks
võetakse 2 mg ainet 1 cm³ 48%-lise viinpiirituse kohta. Lahu-
sesse kastetakse pistikute alumised otsad mõneks sekundiks.
Meetod on lihtne, kuid tulemused pole sageli nii efektiivsed kui
vesilahuste kasutamisel.

Okaspuid asetatakse juurduma põhiliselt kolmel ajal: 1) vara-
kevel, tavaliselt mai alguses, kasutades eelmise aasta võrseid;
2) suvel — kasutatakse jooksva aasta täielikult puitumata võr-
seid; 3) hilissügisel ja talvel kasvuhoones. M. Dokutšajeva
(Докучаева, 1967) soovib kuuske, nulgud, mändi, tsuugat ja
ebatsuugat asetada juurduma varakevel ja sügistalvel, lehist
roheliste poolpuitunud võrsetega suvel, kadakat, elupuud jt. nii
varakevel, sügistalvel kui ka suvel. D. Komissarovi (Комис-
саров, 1964) järgi tuleks siberi lehist, harilikku mändi, harilikku
kuuske ja jugapuud asetada juurduma suvel poolpuitunud võrse-
tena, elupuud aga talvel eelmise aasta võrsetena.

Kuuskede, nulgude ja mändide pistikud torgatakse substraati
1...1,5 cm sügavuselt vahedega 5×10 cm (lehisepistikud 5×8
või 5×5 cm, kadakad, tsuuga, jugapuu 5×3 cm). Enne istuta-
mist kastetakse liiv märjaks ja markeeritakse istutuskohad. Istu-
tamise ajal avatakse raamid järk-järgult, lahti hoitakse ainult
seda raami, mille alla istutatakse. Kui raamialune on täis istu-
tatud, raam suletakse. Selgete, päikesepaisteliste ilmade korral
asetatakse pistikud juurduma varahommikul või õhtutundidel.
Pärast istutamist pistikuid ettevaatlikult kastetakse, sest märg
liiv kinnitab pistikuid paremini.

Pistikute juurdumise erinevates faasides on suur tähtsus
õigete keskkonnatingimuste loomisel. Olulised tegurid on siin
ümbritseva keskkonna vee-, õhu-, valgus- ja temperatuurirežiim.
Varakevadelisel juurduma asetamisel on tavaliselt küllaldaselt
valgust ja niiskust, kuid vähe soojust. Suvel võib puudus olla
niiskusest, kuna valgust ja soojust on küllaldaselt. Lavade vas-
tava hooldamisega tuleb luua juurdumiseks võimalikult optimaal-
sed tingimused.

Üks olulisemaid tingimusi on lavade veerežiimi reguleeri-
mine. Kevadel tuleb lavasid kuivade ilmade korral iga päev
kasta, niiskete ja vihmaste ilmade korral aga kolm-neli korda
nädalas. Kastmismäär on umbes 2...3 liitrit 1 m² kohta. Pide-
valt sombuste ja vihmaste ilmade korral kastmine katkestatakse.

Kuumade ilmade saabumisel (juunis-augustis) tuleb kasta kolm-neli korda päevas. Kastma peab madalalt pihustajaga, et pistikuid välja ei uhutaks. Juurte moodustumisel tuleb kastmist vähendada ja substraadi niiskust hoida piires analoogiliselt avamaaga. Pärast juurte moodustumist võib üks kord nädalas kastmisvette lisada väetisi, võttes ühe ämbri kohta 10 g superfosfaati, 10 g ammoniumsalpeetrit ja 5 g kaalisoola.

Temperatuur peab lavas olema enam-vähem ühtlane. N. Dokutšajeva (Докучаева, 1967) järgi on paljudele liikidele (kuused, männid, fraseri ja siberi nulg, siberi lehis, kadakas) optimaalne temperatuur 16...18°. Ebatsuuga, palsaminulg, kanada tsuuga, euroopa lehis nõuavad 18...20°. D. Komissarov (Комиссаров, 1964) on saanud häid tulemusi tunduvalt kõrgemal temperatuuril (harilik kuusk 22...26°; siberi lehis 23...28°, harilik mänd 24...30°, harilik jugapuu 21...26°).

Juurdumise ajal peab lavas olema ühtlane hajutatud valgus. Selleks kaetakse raamid laastudest või hõredast riidest (kotiriidest) kilpidega. Klaase võib ka kriidiga kergelt valgendada. Kestvate sombuste ilmadega vari kõrvaldatakse. Õhustamiseks on vaja raame aeg-ajalt lahti hoida. Ajal, kui juured on hakanud moodustuma, tõstetakse esialgu iga teise raami üks serv 10...15 cm kõrgusele ja hoitakse avatult 20...30 min. Edaspidi tõstetakse raame järjest kõrgemale ja jäetakse lahti pikemaks ajaks — olenevalt välisõhu temperatuurist ja tuule tugevusest. Lõpuks raamid eemaldatakse, seda tehakse pilves ja tuulevaikse ilmaga. Lavad kaetakse seejärel kilpidega, mis hoitakse lavadel külmade saabumiseni.

D. Komissarovi andmetel on juurdumise aeg okaspuudel suhteliselt pikk. Näiteks juurdub harilik mänd 63...77 päevaga, siberi lehis 57 päevaga, harilik kuusk 67 päevaga (suvisel juurduma asetamisel).

Kasvuhoonetes on püsiva temperatuuri ja niiskuse hoidmine lihtsam. Pistikute kasvatamise agrotehnika sarnaneb üldiselt lavades kasutatavaga. Riiulile asetatakse 8...10 cm kihina toitesegu ja sellele 3...4 cm kihina substraat. Toitesegu koosneb kompostmullast, millega segatakse $\frac{1}{3}$ osa peenendatud turvast. Substraadiks kasutatakse liiva või liiva ja turbapuru segu.

Okaspuude paljundamine pistokstega on meie tähtsamate puuliikide (mänd, kuusk) puhul raske ja tulemused sageli kesised, ka on juurdunud pistikud esialgu palju aeglasema kasvuga kui poogendid. Pistikutega paljundamine on tähtis mitmete vormide, eriti nn. pungavariatsioonide paljundamisel. Seemneistandike rajamisel kasutatakse tänapäeval pookimist. Tulevikus, vastavate meetodite ja abinõude rakendamisel, võib nimetatud meetod kasutamist leida ka seemneistandike rajamisel.

5. VEGETATIIVSETE SEEMNEISTANDIKE RAJAMINE JA HOOLDAMINE

Vegetatiivse seemneistandiku rajamisel on esimeseks ülesandeks sobiva asukoha valimine. Asukoha valikul tuleb kõigepealt lähtuda isolatsiooninõudest — läheduses ei tohi olla sama liigi õitsvaid puistuid. Tuultolmlejade puuliikide tolmu võib soodsate ilmadega levida väga kaugele. Hariliku männi tolmu kandub isegi sadade kilomeetrite kaugusele ja näiteks meie vabariigis pole võimalik leida kohta, kus on garanteeritud absoluutne isolatsioon. Massiliselt ei levi õietolmu tavaliselt kaugemale kui 1 km. Tingituna sellest on Rootsis ja teistes Skandinaaviamaades kehtestatud nõue, et vegetatiivsed seemneistandikud ei tohi asuda sama liigi puistutele lähemal kui 1000 m (Lindquist, 1956); samasugune nõue on kehtestatud ka 1965. a. Nõukogude Liidus väljaantud juhendis. Mitmed autorid (Rohmeder, Schönbach, 1959; Jakuszewski, 1963; Гайлис, 1964; Przybylski, 1965) on arvamisel, et isolatsioon on küllaldane, kui sama liigi puistuid ei ole kuni 300 m kaugusel vegetatiivsest seemneistandikust. Sel korral on tarvis seemneistandik ümbritseda teistest liikidest võõrdiga (laius 20...30 m). Võõrdi rajamiseks tuleb kasutada kiiresti kasvavaid lehtpuid. Hoiduda tuleb liikidest, mis võivad olla vaheperemeheks istandikus kasvatataval liigil esinevatele seenhaigustele (nagu haab männile jt.).

Seemneistandiku alla võetava maa-ala pindala arvestamisel on aluseks majandi seemnevajadus ja loodetav seemnesaak (okaspüudel umbes 10 kg hektari kohta). Otstarbekas on kontsentreerida seemneistandikud suuremale alale, kus on parem töid organiseerida ja mehhaniseerida. Suuremate seemneistandike rajamine tuleb ka suhteliselt odavam (tarastamine, teede ehitus jne.). Oluline on, et seemneistandik asuks teede lähedal ja läheduses oleks saadaval ka tööjõudu. Kasvukoht ei pruugi eriti viljakas olla. Muld peaks vastama antud liigi II...III boniteedi kasvukohale. Tuleb jälgida, et poleks tegemist kohaga, kus esinevad sageli öökülmad, sest need rikuvad paljudel liikidel õisi ning seemnekandvus langeb tunduvalt. Maa-ala peab võimaldama täisharimist ja mehhanismidega töötamist. Nimetatud nõuetele vastavad kõige enam metsamajanditele üleantud vähetootlikud põllumaad. Metsamaadel tuleb kannud eelnevalt juurida. Maaharimine algab sügiskünniga. Olenevalt kamardumise astmest järgneb kevadel randaalimine ja kultiveerimine või nõrgalt kamardunud muldadel ainult kultiveerimine.

Seemneistandike rajamiseks võib kasutada kahesugust moodust: 1) taimlas või kasvuhoones poogitud taimed istutatakse ümber seemneistandiku maa-alale, 2) alused istutatakse seemneistandiku maa-alale ja poogitakse sobivate mõõtmete saavutamisel.



Joonis 53. Lehise vegetatiivne seemneistandik Soomes. (Orig.)

Esimese meetodi eeliseks on väärustööde lihtsam organiseerimine, paremad töötingimused aluste kasvatamisel, pookimisel ja poogitud taimede hooldamisel. Seetõttu on ka kordaminek pookimisel tunduvalt parem. Negatiivseks küljeks on küllaltki tülikas poogitud taimede transport, eriti nende liikide puhul, mida tuleb ümber istutada koos mullamättaga (näit. männ).

Poogitud taimede istutamiseks maa-ala eelnevalt markeeritakse. Istutuskohtade paigutamisel tuleb arvestada puuliigi kasvukiirust ja mullaviljakust. Mida kiiremaks kasvulisem on liik ja viljakam muld, seda hõredamalt poogitud taimed (või ka juurdunud pistikud) istutatakse. Harilikul männil ja kuusel kasutatakse tavaliselt seadu 5×5 m, seega 400 taime ühe hektari kohta.

Lehistel ja kiirekasvulistel lehtpuudel on paigutus hõredam (näit. 6×6 või 7×7 m). Tihedam sead võimaldaks esialgu suuremaid seemnesaake, kuid lühikese aja möödudes tuleb hakata hõreda seisu säilitamiseks puid välja raiuma. Kontrolli plusspuude omaduste üle pole veel lõpetatud ja võib juhtuda, et raiutakse välja paremad kloonid. Istandikku pole mõtet rajada ka liiga hõredalt, sest see põhjustab esimesel kasvuperioodil vähest seemnete hulka pinnaühikult.

Enne poogitud taimede istutamist tuleb koostada täpne kloonide paiknemise skeem istandikus. Seemneistandiku rajamisel tuleb arvestada, et mida rohkem on kloone (plusspuid), seda paremad on võimalused risttolmlemiseks. Väga suur kloonide arv teeb aga rajamistööd keeruliseks. Tavaliselt piirduakse 10...20 klooni kasutamisega. Skeemi koostamisel tuleb silmas pidada, et ühe klooni esindajad asuksid üksteisest võimalikult kaugel. Soovitatud skeemidest on osutunud praktiliseks ja otstarbekaks W. Langneri ja K. Sterni (1955) skeem. Selle põhimõte seisab selles, et iga järgnev rida algab klooniga, mille number saadakse eelmise rea esimese klooni numbrile kolme liitmisega.



Joonis 54. Hariliku männi vegetatiivne seemneistandik Õisu metskonnas. (Orig.)



Joonis 55. Kloon *E-5* Kambja seemneistandikus. (Orig.)

Tähistades kloonid numbritega 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9 ja 10 (kümne kloonid korral), näeks skeem välja järgmine:

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
4	5	6	7	8	9	10	1	2	3
7	8	9	10	1	2	3	4	5	6
10	1	2	3	4	5	6	7	8	9
3	4	5	6	7	8	9	10	1	2
6	7	8	9	10	1	2	3	4	5
9	10	1	2	3	4	5	6	7	8
2	3	4	5	6	7	8	9	10	1
5	6	7	8	9	10	1	2	3	4
8	9	10	1	2	3	4	5	6	7
1 jne.									

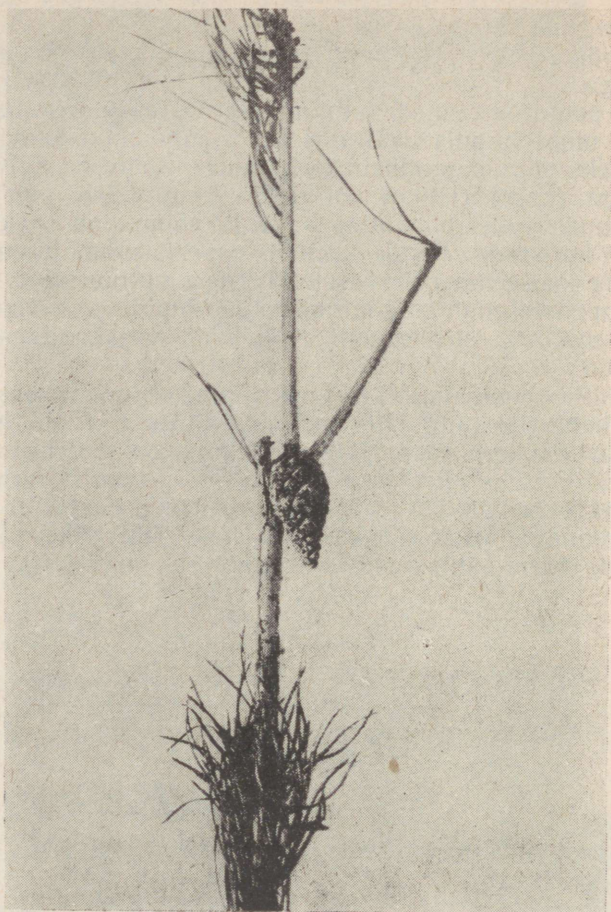
Iga poogitud taime tüvele kinnitatakse etikett plusspuu numbri- ja istandiku kohta koostatakse ka täpne plaan kloonide lõpliku paigutusega.

Pärast poogitud taimede istutamist külvatakse seemneistandiku maa-alale umbrohtumise vältimiseks ja maa-ala ökonoomsemaks kasutamiseks põllumajanduslikke kultuure. Sobiv on külvata koos katteviljaga (kaer) ristikut või ristiku segu teiste põldheintega. Kaugus puude vahel on küllalt suur ja võimaldab saaki mehhanismidega koristada. Ristik avaldab positiivset mõju mullale ja selle kaudu ka seemnekandvusele. Teistest kultuuridest võib soovitada happelistel muldadel mitmeaastast lupiini ja karbonaatsetel muldadel mesikat, mis samuti avaldavad viljakandvusele positiivset mõju.

Edaspidine hooldamine seisneb peamiselt aluse okste lõikamises ja kahjurite ning haiguste tõrjes. Aluse oksad lõigatakse tagasi paari esimese aasta jooksul. Suuremate metsloomade kahjustuste vältimiseks piiratakse istandik võrktraadist taraga. Tara peab olema vähemalt 2,5 m kõrgune (põtrade vastu) ja alt tihedalt maapinnaga liituma (jäneste vastu). Tihti rikuvad poogen- deid hiired. Hiirte kahjustuste ärahoidmiseks on soovitatav maapind



Joonis 56. Heina koristamine Oisu metskonna seemneistandikus. (Orig.)



Joonis 57. Hiirte poolt kooritud hariliku männi poogend.
(Orig.)

ümber taimede katta lüditud männikäbidega. Männipoogendeid kahjustavad meil sageli kilptäid. Tõrjeks tuleb taimi pritsida kevadel 0,1...0,15% oktametüüli vesilahusega või 0,2...0,3%-lise karbofossi vesilahusega. Teiste kahjurite või kahjustuste korral rakendada vastavaid abinõusid.

Edaspidi on olulisemaks tööks poogendi võra kujundamine selliselt, et poogend ei kasvaks väga kõrgeks (raskendab viljade varumist) ja moodustaks laiuvu võra, sest mida suurem on võra, seda rohkem kannab ta ka vilja. Võra kujundamisel tuleb jälgida, et valgust saaksid ka võra alumised oksad. Võra kujundami-

sega alustatakse okaspuudel umbes 6 aastat pärast pookimist (kui poogendi pikkus on umbes 1 meeter). Männil kõrvaldatakse esimestel aastatel peavõrse keskmine pung ja lühendatakse võrseid, mis peavõrse funktsioonid endale võtavad. A. Hirovi (Хиров, 1964) andmetel suurendas peavõrse äralõikamine männil viljakandvate puude protsenti umbes 2 korda. Liiga tiheda võra korral tuleb osa oksa välja lõigata; liiga pikaks kasvavatel okstel kärbitakse tipukasve. Lõikamisega tuleb võrale anda kergelt püramidaalne või koonusjas kuju, sellega soodustatakse pikema võra säilimist. Juhul kui mõni alumistest okstest kuivab, tuleb ta eemaldada. Alusest pärinevad ja alumised oksad (kuni 50 cm kõrguseni maapinnast) kõrvaldatakse. Okaspuid soovistatakse lõigata talvel — märtsis. Mändi võib lõigata ka suvel (pärast õitsemist, kui noored käbikesed on nähtavad). Lõigatakse teravate aiakääridega, jämedamad oksad saetakse. Poogendi lõikamisest saadud võrsed on otstarbekas ära kasutada pookokstena. Nagu näitavad kogemused, lähevad nn. sekundaarsed pookoksad paremini kasvama kui vana plusspuu võrast toodud oksad; nad on ka tunduvalt jämedamad, tugevamad ja lõigete tegemine on kergem. J. Azniji (Азние, 1962) andmetel on tavalistes



Joonis 58. Punaka männivaablase poolt kahjustatud hariliku männi poogendid.
(Orig.)



Joonis 59. Viljakandvuse stimuleerimiseks allapainutud okstega ebatsuuga seemneistandikus Tšehhoslovakkias. (Foto H. Paves.)

männi seemnepuistutes viljakandvus väetamisel NPK kompleksväetisega, väetisnorm \dot{a} 60 kg toimeainet hektari kohta, tugevalt tõusnud (kåbisaak suurenes 4...5 korda). A. Hirovi (Хиров, 1965) järgi tõstab viljakandvust tunduvalt superfosfaat ja lämmastik- ning fosforväetise segu, kuna kaaliumväetised võivad isegi negatiivselt mõjuda. Loomulikult tuleb enne väetamist analüüsida mulla toiteelementide sisaldust ja väetada vastavalt mulla omadustele. Viljakandvust saab suurendada ka juurte läbilõikamisega 1...2 m kaugusel tüvest ja täiendava pookimisega võrasse.

Teise meetodi kasutamisel (pooGITakse seemneistandikus),

istutatakse korralikult haritud maa-alale seemikud: igasse markeeritud kohta kolm seemikut vahekaugusega 30...40 cm. Aluste ümber tuleb maapind kobestatuna hoida ja vastavalt mulla analüüsi tulemustele väetada. Männi aluseid on tarvis korralikult pritsida pudetõve vastu. Olenevalt kasvust poogitakse alused 1...2 aastat pärast seemikute väljaistutamist. Enne pookimist koostatakse kloonide paigutuse skeem nagu eelmise meetodi juureski. Kolmest alusest poogitakse ühe ja sama plusspuu okstega kaks paremat. Juhul kui mõlemad poogendid lähevad kasvama, istutakse teine ümber sinna, kus mõlemad sama klooni poogendid on hukkunud. Edasi hooldatakse poogendeid analoogiliselt eelmise meetodiga. Meetodi negatiivseks küljeks on aluste tülikam hooldamine ja pookimine (suurte vahekauguste tõttu). Pookimistöõde tootlikkus on tunduvalt madalam ja tavaliselt ka nende kordaminek väiksem.

Kolmanda meetodina soovitatakse sageli, eriti aja võitmiseks, moodustada seemneistandikud juba varem rajatud 3...5 a. vanustesse kultuuridesse, pookides 1 ha kohta 800...1000 kultiveeritud taime. Sel korral poogitakse reas iga 4...5 m järel kaks taime, 2...3 rida jäetakse vahepeal pookimata. Seega poogitakse 1., 3.-ndas või 4.-ndas, 7., 10. jne. reas. Ülejäänud taimed raiutakse välja. Nimetatud meetodit pole otstarbekas rakendada, sest sellega rikutakse asjatult varem rajatud kultuure, ka on kultiveeritud taimed alusteks sageli ebasobivad ja kultuurid asuvad enamasti sama puuliigi puistute lähedal. E. Prokazin (Проказин, 1962) soovib pookimisteks kasutada ka vanemaid (5...10 a.) kultuure, pookides mitte ladvavõrsele, vaid neljale kuni viiele külgevõrsele mitme plusspuu oksile. Eesmärgiks on saada kiiresti suur võra ja mitme klooni kasutamisel head võimalused risttolmlemiseks.

Koos vegetatiivse seemneistandikuga tuleb tingimata rajada ka plusspuude kloonide kollektsooniala ehk nagu seda sageli ka nimetatakse, «arhiiv». Kollektsooni ülesandeks on säilitada kloone juhaks, kui emapuud hävivad (näiteks pookokste liigse võtmise tõttu). Siit saab edaspidi ka kerge vaevaga sekundaarseid pookoksi, mille kasulikkusel juba varem peatuti. Peamiseks ülesandeks on aga plusspuude omaduste kontroll ja nende omavaheline võrdlus. Kollektsooniala peab olema tasase reljeefiga ja täiesti ühtlaste mullatingimustega. Kontrolliala jaotatakse 9×9 m suurusteks ruutudeks, kusjuures ruut on mõeldud ühele klooni. Ühele hektarile saab seega paigutada 123 klooni. Kui istandikus kasutatakse 20 klooni, on kontrollalaks vaja eraldada 1620 m². Igasse ruutu istutatakse 15 poogitud taime kolme ritta. Reas olgu viis taime vahekaugusega 1,5 m ja ridade vahega 3 m. Igast küljest jääb viimase poogendi ja ruudu piiri vahele 1,5 m. Esimestel aastatel lõigatakse sekundaarseid pookoksi iga rea teiselt ja neljandalt poogendilt. Teised poogendid jäävad puutumatuks. Nende

põhjal tehakse vastavaid mõõtmisi ning vaatlusi kasvu ja arengu iseloomustamiseks. Edaspidi, kui poogendid on juba suured, võib oksid ka teistelt lõigata ja kui asetus muutub tihedaks, osa poogitud puid täiesti välja raiuda. Lõpuks jääb järele ainult üks puu võimalikult ruudu keskele. Kollektiiooniala kohta koostatakse plaan, kus märgitakse ära kloonide paigutus. Looduses asetatakse ruutude nurkadesse postid, millele ruudupoolsele küljele märgitakse ruudus asuva klooni (plusspuu) number.

6. VEGETATIIVSETE SEEMNEISTANDIKE DOKUMENTATSIOON

Pärast seemneistandiku maa-ala väljavalimist tuleb see looduses tähistada postidega ja mõõta. Mõõtmisandmete alusel koostatakse istandiku skits. Skitsile kantakse seemneistandiku kontuur roheline pideva joonega. Erinevused ja kõlvikute piirid tähistatakse skitsil musta katkendjoonega. Seemneistandiku maa-ala jagatakse roheline katkendjoonega osatükkideks vastavalt aastatele, millal üks või teine osatükk rajatakse. Osatükile märgitakse rajamise aasta või aastad. Rajamise aastaks loetakse poogitud taime istutamise aastat või (kohapeal pookimise korral) pookimise aastat. Aluste istutamise aastal piiratakse osatükk, kuhu alused istutati, pliiatsijoonega.

Istandik (osatükk) loetakse kordaläinuks siis, kui vastavalt ettenähtud paigutusele on igas istutuskohas üks poogitud taim. Seemneistandiku pindala antakse tegelikus suuruses ja nn. arvestushektarites. Arvestushektarite väljatoomisel võetakse aluseks 400 poogitud taime hektari kohta. Arvestatakse valemi järgi

$$P = \frac{N}{400},$$

kus P on pindala arvestushektarites;

N — poogendite arv.

Plaan seemneistandike rajamiseks tuleks anda arvestushektarites, sest plaani koostamine ainult tegeliku pindala järgi, arvestamata poogendite arvu, võib põhjustada arusaamatusi. Vastuvõtuaktides ja aruannetes tuleb ära märkida mõlemad suurused.

Kõige olulisem dokument seemneistandiku kohta on seemneistandiku pass. Passi koostamisega alustatakse kohe, kui maa-ala on välja valitud ja mõõdetud. Sissekanded passi tehakse täpselt ja kohe pärast mingi töö tegemist. Pärast mingi etapi lõpetamist tehakse tehtud tööde ja kulutuste kohta kokkuvõtted. Pass kuulub alalisele säilitamisele metsamajandis, täitmine toimub kogu istandiku ekspluateerimise jooksul. Passi lisadena säilitatakse kasutatud plusspuude kirjeldusi, skitsi, kloonide paigutuse skeemi, pookimisžurnaali, mullaprofiilide kirjeldusi, seemnepasse ja konditsionaalsuse tõendeid.

Passi koostamisel (vt. lisa 3) märgitakse eraldamise

a a s t a n a aasta, millal seemneistandik mōõdeti ja koostati kasvukoha kirjeldus.

P i n d a l a arvutatakse mōõtmisandmete alusel sajandiku hektari täpsusega.

M a a - a l a endise kasutamise kohta märgitakse, kas on tegemist põllu-, heina-, karja- või metsamaaga. Metsamaa korral antakse puistu (puistute) lühike takseeriseloomustus (koos seis, täius, boniteet, vanus, metsatüüp).

R e l j e e f i osas märgitakse, kas ala on tasane või künklik, maa-ala asetus ümbritsevate kõlvikute suhtes — madalamal või kõrgemal —, kallaku suund, reljeefi muutused istandiku piirides jne.

M u l l a iseloomustamiseks kaevatakse reljeefi tüüpilisematele osadele mullakaevud (sügavusega 1 m). Mullakaevete asukohad märgitakse skitsile, horisontide kirjeldused säilitatakse passi lisas. Passi märgitakse mulla tüüp ja erim, künnihorisoni tusedus (metsamullal A₁ horisont) ja mulla lõimis.

K a s v u k o h a t ü ü p märgitakse metsamaal kasutatavate tüüpide alusel. Mittemetsamaal, kui tüübi määramine on raske, märgitakse tüüp mulla viljakuse ja niiskuseastme järgi, kasutades Pogrebniaki skaalat.

J a g u n e m i n e osatükkideks — antakse osatükkide numbrid, pindalad ja rajamisaastad.

Ü m b r i t s e v a i d kõlvikuid iseloomustatakse lühidalt, alustades põhjast ja lõpetades lääneküljega. Näidatakse lähima sama puuliigi puistu kaugus.

E t t e v a l m i s t u s t ö ö d e osas näidatakse kõik olulised abinõud, mis olid vajalikud maa-ala kasutuselevõtmiseks. Siia kuuluvad sellised tööd nagu raied, kändude juurimine metsamaadel ja võsa rookimine ning kuivendustööd võsastunud ning liigniisketel aladel; tarastamine, tee remont või ehitamine jne.

S e e m n e i s t a n d i k u r a j a m i s e kohta näidatakse, kuidas seemneistandik rajati: maaharimine, vahekultuuride kasutamine, poogitud taimede vedu, aluste kultuuride rajamine. Tuuakse ära, palju istutati poogendeid (aluseid) hektarile ja millise seaduga.

H o o l d a m i n e j a a b i n õ u d viljakandvuse stimuleerimiseks — näidatakse tähtsamad hooldusvõtted — kobestamine ja rohimine — aastate lõikes, samuti aluste tagasi-loomine, poogendite võra kujundamine, väetamine jne.

V i l j a k a n d v u s t j a õ i t s e m i s t hinnatakse igal aastal ja märgitakse pallides Kapperi skaala järgi. Hinnatakse kaks korda aastas: kevadel õite ja sügisel käbide esinemise järgi. Märgitakse kloonid, mis õitsevad ja viljuvad rikkalikumalt, ning kloonid, mis paistavad silma vähese õitsemise ning viljumisega.

V i l j a d e v a r u m i n e — siia märgitakse igal aastal viljade varumise aeg ning koht, kuhu viljad on saadetud lüdimiseks, ka seemnepasside ja konditsionaalsuse tunnistuste numbrid.

IX. HÜBRIDISEERIMISE ALUSED METSAMAJANDUSES

1. RISTAMISE TÄHTSUS, KASUTAMISE VÕIMALUSED JA ÜLESANDED

Metsapuud on teatavasti risttolmlejad. Nagu on näidanud mitmed katsed, millele pani aluse käesoleva sajandi alguses N. Sylven Rootsisis, on isetolmlemisest saadud puude seemned palju väiksemad ja neist kasvatatud seemikud ning kultuurid tunduvalt aeglasema kasvuga. N. Sylveni poolt 1909. a. hariliku kuusega rajatud katsete tulemusi analüüsis O. Langlet (1940). Selgus, et isetolmlemisel tekkinud katsekultuuride kõrgus moodustas ainult 50% vabatolmlemisest saadud kultuuride kõrgusest. Seega avaldub inbriidingu mõju metsapuudel väga tugevalt. A. Dengleri (1939) andmetel esineb samalaadne mõju ka harilikul ja mägimännil. Nimetatud liikidel moodustub isetolmlemisel palju tühje seemneid, kusjuures ka täisteraliste seemnete idanevus on madal. Kuue aasta vanuselt oli isetolmlemisest tekkinud männitaimede keskmine kõrgus 44 cm, risttolmlemisest tekkinud taimedel samal ajal 101 cm. A. Scamoni (1950), kes mõõtis A. Dengleri katseid 1948. a. sügisel, leidis, et isetolmlemisest saadud taimede mahajäämus kõrguses oli säilinud ja moodustas 48% (vastavalt 2,26 ja 4,72 m) risttolmlemisest tekkinud puude kõrgusest.

Isetolmlemise vältimiseks on puudel kujunenud rida omadusi. Näiteks valmivad paljudel liikidel isasõisikud samal puul tunduvalt hiljem kui emasõisikud (nn. metandria). S. Larsen (1956) leidis kuuseliikidel ja ebatsuugal puid, millel emakas valmis kuni üks nädal varem tolmukatest. Võib esineda ka vastupidist nähtust — tolmukate varemvalmimist (nn. protandria).

Kunstlikku ristamist kasutatakse väga laialdaselt põllumajandustaimede ja -loomade seleksioonis. Järjest enam leiab ta kasutamist, eriti viimastel aastakümnetel, ka metsanduslikus seleksioonis. Kunstlikku ristamist rakendatakse siis, kui tahetakse analüüsida genotüüpe ja selgitada isendite või kloonide kombinatsioonilist sobivust. Kombinatsiooniline sobivus on suure tähtsusega individuaalsel valikul, seemneistandike rajamisel ja lõpuks ka ristamise kui aretusmeetodi kasutamisel.

Metsapuude seleksioonis valitakse isendeid ristamiseks enamasti fenotüübi järgi ja seetõttu on tulemusi raske ette näha.

Kunstliku ristamise kasutamine nõuab selektsionäärilt rohkem teadmisi ja suuremaid kulutusi kui valik. Võimalused ristamisel on aga palju laiemad kui valikul, sest ristamiste tulemusena võib saada täiesti uusi genotüüpe, valikul tuleb piirduda juba olemasoleva materjaliga.

Puuliikidel, mis annavad ristamisel vähe seemneid ja mis raskesti paljunevad vegetatiivsel teel (mänd, kuusk, tamm jt.), on ristamismeetodi kasutamine aretustöös ebasobiv. Ehkki ristamistega on aretatud mitmeid hinnaliste omadustega hübriide, on nende levik väga piiratud ja vähese arvukuse tõttu ei oma nad majanduslikku tähtsust. Neil liikidel kasutatakse ristamist peamiselt valikul üleskerkinud probleemide lahendamiseks, nagu näiteks genotüübi uurimine ja kombinatsioonide sobivuse selgitamine. Võib arvata, et ka tulevikus jääb sellistel liikidel põhiliseks selektsioonimeetodiks valik.

Täiesti erinev on olukord liikide puhul, mis annavad palju seemneid ning paljunevad suhteliselt paremini vegetatiivselt. Sellised on näiteks haab, kased, lepad ja jalakad. Ristamiskombinatsiooni õnnestumise korral saadakse tootmiskülvide rajamiseks hulgaliselt seemneid. Papliliigid sektsioonist *Aegeiros* ja *Tacamahaca*, samuti enamik pajuliike, annavad palju seemneid ja paljunevad samal ajal kergesti vegetatiivselt. Seetõttu on nad ideaalsed ristamise objektid.

Ülesanded, mida püütakse lahendada ristamistega, on üldjoontes samasugused mis valiku kasutamisel. Oluline ülesanne on puude kasvukiiruse ja puistute toogi tõstmine. Teatavasti on hübriididel sageli tunduvalt kiirem kasv kui vanemvormidel. Nimetatud nähtus on tuntud heteroosi nime all ja sellele juhtis tähelepanu juba J. Koelreuter enam kui 200 aastat tagasi. Hübriidiseerimisega püütakse sageli saada ka külmakindlamaid vorme, mis sobiksid kasvatamiseks külmaohtlikes kohtades. Tihti on hübriidiseerimisega õnnestunud tõsta puude vastupidavust seen-, bakter- ja viirushaiguste vastu. Mitmed hübriidid on osutunud vastupidavamateks ka putukrööstete suhtes. Suure tähtsusega on ka saadava produktsiooni (puidu) kvaliteedi tõstmine.

Juhul kui ristatavad komponendid kuuluvad ühte liiki, nimetatakse hübriidiseerimist liigisiseseks. Ristamissüsteemi, kus kasutatakse ristamiseks suguluses olevaid organisme, nimetatakse sugulasristamiseks ehk inbriidinguks. Sellele vastandiks on mittesugulaste ristamine — autbriiding. Kui ristatakse indiviide, mis kuuluvad eri liikidesse või isegi perekondadesse, on tegemist kaughübriidiseerimisega (krossbriiding). Olenevalt ristamise tulemustest võib eraldada kombinatsioon- ja heterooset ristamist.

2. KOMBINATSIOONRISTAMINE

Nagu juba nimetus näitab, kombineeruvad selle ristamise puhul kaks või enam vanematel esinevat tunnust. Liigisisese ristamise korral kombineeruvad vormide, teisendite või alamliikide tunnused. Metsamajanduses on sageli üks kombineeritav tunnus kiire kasv ja teine kas külmakindlus, puidu kvaliteet, põuakindlus, haiguskindlus vm. Kombinatsioonristamine allub seaduspärasustele, mida vaadeldi pärilikkuse käsitlemisel (Mendeli III seadus). Nagu nägime, ilmusid homosügootsete vanemate ristamisel F_2 põlvkonnas vormid, mis ühendavad endas soovitud omadusi ja pärandavad neid konstantselt edasi. Põllumajanduses kasutataksegi taolist moodust. Metsamajanduses on see moodus, nn. konstantsete vormide aretamine valiku teel F_2 põlvkonnast, praktiliselt võimatu. Tuleb arvestada, et F_1 põlvkonna kasvatamiseks kulub (enne kui neilt saadakse küllaldaselt seemneid) kiirekasvulistel liikidel 10...20 aastat, põhilistel metsapuudel 30...50 aastat. Niisama palju kulub aega ka F_2 põlvkonna kasvatamiseks ja alles siis saadakse välja valida sobivad kombinatsioonid ja neid paljundada.

Metsapuude selektsioonis arvestatakse enamasti tulemustega, mis saavutatakse F_1 põlvkonnas. Soovitud kombinatsiooni väljendumine F_1 põlvkonnas on võimalik juhul, kui soovitud tunnused on domineerivad või vähemalt prevaleerivad. Näiteks Stefansson ristab Põhja-Rootsis kohalikku külmakindlat, ent aeglase kasvuga kuuske Kesk-Euroopast pärineva kiirekasvulise külmahella kuusega. F_1 põlvkonnas domineeris kohalikult kuuselt päritud külmakindlus, kusjuures kasvukiirusest olid hübriidid vahepealsete omadustega (Rohmeder, Schönbach, 1959). On selge, et nimetatud hübriidid omavad kohalikes tingimustes suurt tähtsust, sest, olles täiesti külmakindlad, ületavad nad kohalikku rassi kasvukiirusest. Järgnevates põlvkondades (F_2 jne.) toimub tunnuste lahknemine ja esinevad mitmesugused vormid, antud juhul näiteks kiire kasvuga ja külmahellad, aeglase kasvuga ja külmahellad, kiire kasvuga ja külmakindlad, aeglase kasvuga ja külmakindlad. Juhul kui ristamiseks valitud komponendid on heterosügootsed, võib juba F_1 põlvkonnas esineda mitmesuguste omadustega hübriide. Sel juhul võetakse appi valik ja sobivate kombinatsioonide vegetatiivne paljundamine. Kui F_1 põlvkonnas sobivad kombinatsioonid puuduvad, on tulemused, eriti hiljaviljuvatel liikidel, praktiliselt kasutud. Varases eas õitsevate liikide korral võib asuda ka F_2 põlvkonna kasvatamisele. F_2 põlvkonnas võime juba leida ka sobivaid vorme ja neid edasi aretada.

Aretustöös tuleb arvestada inbriidingust tekkiva depressiooniga, sest F_2 saadakse ühtsest põlvkonnast F_1 (põlvkond F_1 kujutab endast lähedasi sugulasi — üht perekonda) ja F_3 saamiseks kasutatakse jällegi sugulasristamist, millega inbriidingust tekkiv

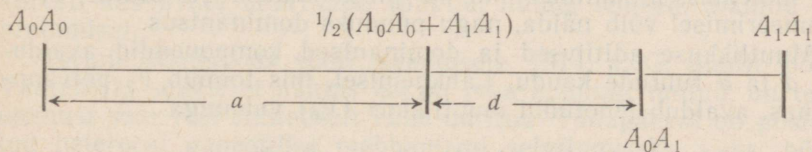
depressioon järjest süveneb. Depressiooni vältimiseks peab olema mitu F_1 põlvkonda, et hiljem kasutada F_2 saamiseks erinevatesse järglaskondadesse kuuluvaid isendeid. Sugulasristamist tuleb vältida ka esialgsete partnerite (P-generatsioon) valikul, mida ristatakse F_1 saamiseks. Vanemad on soovitatav valida erinevatest populatsioonidest, sest sama populatsiooni puud võivad olla omavahel sugulased. Ristamiseks võetakse tavaliselt vanemad, mis erinevad ainult kombineeritavate tunnuste poolest, sest vastasel korral võivad tulemused F_2 põlvkonnas muutuda liiga kirjuks.

Et hõlbustada valikut ja piirata genotüüpide arvu, kasutatakse sageli F_1 isendite tagasiristamist ühe vanemaga. Kui vanemvormid erinevad omavahel n paari geenide poolest, siis moodustub F_2 põlvkonnas 3^n erinevat genotüüpi ja tagasiristamise korral (F_2') ainult 2^n . Veelgi enam suureneb kombineeritavate tunnuste järgi sobivas homosügootses asetuses olevate genotüüpide (isendite) arv. Teoreetiliselt võib F_2 põlvkonnas leida ühe sobiva kombinatsiooni 4^n , F_2' põlvkonnas aga 2^n isendi seast. Näiteks kui meil on tegemist kahe kombineeruva geeniga, siis esimesel juhul leiame ühe sobiva homosügootse kombinatsiooni 16, teisel juhul aga 4 isendi seast; seega võrdse järglaste hulga juures sobivaid kombinatsioone 4 korda rohkem.

Hübriidide kvantitatiivsete omaduste kujunemine (nagu varem nägime — organismidel üldse) oleneb tavaliselt paljudest geenidest. Tunnus tuleneb siinjuures geenide aditiivsest tegevusest. Oluline tegur hübriidi omaduste kujunemisel on dominantsus. Dominantsus põhjustab heterosügootsete hübriidide kõrvalekallet homosügootsete vanemate keskmisest, mida iseloomustab valem

$$\bar{X}(F_1) > \frac{\bar{X}_{p1} + \bar{X}_{p2}}{2}.$$

Ühe alleelipaari (A_0 ja A_1) korral illustreerib dominantsust järgmine skeem:



Skeemil on näidatud, et heterosügoot A_0A_1 läheneb rohkem vanemale A_1A_1 . Heterosügooti kõrvalekaldumist keskmisest dominantse vanema poole on tähistatud sümboliga d . Erinevus homosügootsete vanemate vahel on $a + a = 2a$. Juhul kui $d = 0$, puudub dominantsus ja genotüübiline variatsioon on aditiivne. Järglased F_1 põlvkonnas asuvad sel korral oma omadustelt vanemate vahepeal (näit. külmakindluselt, kõrguselt jne.). Oletame näiteks, et ühe puu (A_0A_0) kõrgus on 30 m, teisel (A_1A_1) 40 m, siis nende hübriid (A_0A_1) saavutab kõrguse 35 m ja F_2 põlvkonnas toimub

lahknemine vahekorras $1/4 A_0A_0=30$ m, $1/2 A_0A_1=35$ m ja $1/4 A_1A_1=40$ m.

Kui eeldada, et kõrgus oleneb kahest lookusest ja puudub dominantsus, saadakse lahknemisel F_2 põlvkonnas viis fenotüüpi:

$$30,0 \text{ m} = A_0A_0B_0B_0,$$

$$32,5 \text{ m} = A_0A_0B_0B_1 \text{ ja } A_0A_1B_0B_0,$$

$$35,0 \text{ m} = A_0A_0B_1B_1, A_0A_1B_0B_1 \text{ ja } A_1A_1B_0B_0,$$

$$37,5 \text{ m} = A_1A_1B_1B_0 \text{ ja } A_0A_1B_1B_1,$$

$$40 \text{ m} = A_1A_1B_1B_1.$$

Fenotüübiline lahknemine F_2 põlvkonnas toimub suhtega $1:4:6:4:1$, kusjuures iga nn. aktiivne alleel mõjutab kõrgust 2,5 m võrra.

Alleelipaaride arvu suurenemisel väljendub lahknemine binoomiga $(a+b)^n$, kus n on lahknemise alleelide arv, a kujutab alleeli A_0 ja b aktiivset alleeli A_1 .

Juhul kui $n=2$, oleneb tunnus ühest geenist (kahest alleelist): $(a+b)^2 = a^2 + 2ab + b^2$.

Kui kasvu määrab kaks lookust, võtab binoom kuju

$$(a+b)^4 = a^4 + 4a^3b + 6a^2b^2 + 4ab^3 + b^4.$$

Kui a kujutab endast nullalleeli (A_0 ja B_0) ja b aktiivset alleeli (A_1 ja B_1), siis näeme, et lahknemine F_2 põlvkonnas toimub suhtega $1:4:6:4:1$.

Kui aga $d=a$, on dominantsus täielik. Mitme geeni poolt kontrollitava päriliku tunnuse puhul on dominantsusest tingitud kõrvalekalle võrdne üksikute dominantsete komponentide summaga (Σd). Oletades, et neli geenipaari määravad tunnust nii, et 2 paari on täieliku dominantsusega ($d=a$) ja kahes teises paaris puudub dominantsus täiesti ($d=0$), on üldine dominantsuse efekt keskmisele $d=1/2 a$. Samuti peab arvestama, et dominantsus avaldub mõlemas, nii miinus- kui ka pluss-suunas, ja üldine efekt summeerimisel võib näida, nagu puuduks dominantsus.

Muutlikkuse aditiivsed ja dominantsed komponendid avalduvad a ja d ruutude kaudu. Lahknemisel, mis toimub F_2 põlvkonnas, avaldub fenotüübi muutlikkus (V_p) valemiga

$$V_p(F_2-s) = 1/2 a^2 + 1/4 d^2 + V_E$$

kus $1/2 a^2 = V_a$ — genotüübi aditiivne muutlikkus;

$1/4 d^2 = V_d$ — dominantne komponent;

V_E — komponent, mis oleneb väliskeskkonnast.

3. HETEROOS

Nagu nägime, on inbriiding seotud järglaste kasvuenergia ja vitaalsuse langusega — depressiooniga. Hübridiseerimisel ilmneb sageli vastupidine nähtus — hübriidide tugev kasv, mis võib ületada mõlemaid vanemaid. Heteroosi all mõistetakse üldiselt nähtust, kui esimene hübriidne põlvkond (F_1) vanematega ühesugustes kasvtutingimustes ületab vanemaid mõne oma omaduse poolest. Heteroosi nimetatakse sageli ka «hübriidseks jõuks». Heteroos avaldub erinevate rasside, sortide, inbriidsete liinide ja liikide ristamisel. Heteroos kujutab endast hübriidiseerimisel esinevat kasulikku efekti, mis järgnevates põlvkondades alates juba F_2 põlvkonnast kaob. Nii heteroos kui ka depressioon on sageli seotud tunnustega, millest oleneb organismi kohastumine ja seoses sellega tema suhteline panus järgmise põlvkonna moodustumisse. Kohastumine väheneb inbriidingu esinemisel ja taastub ristamisega. Juba J. Koelreuter, kes ristas aastail 1761—1766 mitmesuguseid taimeliike, märkas mitmetel juhtudel hübriidide võimsamat kasvu, võrreldes vanematega. Siinjuures juhtis J. Koelreuter tähelepanu kahele asjaolule:

1) hübriidide võimsus avaldub seda tugevamini, mida kauge-
mal sugulusastmel on vanemad;

2) õite ehitus ja tolmlamise süsteem looduses soodustavad
mittesuguluses olevate isendite ristumist.

J. Koelreuter tegi järelduse, et hübriidne jõud on evolutsioonis suure tähtsusega. Heteroosi bioloogilist tähtsust evolutsioonis põhjendas Ch. Darwin, kes süstematiseeris hulga fakte ja rajas katseid heteroosi uurimiseks. Heteroos on Ch. Darwini järgi üks põhjus, miks ristlus on liikide evolutsioonis kasulik. Looduslik valik soodustab risttolmlemist, sest sel põhjusel säilib heteroos. J. Koelreuteri ja Ch. Darwini avastused on eriti suure potentsiaalse väärtusega metsamajanduses. Seda tõestavad suured saavutused kiiresti kasvavate hübriidide (paplid, nulud, lehised, männid jt.) aretamisel.

Termin «heteroos» võeti kasutusele 1914. a. G. Shulli poolt. Vaatamata sellele et nähtus ise on juba ammugi tuntud, on tema olemust seni veel suhteliselt vähe uuritud. Tänapäeval on püstitatud heteroosi geneetilise mehhanismi selgitamiseks kaks hüpoteesi: 1) kasulike dominantsete geenide koosmõju ja 2) ülidomineerivuse — heterosügoot ületab homosügoote — hüpotees.

Dominantsete geenide koosmõju hüpotees lähtub hübriidi genotüübi heterosügootsusest ja retsessiivsete alleelide kahjulikkusest. Ei ole muidugi täiesti õige oletada, et iga dominantne alleel on alati kasulik ja retsessiivne kahjulik. Üldiselt avaldavad dominantsed geenid organismi kasvule ja füsioloogilistele protsessidele positiivset mõju sagedamini kui retsessiivsed. Seda võib seletada loodusliku valikuga (ebasobivad dominantsed

mutatsioonid alluvad tugevale valikule ja nad elimineeritakse sageli juba sügoodis või organismi varastes arengustaadiumides) — valikul säilivad ainult kasulikud dominantseid mutatsioonid.

Oletame, et vanemad on viies lookuses homosügootsete alleelidega, kusjuures nende hübriid on iga lookuse järgi heterosügootne.

$$aa BB cc DD ee \times AA bb CC dd EE$$

$$\downarrow$$

$$Aa Bb Cc Dd Ee$$

Juhul kui dominantus puuduks, oleks hübriid vanemate vahepealse omadusega. Et aga suurte tähtedega märgitud alleelid on dominantseid, siis hübriid ületab vanemaid. Eeldame, et iga retsessiivne lookus (xx) sisaldab endas ühe ühiku ja dominantse alleeliga lookus (Xx ja XX) kaks ühikut. Nüüd võime eeltoodud ristamist väljendada järgmiselt:

$$1+2+1+2+1 \times 2+1+2+1+2=$$

$$= \quad 7 \quad \times \quad 8$$

$$2+2+2+2+2=10$$

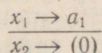
Hüpoteesi vastu näib rääkivat asjaolu, et seni pole F_2 põlvkonnas õnnestunud saada selliseid heteroosseid vorme, milles ei toimu edaspidist lahknemist. Toodud näite järgi peaks kirjeldatud hübriidide ristumisel (vabatoimlemisel) tekkima ka genotüüp, mis on homosügootsed kõigi viie dominantse alleeli järgi, seega $AA BB CC DD EE$, ja selline genotüüp peaks esinema sagedusega $(1/4)^5$ ehk 1 iga 1024 taime kohta (F_2 -põlvkonnas). Siin tuleb arvestada, et homosügootide tekkimise võimalus on kvantitatiivset tunnust determineerivate geenide (lookuste) arvust n , sest homosügootide arv F_2 põlvkonnas väljendub valemiga $(1/4)^n$. Tavaliselt on n aga suhteliselt suur. Kui oletada näiteks, et $n=30$ (mis pole liiga suur kvantitatiivsete tunnuste jaoks), siis selleks, et saada F_2 põlvkonnas üht kõigi viie lookuse järgi homosügootset maisisendit, on vaja täis külvata pinda, mis ületab 2000 korda maakera pinda (Брюбейкер, 1966).

Oluliseks faktoriks heteroosi puhul on ka geenide seos. Geenid, mis põhjustavad heteroosi, asuvad ühes seotud rühmas. Näiteks $a B c D e$ ühes homoloogilises kromosoomis ja $A b C d E$ teises. See asjaolu raskendab F_2 põlvkonnas dominantsete geenide järgi täiesti homosügootse vormi tekkimist, sest dominantsete alleelide ühinemiseks on vajalik, et sellises kromosoomipaaris

$$\frac{a B c D e}{A b C d E}$$

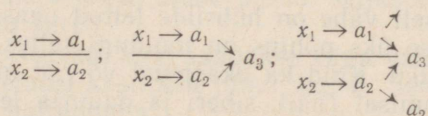
toimuks minimaalselt kahekordne geenide siirdistumine (mis on aga vähese tõenäosusega).

Ülidomineeruvuse hüpotees lähtub sellest, et alleelide heterosügootne asetus on iseendast vajalik heteroosi avaldumiseks ($aa < Aa > AA$). Ülidomineeruvuse esinemisel pole üldse võimalik saada homosügooti, mis oleks võrdne heterosügootiga. Kahe erineva alleeli koosesinemise tõttu muutub geenide tegevus mingil põhjusel efektiivsemaks. Heteroosi alglatteks peetakse geeni kunagi toimunud mutatsiooni. Nii näiteks võib mutatsiooni tulemusel DNH ahela teatavas osas muutuda tripleti järjestus mõttetuks — seega kaotab mutantne alleel võime juhtida valgu sünteesi, sest ta ei suuda informatsiooni edasi anda. See väljendub skeemis:



x_1 on geen, x_2 muteerunud geen ja a_1 geeni valguprodukt.

Teisel juhul põhjustab mutatsioon DNH ahelas geeni poolt toodetava valgu muutuse. Heterosügoot moodustab kahesugust valku või, polümerisatsiooni tulemusel, vahel veel täiendavat nn. hübriidset produkti. Skemaatiliselt võib seda väljendada järgmiselt:



x_1 ja x_2 on ühe geeni kaks alleeli, a_1, a_2, a_3 alleelide valguproduktid.

Esimesel juhul pole muteerunud geen võimeline valku tootma ja valgu hulk heterosügootis langeb. Homosügootses asetuses osutub mutantne geen letaalseks. Kui heterosügoot toodab kahte või kolme produkti, viib see organismi biokeemilisele rikastumisele, mis võib põhjustada heteroosi (Кирпичников, 1967).

Mõned autorid vaatlevad heteroosi kui epistaatiliste seaduspärasuste rikkumist hübriidiseerimisel. Selle järgi koguneb igas populatsioonis pärilikke faktoreid, mis suruvad üksteist maha. Ristamisel epistaas rikutakse ja sarnaselt mõjuvad faktorid avalduvad ühtede või teiste organite arenemist tugevdades või kiirendades.

On selge, et kõiki heteroosinähtusi ei saa seletada ühest või teisest hüpoteesist lähtudes. Igal juhul on heteroos seotud hübriidusega, mis omab populatsioonide evolutsioonis suurt tähtsust. Valik populatsioonis soodustab geenide heterosügootset asetust, millega ühtlasi tagab mutatsioonide säilimise ja loob võimaluse liigisisesteks adaptiivseteks polümorfismideks.

Heteroosi nähtus on seotud hübriidi individuaalse arenguga. Ontogeneesi erinevatel etappidel võib heteroos avalduda erinevates tunnustes. Heteroosi avaldumist mõjutab ka keskkond, milles hübriid kasvab.

4. KAUGHÜBRIDISEERIMINE METSAMAJANDUSES

Kaughübridiseerimise all mõeldakse ristamist, kus komponendid kuuluvad erinevatesse liikidesse. Peab märkima, et varem käsitletud geneetilised seadused on maksvad ka kaugete hübriidide korral. Vahel tunduvad tulemused olevat vastuolus Mendeli I seadusega (eeldab esimese hübriidse põlvkonna sarnasust), sest kaughübridiseerimisel võivad järglased olla küllaltki suurte erinevustega. Tulemus ei ole Mendeli seadusega vastuolus, sest ristamiseks võetud vanemad (eriti metsikud liigid) pole kunagi homosügootsed, vaid kujutavad endast heterosügootseid vorme. Sageli on esimese hübriidse põlvkonna mitmekesisuse põhjuseks ka vanemate genoomide erinevus, mis tingib genoomi erinevuse ka hübriididel. Lahknemine F_2 põlvkonnas ei toimu Mendeli poolt näidatud vahekorras, sest enamik tunnuseid on polügeensed ning moodustub palju ülemineku vorme.

Kaughübridiseerimise võimalikkus on tulnud ilmsiks looduslike hübriidide esinemisest mitmetes perekondades. Rohkesti hübriidide on leitud sellistes perekondades nagu paju, pappel, kibuvits, enelas jt. Suhteliselt vähe on hübriidide leitud okaspuudel. Hübriidide mitteesinemise üks põhjus on muidugi selles, et liikide areaalid ei puutu kokku. Kuid ka okaspuud võivad moodustada areaalide kokkupuutumisel (näit. siberi ja dauuria lehis) või kunstlikul kooskasvatamisel (euroopa ja jaapani lehis) hübriidide. Kuuskedel ja mändidel esineb hübriidide vähe. Kunstlikult on ka neis perekondades saadud küllaltki perspektiivseid hübriidide. Looduslikest hübriididest on tuntuks saanud heteroosi tõttu mitmed lehiste, tamme, pajude, leppade jt. puuliikide hübriidid. Näiteks Läti NSV-s kasvavad hübriidlepad (sanglepp \times hall lepp) ületavad sangleppa kõrguses keskmiselt 12%, diameetri järgi 33% ja halli leppa vastavalt 16 ja 45% (30...40 aasta vanuselt oli hübriidleppade tüve maht 0,4...0,5 tm, sanglepal ja hallil lepal 0,2...0,3 tm).

Omapärane looduslik ristumisvorm on introgressiivne hübriidisatsioon, mis kujutab endast hübriidide tekkimist korduva omavahelise ja lähteliikidega ristumise korral. Kunstlikult annavad hübriidide põhiliselt samasse perekonda kuuluvad liigid. Puuliikide hübriidide on saadud ka erinevate perekondade vahel. (Näiteks I. Mitšurin on saanud hübriidide pihlaka ja pirni, pihlaka ja viirpuu jt., P. Jakovlev terve rea hübriidide luuviljaliste, A. Jablovok pähk-lipuude ja hikkoripuude vahel jne.) Seega võib öelda, et ka metsapuude erinevate perekondade vahel on hübriidisatsioon võimalik.

Nende praktiline tähtsus pole seni aga veel selge. Pärast A. Henry töid paplite ristamise alal alustati sellega peaaegu kõigis maades, kus paplikasvatus on vähegi perspektiivne. Suurt huvi paplihübriidide vastu on põhjustanud nende kiire kasv ja võimalus paljundada hübriidide vegetatiivselt. Nõukogude Liidus on aretanud palju hübriidpappeid A. Jablokov, A. Berezin, S. Ivannikov ja mitmed teised.

Lehtpuudest tuleb veel nimetada mitmeid väärtuslikke tamme- hübriidide, mille aretamisel Nõukogude Liidus on eriti suuri saavutusi S. Pjatnitskil. Viimastel aastakümnetel pööratakse suurt tähelepanu ka kaskede ja leppade hübriidiseerimisele.

Okaspuudest on praktilisi tulemusi saadud lehiste hübriidiseerimisel. Selle vastu tekkis eriti suur huvi siis, kui selgus loodusliku risttolmlemise tulemusena tekkinud *Larix eurolepis*'e (*L. decidua* × *L. leptolepis*) kiire kasv ja vastupidavus seenhaigustele. S. Larsen Taanis on aretanud ka mitmeid dekoratiivse ja kiire kasvuga nulgude hübriidide. Männiliikide ristamine on hästi õnnestunud Ameerika Ühendriikides, kus Metsageneetika Instituudis saadud mitmeid värvi iseloomustab heteroos kasvukiiruses.

Liikidevaheliste hübriidide saamise võimalus oleneb paljudest asjaoludest.

Liikidevahelisel ristamisel on võimalikud järgmised juhud (Rohmeder, Schönbach, 1959).

1. Ristamine ei lähe üldse korda, viljastamine võib küll toimuda, kuid idu sureb.

2. Liigid ristuvad, kuid saadakse väga vähe seemneid. Praktiliselt saab tulemusi kasutada juhul, kui F_1 isendeid on võimalik vegetatiivselt paljundada.

3. Ristamisel saadakse seemneid sellisel hulgal, et hübriidide on võimalik praktikas paljundada ka seemnetest.

Mitteristumine liikide vahel võib olla tingitud mitmest põhjustest. Üheks tuleb pidada asjaolu, et tolmutoru ei suuda läbi kasvada võõra liigi emaka kudedest. Elujõuliste idude moodustumist võib takistada ka liikide genoomide mittevastavus. Põhjusena tuleb arvesse ka liikide plasma spetsiifiline erinevus. Üldreeglina ristuvad kergemini süstemaatiliselt lähedasemad liigid. Liikide rühmitamisel seksioonidesse on nende ristatavuse selgitamine, samuti nagu morfoloogiliste, anatoomiliste ja biokeemiliste erinevuste uurimine, olulise tähtsusega. Peab märkima, et teatud liikide ristatavus oleneb mitmest asjaolust ja negatiivsed tulemused ei pruugi alati kaugeltki tõestada, et nimetatud liike poleks üldse võimalik ristata. Sageli esineb juhtumeid, kus samade liikide rassid ja biotüübid annavad ristamisel erinevaid tulemusi. Ühed tüübid ja rassid ei ristu, teised seevastu ristuvad. Erinevaid tulemusi on saadud erinevates kohtades ja ka samade eksemplaridega erinevatel aastatel. Näiteks ei saanud I. W. Duffield Kalifornias

tulemusi ristates *Pinus silvestris*'t ja *P. nigra*'t, samal ajal on nimetatud kombinatsioon Euroopas andnud positiivseid tulemusi (Rohmeder, Schönbach, 1959). I. Eifleri (1955) andmetel andis kombinatsioon *Betula verrucosa* × *B. pubescens* 1953. aastal väga vähe idanemisvõimelisi seemneid, 1955. aastal olid tulemused aga tunduvalt paremad. Mõnikord ristuvad hästi ka süstemaatiliselt kauged, eri sektsioonidesse kuuluvad liigid, näiteks *Populus alba* × *P. trichocarpa* ja *P. suaveolens* × *P. tremula*.

Mis puutub genoomide erinevusse, siis peab märkima, et see mõjub ristamise edukusele, kuid selle kõrval ei ole väiksema tähtsusega ka mitmed teised tegurid. Paljud ühesuguse kromosoomide arvuga liigid ristuvad väga halvasti või üldse mitte. Hübriide on saadud ka tunduvalt erinevate genoomidega liikide vahel.

Metsapuude kaughübriidiseerimisel tuleb arvestada, et retsi-prooksed hübriidid pole enamasti kaugeltki võrdsete omadustega ja sageli annab ristamine tulemusi ainult ühes suunas. Ristamisel *Alnus rubra* × *A. glutinosa* saadi Ekebos (Rootsi) küllaldaselt idanemisvõimelisi seemneid. *A. glutinosa* × *A. rubra* andis ainult steriilseid seemneid. Erinevad on tulemused ka *Larix decidua* × *L. leptolepis* ja *L. leptolepis* × *L. decidua* korral, esimesel juhul saadakse tavaliselt palju rohkem idanemisvõimelisi seemneid.

Liikidevahelised hübriidid on eriti väärtuslikud neil sageli esineva heteroosi tõttu. Hübriidide kiiret kasvu põhjustab mitte ainult geneetilise kasvuenergia tõus, vaid ka rida teisi tegureid. Näiteks hübriid *Populus tremula* × *P. tremuloides* ületab Rootsis eriti noores eas tunduvalt kõrguskasvus haaba, sest ta kannatab palju vähem mitmesuguste seenhaiguste all ja vegetatsiooniperiood on tal tunduvalt pikem. Sisuliselt pole siin tegemist heteroosiga, sest hübriid ei ületa kasvukiiruses teist, lõunapoolset vanemat (*P. tremuloides*). Lõunapoolsetes rajoonides ei paista nimetatud hübriid silma kiire kasvu poolest. Üldiselt on põhjapoolsetes rajoonides tähtis kohalike külmakindlate, sageli aeglase kasvuga liikide ristamine lõunapoolsete kiirekasvuliste liikidega. Juhul kui hübriididel domineerib külmakindlus ja lõunapoolsete liikide kiire kasv, on tulemused igati positiivsed. Heteroosist sõna otseses mõttes võib rääkida juhul, kui hübriid ületab mõlemaid vanemaid erisugustes tingimustes. Sellisteks on osutunud mitmed lehiste hübriidid. Lehiste ja teiste liikide hübriidiseerimisel on selgunud, et ristamistulemustele avaldab tugevat mõju ka vanemeksplaride valik. Kiirekasvuliste eksemplaride ristamisel on ka hübriidid kiirekasvulisemad kui aeglase kasvuga vanemate kasutamisel.

Kiire kasvu realiseerimiseks nõuavad paljud hübriidid väga viljakat mulda. Hübriidide suur nõudlikkus mulla suhtes vähendab tunduvalt nende väärtust. Metsamajanduse seisukohalt on eriti hinnatavad hübriidid, mis ületavad lähteliike kasvukiirusel ka väheviljakatel muldadel ja ebasoodsates kasvutingimustes. Huvitavaid andmeid hübriidlehiste kasvust Gahrenbergi õppemetskon-

nas (Hannover—München) on esitanud E. Rohmeder (1959). Katsed euroopa ja jaapani lehisega ning nende retsiprooksete vârdadega rajati väga viljakale mullale ja paralleelselt sellega ka vähevilkakale mullale (pohla kasvukohatüüp). 13 aasta vanuselt ületasid hübriidid esimeses lähteliike (võrreldakse näitajat kõrgus \times 1,3 m kõrguselt mõõdetud ristlâbilõike pindala) 40...60%, halvemas kasvukohas 100...150%. Siinjuures ületas jaapani lehis euroopa lehist viljakal mullal, vähevilkakal mullal jäi ta aga euroopa lehisest maha. Vähevilkakal mullal ületas hübriid *L. lept-europaea* tunduvalt hübriidi *L. eurolepis*. Võib öelda, et siin on tegemist nii heteroosiga kasvukiiruses kui ka kohastumisega kasvukohatingimustega (antud juhul mulla viljakus).

Huvitat on nähtus, et liikidevahelisel ristamisel võib saada ka vastupidiseid tulemusi. Hübriidid on halvakasvulised ja moodustavad isegi nn. kääbusvorme. Selliste hübriidide tekkimist on tähele pandud eriti paplitel, kui ristatakse liike, mis kuuluvad erinevatesse seksioonidesse.

Seleksionääril on tarvis teada, millised tunnused on liikidel domineerivad, sest ühe või teise tunnuse dominantsusest olenevad ka F_1 põlvkonna omadused. Nii on näiteks *Populus bolleana*'l domineeriv püramidaalne vorm ja ka enamik F_1 põlvkonna esindajaid on püramidaalse võraga. Euroopa ja jaapani lehis hübriididel domineerib jaapani lehis vastupidavus lehisevähile ja euroopa lehis parem tüvevorm. Morfoloogiliste tunnuste järgi on liikidevahelised hübriidid enamasti lähteliikide vahepealsed.

Retsiprooksete vârdade erinevus avaldub metsapuudel sageli kasvukiiruses ja eriti haiguskindluses. Näiteks W. Langneri (1952) järgi kannatavad euroopa lehis seemikud tugevalt seenhaiguse *Meria laricis* kahjustuse all, jaapani lehis on aga seenele vastupidav. Hübriidid on resistentsed, kui emapuuks on võetud *L. leptolepis*, ja kannatavad seene läbi, kui emapuuks on *L. decidua*.

Metsapuude ristamisel on omaette probleemiks F_2 põlvkonna kasutamine. Et lähteliigid erinevad omavahel paljude tunnuste ja omaduste poolest, muutub F_2 lahknemise tagajärjel väga kirjuks. Esineb palju nii sobivaid kui ka ebasobivaid vorme. Üldiselt on selgunud, et kasvukiiruse poolest jääb populatsioon F_2 maha populatsioonist F_1 , kuid ületab lähteliikide populatsioone. S. Larsen (1956) võrdles kõrguse kasvukäiku euroopa, jaapani ja hübriidlehisel (F_1), hübriidlehisel järglastel (F_2) ning põlvkonnal, mis saadi hübriidlehisel tagasiristamisest (F_2'). 10 aasta andmed olid järgmised (kõrguses):

lähteliigid	5,00—5,40 m
F_2 ja F_2'	6,00—6,50 „
F_1	7,00 „

Analoogilisi tulemusi on saanud ka teised autorid lehiste ja ka mändidega. S. Flordhi (Rohmeder, Schönbach, 1959) järgi on hübriidhaava järglased enamikus halbade omadustega ja kasutamiseks kõlbmatud. Seevastu A. Jablokov (Яблоков, 1962) on seisukohal, et sobiva valiku korral on võimalik F_2 põlvkonnast välja valida taimi, mis ei jää maha F_1 põlvkonnast.

Peab märkima, et metsakultiveerimistöödeks võib F_2 osutada sageli küllaltki sobivaks ja lõppresultaat ei pruugi oluliselt F_1 põlvkonnast erineda. On selge, et kui võrrelda kõiki F_1 ja F_2 isendeid, on F_1 kasutamiseks kohasem. Metsakultuuride rajamisel valime taimlas välja sobivamad hübriidse genotüübiga F_2 taimed. Kultuuri rajamisel istutame taimi alati tunduvalt rohkem, kui jääb raieküpsesse puistusse, seega mitte kõik kultiveeritavad taimed ei pea vastama selektsiooni nõuetele. Juhul kui väärtuslike omadustega taimi on $1/4 \dots 1/3$ nende üldhulgast, ei peaks tulemused olema oluliselt halvemad kui F_1 kasutamisel. Võimalus rakendada F_2 põlvkonda muudab aga hübriidiseerimistöo tunduvalt lihtsamaks, sest kui F_1 on juba kord saadud, võib hübriididest rajada seemneistandiku ja edaspidi kasutada tootmiskultuuride rajamiseks siit kogutud seemneid, seega F_2 -põlvkonda. Eriti oluline on see muidugi okaspuude, samuti tamme ja üldse nende liikide puhul, mille hübriidiseerimisel saadakse vähe seemneid ning korduv kunstlik ristamine F_1 saamiseks on väga kulukas.

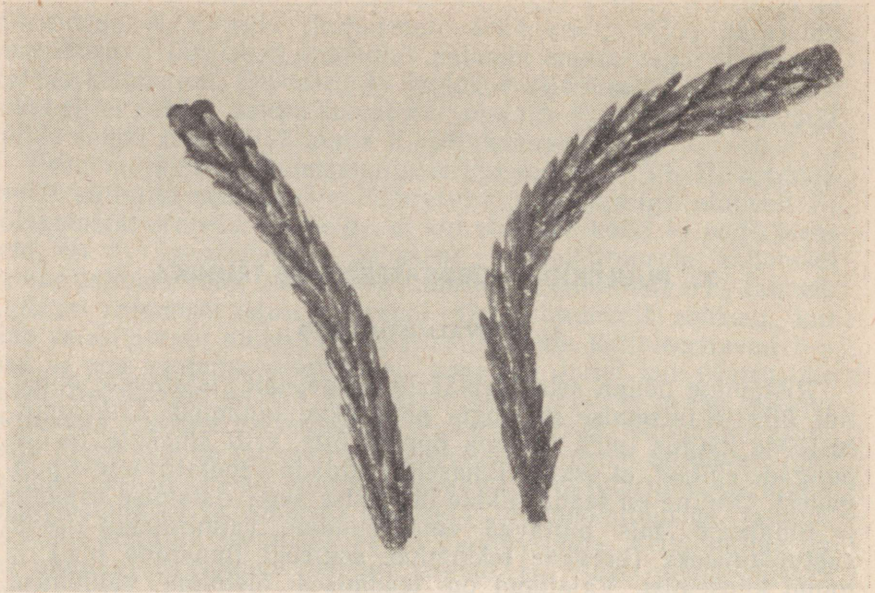
X. PUULIIKIDE HÜBRIDISEERIMISE TEHNIKA

1. ETTEVALMISTUSTÖÖD

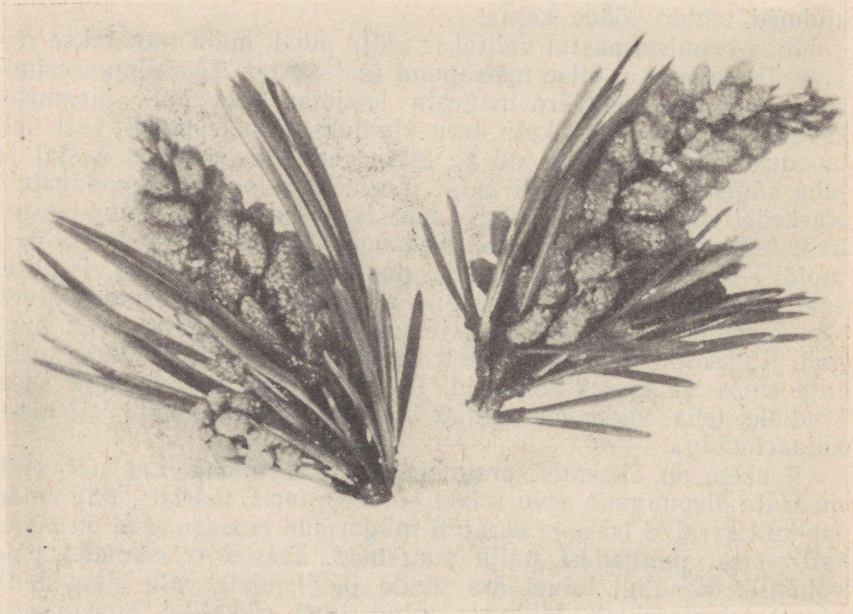
Ristamine nõuab selektsionäärilt kõigepealt ristatavate objektide õite ja õitsemise bioloogia põhjalikku tundmist. Ettevalmistustööde käigus tuleb tundma õppida õite, eriti emakate ja õiepungade ehitust, et osata viimaseid eraldada vegetatiivsetest pungadest. Oluline on teada liikide õitsemise aega ristamise rajoonis ja tunnuseid, mis näitavad emakasuudme valmisolekut tolmu vastuvõtmiseks (karvade tekkimine, sekreedi ilmumine jne.) ja tolmu küpsemist. Vajalikud on teadmised õietolmu valmimise, varisemise ja hulga kohta, mida võib saada ühest õiest või õisikust (urvast). Ettevalmistustööde käigus peetakse ka ristamistööde žurnaali (vt. lisa 4), kuhu edaspidi märgitakse üles kõik andmed tehtud tööde kohta.

Juba eelmisel aastal valitakse välja puud, mida soovitakse ristata. Teatavasti ei õitse metsapuud igal aastal. Tööde planeerimiseks on vaja varem ära määrata loodetav õite hulk järgmisel kevadel. Kerge on õisikute arvu kindlaks teha leppadel, sest neil moodustuvad nii emas- kui ka isasurvad juba eelmisel aastal ja juba sügisel on näha, kui palju järgmisel aastal õisi moodustub. Kaskedel võib sügisel kindlaks teha isasurbade arvu. Suur isasurbade hulk näitab, et ka emasurbi moodustub kevadel palju ja vastupidi — isasurbade puudumisel puuduvad ka emasõied. Paplitel saab teatud vilumuse korral õite esinemise üle otsustada talvel, sest õiepungad on tunduvalt jämedamad kui vegetatiivsed pungad. Kahekojalistel puudel on vaja eelmisel aastal kindlaks määrata emas- ja isaseksemplarid. Pungade järgi on võimalik sugu kindlaks teha, vaadeldes punga pikilõiget tugeva luubi või binokulaarluubiga.

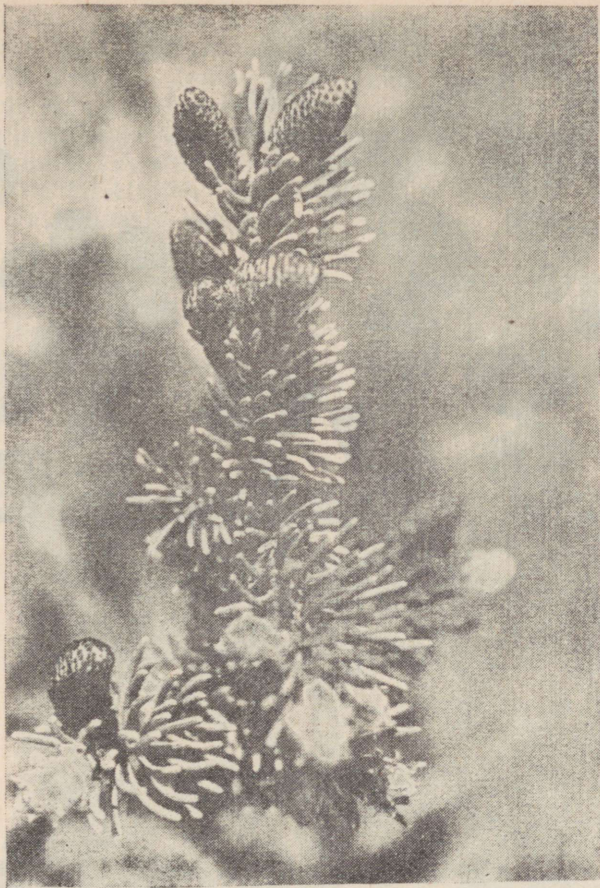
Raskem on õitsemist prognoosida okaspuudel. Lehistel võib määrata õiepungade arvu talvel — veebruaris, märtsis. Suuremad lapikult kerajad isas- ja kerajalt mügarikud emaspungad on vegetatiivsetest pungadest palju suuremad. Teistel okaspuudel pole võimalik õiepungi talvel ära tunda ja õitsemist võib ennustada ainult orienteerivalt, lähtudes antud liigi rikkaliku õitsemisega aastate korduvusest.



Joonis 60. Hariliku mäni emasõisikud. (Orig.)



Joonis 61. Hariliku mäni isasõisikud. (Orig.)



Joonis 62. Isasõisikud hariliku kuuse poogeni oksal.
(Foto H. Paves.)

2. ÕIETOLMU KOGUMINE JA SÄILITAMINE

Paplite, kaskede ja leppade õietolmu kogumiseks tuuakse isasurbadega oksad sooja niiskesse ruumi. Veenõusse asetatud okste alla pannakse sile paber. Valminud tolmu variseb paberile ja siit pühitakse ta kokku katseklaasi või mõnda teise taolisse nõusse. Mõned päevad enne tolmu täielikku küpsemist võib asetada veenõusse ka kuuse ja ebatsuuga isasõisikutega oksad. Üldiselt tuleb okaspuudel, eriti mändidel ja lehistel, isasõisikutega oksad varuda ajal, mil tolmu on täiesti valminud — nad on intensiivselt kollase värvusega ja osaliselt tolmu variseb. Lõigatud võrsed aseta-



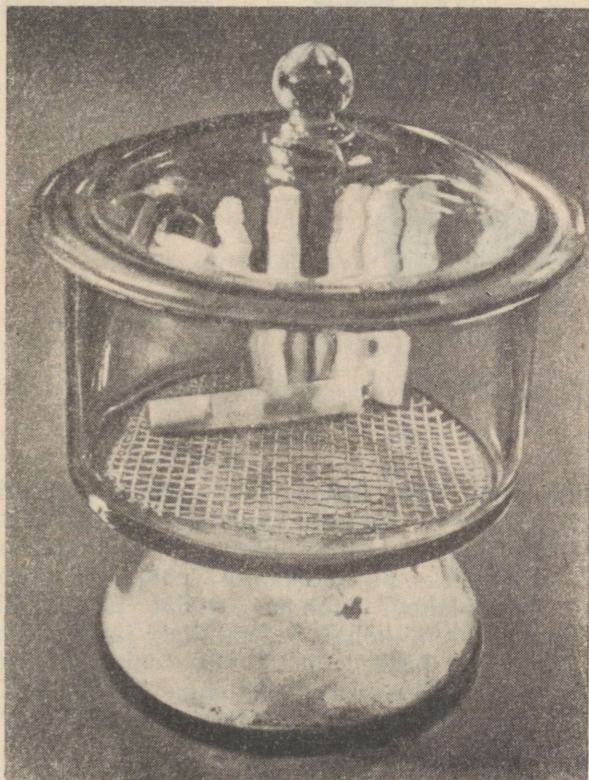
Joonis 63. Hariliku männi õietolm (suurend.). (Orig.)



Joonis 64. Arukase õietolm (suurend.). (Orig.)

takse siledale paberile ja kaetakse filterpaberiga. Soojas ruumis variseb tolm juba ühe päeva jooksul. Tolmu paremaks kättesaamiseks võib õisikuid raputada ja kergelt muljuda. Paberile varisenud tolm puhastatakse lisanditest, sõeludes läbi marli, ja kui tolm on niiske, asetatakse see mõneks tunniks õhukese kihina paberile kuiva ruumi kuivama. Puhas ja kuiv tolm valatakse katseklaasidesse, mille etikettidele märgitakse tolmu päritolu ja varumise kuupäev. Katseklaasid suletakse vatiga.

S. Larseni (1956) järgi on andnud lehiste õietolmu varumisel parimaid tulemusi järgmine moodus. Peaaegu valminud õisikutega oksad asetatakse ruumi, kus temperatuur on $+25^{\circ}$ ja õhuniiskus vähemalt 60%. Veidi enne tolmu varisemist lõigatakse oksad 10...20 cm pikkusteks lõikudeks ja hoitakse tolmu varumise ajal pargamendist pakendites temperatuuril umbes $+25^{\circ}$.



Joonis 65. Õietolmu säilitamine eksikaatoris. (Orig.)



Joonis 66. Hariliku männi idanenud öietolm (suurend.). (Orig.)

Juhul kui tolmu kasutatakse mõne päeva jooksul, hoitakse klaase tolmuga kuivas jahedas kapis või kastis. Pikemaajalisel säilitamisel asetatakse klaasid tolmuga eksikaatorisse. Sobiva õhuniiskuse hoidmiseks on eksikaatori põhjas kloorkaltsium või väävelhape. A. Jablokovi (Яблоков, 1962) järgi säilib paplite tolmu hästi kloorkaltsiumi kohal. S. Pjatnitski järgi säilib tammede, G. Frolova andmetel kaskede ja A. Dorošenko andmetel leppade tolmu kõige paremini 35%-lise väävelhappe kohal. N. Kotelova on leidnud, et männi tolmu sobivam õhuniiskus püsib 50%-lise väävelhappe kohal (Пятницкий, 1961).

Sobiva temperatuuri hoidmiseks asetatakse eksikaator külmutuskappi. Peaaegu kõikide puuliikide tolmu säilitamiseks sobib temperatuur 0° ümber.

Mitmetel liikidel (kased, paplid, jalakalised) võib tolmu säi-

litada lühikest aega ka okstel pungades. Lõigatud oksad asetatakse vette ja hoitakse seal seni, kuni tolmu on peaaegu valminud. Sellised oksad asetatakse pärgamenti pakitult külmutuskappi või jääkeldrisse ja hoitakse 0° juures. Vahetult enne tolmu kasutamist pannakse oksad soojas ruumis vette ja hoitakse seal kuni tolmu varisemiseni.

Tolmu idanemist kontrollitakse suhkrulahusel. Lahuse kontsentratsioon oleneb puuliigist (harilikul männil 20...30%-line, kuusel 10%-line ja tammel 20%-line). Kase ja haava tolmu idaneb 10%-lisel suhkru- ja 1%-lisel agar-agaril lahusel jne. Tolmu idandamine toimub nn. niiskes kambrikeses. Lahuse tilk asetatakse puhestatud ja desinfitseeritud kattedklaasile. Lahusele puistatakse ettevaatlikult õietolmu, nii et tolmurad jääksid lahuse pinnale. Edasi võetakse puhas õnarusega alusklaas, mille õnaruse servad määratakse kergelt vaseliiniga, ja asetatakse kattedklaasile, nii et lahuse tilk jääb õnarusse ja kattedklaas kleepub alusklaasi külge. Seejärel keeratakse alusklaas koos kattedklaasiga ümber, nii et lahuse tilk koos õietolmuga jääb rippuvasse asendisse. Idanema asetatakse klaasid termostaati, kus temperatuur hoitakse 20...25° piires. Tavaliselt idaneb tolmu 1...2 päeva jooksul. Pärast vastava aja möödumist vaadeldakse tolmu mikroskoobis ning tolmutorude moodustumise järgi määratakse idanemise protsent. Idanenud männi õietolmu on näidatud joonisel 66.

3. RISTAMINE KASVAVATEL PUUDEL

Kõrgetel kasvavatel puudel on ristamine raske ja tülikas. Puudele tõusmiseks läheb tarvis autotõstukeid ja rededeid. Nimetatud vahendeid saab kasutada sel juhul, kui emapuu kasvab enam-vähem tasasel maapinnal tee või sihi serval. Et puule tuleb tõusta mitmel korral ja sageli veel mitme aasta jooksul, on otstarbekas ehitada ümber puu statsionaarne telling või torn. Nende püstistamine on aga kulukas ja see tuleb kõne alla ainult üksikjuhtudel.

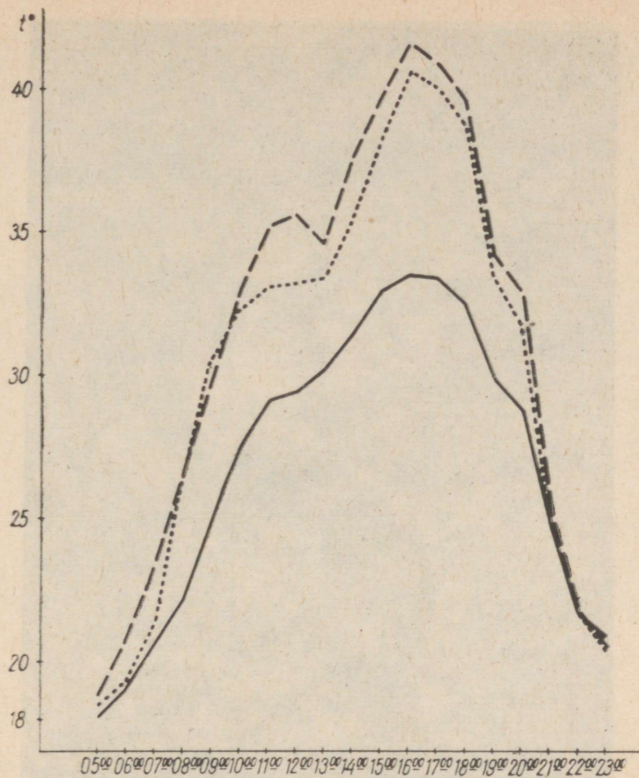
Palju mugavam on tööd teha madalatel poogitud puudel seemneistandikes ja seda moodust tänapäeval ka enamasti kasutatakse. Poogendite kasutamine võimaldab ristata mitmesuguseid vorme, rasse ja liike, mis paiknevad looduslikult erinevates rajoonides ja kasvukohtades. Liikidel, mis annavad vähe seemneid, on poogendite kasutamine vältimatu. Et saada küllaldaselt seemneid, tuleb ristata hulgaliselt õisi, tõusmine paljudele kõrgetele puudele pole aga praktiliselt võimalik. Rikkalikult viljuvatel liikidel (kased, lepad, jalakalised) saab rohkesti seemneid juba ühelt puult ja et nimetatud liikidel õitsevad suhteliselt madalad puud, on võimalik kasutada ka generatiivsel teel tekkinud eksemplare.

Et takistada juhusliku tolmu sattumist emakasuudmele, tuleb emasõisikud isoleerida. Emasõisikute isoleerimiseks seotakse õisi-

kutega võrsetele isolaatorid. Väikese poogendi võib ka üleni ühte isolaatorisse asetada. Sellega väldime tülrika ja aeganõudva kottide sidumise okstele. Isolaatorid tehakse mitmesugusest materjalist läbimõõduga umbes 20 cm ja pikkusega 30...40 cm. Isolaatorite valmistamisel ja okstele asetamisel peab arvestama, et võrsed isolatsiooni ajal tavaliselt intensiivselt kasvavad. Selleks et võrsed kotti ei purustaks ega deformeeruks, tuleb kottidesse jätta küllaldaselt kasvuruumi. Materjalidest kasutatakse õhukest tihedat riidet, pärgamenti, polüetüleenkilet jne. Marli laseb tuultolmlejade liikide peenikest tolmu läbi ja pole seetõttu sobiv. Kasutatav materjal peab tagama ka soodsad mikrokliimaatilised tingimused. Sellest lähtudes osutub polüetüleenkile enamasti ebakohaseks, kuigi on suhteliselt odav ja võimaldab isoleeritud õit jälgida. Puuduseks on halb gaasivahetus (tekib puudus CO₂-st ja transpiratsiooni tõttu kuhjub veeauru, kotti kondenseerub vesi, mis muudab koti raskeks ja isoleeritud oks võib isegi murduda). Kuumade ilmadega tõuseb temperatuur isolaatoris väga kõrgele ja kahjustab õisi. Selle kõige tõttu võivad õied ja isegi vegetatiivsed organid hukkuda. Enam-vähem analoogilised on tingimused ka pärgamendist isolaatorites (need võivad ka suhteliselt kergesti puruneda). Riidest isolaatorite eeliseks on parem gaasivahetus ja temperatuuri suhteliselt väiksem erinevus, võrreldes ümbritseva õhuga. Puudusena tuleb märkida riidest kottide määrgumist vihmaga, mis tõstab tunduvalt nende kaalu. Temperatuuri muutused erinevast materjalist isolaatorites on kujutatud joonisel 67. Nagu näha, tõuseb temperatuur isolaatorites keskpäeval tunduvalt kõrgemale kui vabas õhus. Temperatuur pärgamendist isolaatoris on mõningal määral kõrgem kui riidest isolaatoris.

Isolaatorite asetamisel okstele tuleb eelnevalt kõrvaldada oksalt seal olevad isasõied või õisikud. Isolaatori alumine ots seotakse ümber võrse, kusjuures koti ja võrse vahele pannakse kiht vatti. Vatt tihendab sidet ja takistab võrse tugevat kinninõõrimist. Tuleb arvestada, et 500 isolaatorile kulub umbes 1 kg vatti. Putuktolmlejatel liikidel jäetakse koti ülemine ots kinni liimimata, see keeratakse kaks korda kokku ja suletakse kirjaklambritega. Õied tuleb isoleerida tavaliselt 3...5 päeva enne puhkemist, igal juhul enne, kui antud liigi õietolm hakkab levima. Tuleb silmas pidada, et tolmu võib sattuda õiepungadele ka nende puhkemise eel ja hiljem juhuslikult õit viljastada. Isolaatori sideme külge seotakse lipik, millele märgitakse isolaatori number. Lipikule võib kanda ka isoleerimise kuupäeva, õite või õisikute arvu ja hiljem tolmeldamise kuupäeva, tolmu päritolu, isolaatori kõrvaldamise kuupäeva jne. Ulatuslikumate tööde korral piirduakse ainult numbrimärgimisega ja muud andmed kantakse ristamistöõde žurnali.

Männil isoleeritakse õiepungad siis, kui õiepung on vaevalt tuntav — ta peab olema soomustega veel tihedalt ümbritsetud.



Joonis 67. Temperatuur isolaatorites ja vabas õhus:

— õhu temperatuur;
 - - - - - temperatuur pärgamendist isolaatoris;
 temperatuur riidest isolaatoris.

Ajal, mil soomused avanevad ja õisiku ülemine punane ots on nähtav, võib juhuslik tolmu põhjustada viljastumist. Vegetatiivpungadest on õiepung eristatav kuju ja suuruse poolest: ta on neist jämedam ja silindrikujuline.

Lehiseid on sobiv isoleerida siis, kui soomuste vahelt on vaevalt nähtavad emasõisikute punakad otsakesed. Kuuskedel ja ebaetsuugadel tuleb õisikud isoleerida veel suletud kujul, sest soomused avanevad järsku ja vabastavad täiesti arenenud emasõisiku.

Kahesuguliste õitega liikidel on tarvis õied eelnevalt kastreerida — kõrvaldada tolmukad. Kui õisikus esineb nii emas- kui ka isasõisi, tuleb isasõied kõrvaldada. Kastreerimist tuleb teha ettevaatlikult, et õisi võimalikult vähe vigastataks, sest vigastuste tõttu võivad õied hukkuda. Kastreerimiseks kasutatakse peeneotsalisi kirurgilisi pintsette, millega kõrvaldatakse tolmukate pead.



Joonis 68. Õite isoleerimine hariliku männi poogendil.
(Orig.)

Pärast õite isoleerimist tuleb õisi iga päev jälgida, et leida õige aeg tolmeldamiseks. Sobiv on okaspuuid tolmeldada siis, kui soomused asetuvad õisiku teljega risti ja õisik on täielikult välja arenenud. Paplitel näitab emaka täielikku küpsemist sekreedi tekkimine emakasuudmele, kaskedel aga karvakeste ilmumine (vaadata luubiga!). Tolmeldamist korratakse 2...3 päeva järel pärast esimest tolmeldamist.

Tuultolmlejate liikide tolmeldamiseks on otstarbekas kasutada spetsiaalseid pulverisaatoreid — tolmeldajaid — või ka tavalisi meditsiinilisi süstlaid. Süstlaga tolmeldamisel peab tolm olema



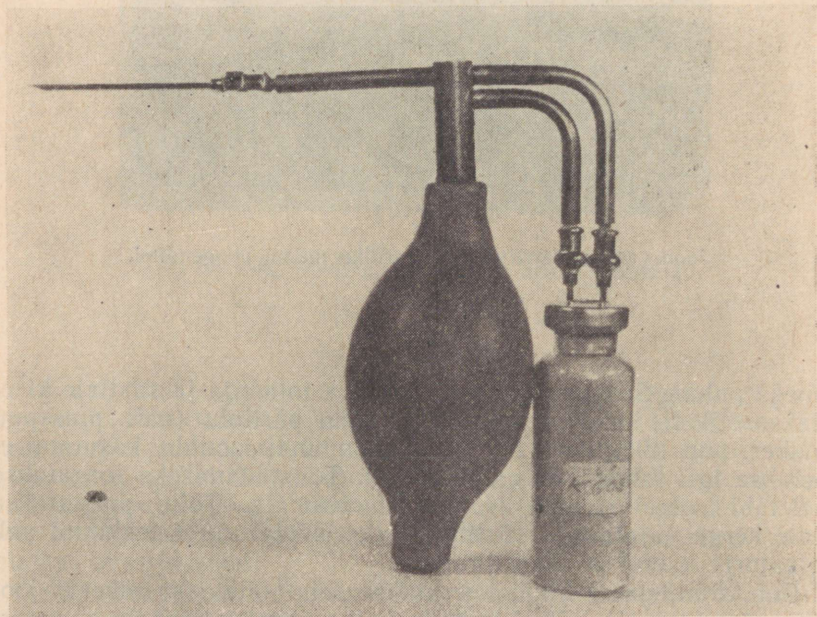
Joonis 69. Isoleeritud õied hariliku männi poogenditel.
(Orig.)

kuiv ja puhas. Süstal täidetakse vastava tolmu ja süstlale kleebitakse etikett, kuhu on märgitud tolmu päritolu (näit. plusspuu number, puu liik jne.). Erinevate kombinatsioonide kasutamisel võetakse iga tolmu jaoks uus süstal. Tolmeldamiseks torgatakse nõel läbi isolaatori ilma isolaatorit avamata. Tolm puistatakse õitele kerge vajutusega süstla kolvile. Nõelatorkest tekkinud auk isolaatoris kaetakse liimitilgaga.

Putuktolmlejatel liikidel kantakse tolmu õitele peenikeste joonistuspintslite abil, võib kasutada ka prepeareerimisnõela otsa torgatud kummi- või korgitükikest.



Joonis 70. Tolmeldamine meditsiinilise süstla abil. (Orig.)



Joonis 71. Soomes konstrueeritud tolmeldamisvahend. (Orig.)

Tolmeldamiseks on sobiv kuiv ja tuulevaikne ilm. Isolatsiooni kontrolliks jäetakse mõned isoleeritud õied tolmeldamata; muud operatsioonid tehakse neil analoogiliselt teistega. Juhul kui ka neis isolaatorites olnud õitel moodustub seemneid, ei ole isolatsioon olnud küllaldane.

Isolaator kõrvaldatakse ajal, mil antud liigil on õitsemine lõppenud — tavaliselt 10...14 päeva pärast tolmeldamist. Vatt koos sideme ja lipikuga jäetakse oksale. See võimaldab hiljem õisikuid ja vilju üles leida.

4. RISTAMINE LÕIGATUD OKSTEL

Liikidel, mille seemned valmivad lühikese aja jooksul, on ristamist kõige lihtsam läbi viia lõigatud okstel laboratooriumis või kasvuhoones. Kõige enam kasutatakse nimetatud viisi paplite ristamisel, väga head on olnud tulemused ka pajudega. Tulemusi on saadud ka jalakate ja kaskedega.

Oksad hangitakse kevadel, tavaliselt nädal või paar enne liigi looduslikku õitseaega. Jalakatel lõigatakse oksad vaid 1...2 päeva enne õitsemist. Oksad võetakse võra valgustatud osalt, kus võrsed ja pungad on tugevamad. Oksad tuleb lõigata küllalt pikad, sest tugevad oksad säilivad paremini. Paplite oksad lõigatakse umbes 75...150 cm pikkused. 100...150 cm pikkused võetakse oksad paplitel, mis kuuluvad sektsioonidesse *Tacamahaca* ja *Aigeiros*, sest neil kulub viljastumisest seemnete valmimiseni 3...7 nädalat ja lühikeste okste korral võib toitainetest puudus tulla. Liikidel sektsioonist *Leuce* valmivad seemned 2...3 nädala jooksul ja oksad lõigatakse 75...100 cm pikkused. Jalakate okste sobiv pikkus on 50...75 cm. Lõikekohal peab okste läbimõõt olema vähemalt 1 cm.

Lõigatud oksad asetatakse vette, kuhu on soovitatav lisada toitelahust. Toitelahuse võib valmistada järgmise koostisega (ühe liitri vee kohta): 1) kaltsiumnitraati 1,0 g; 2) kaaliumfosfaati 0,25 g; 3) magneesiumsulfaati 0,25; 4) kaaliumkloriidi 0,124 g. Ämbrisse võib panna umbes 10 oksa. 4...5-liitrisesse nõusse 4...5 oksa. Enne nõusse asetamist uuendatakse terava aiaoaga või sekaatoriga lõiget. Seda on soovitatav teha vee all. Veenõud okstega paigutatakse kasvuhoonesse, kus temperatuur on 18...22°. Igale paplioksale jäetakse 3...4 õiepunga ja niisama palju lehepungi, ülejäänud aga kõrvaldatakse, sest paljude õite ja lehtede esinemisel võib tulla puudus plastilistest ainetest. Jalakatel jäetakse oksale 2...3 õiepunga (õied tuleb eelnevalt kastreerida) ja umbes 20% lehepungadest. Iga kahe päeva järel vahetatakse vett ja uuendatakse lõiget (vee all).

Isasõitega oksad hoitakse eraldi ruumis veenõus sileda paberi kohal. Oksad isasõitega lõigatakse 40...50 cm pikkused. Et nende

säilitamise periood on lühike, pole neilt vaja kõrvaldada lehe- ja õiepungi.

Õite puhkemise aeg oleneb kõigepealt okste lõikamise ajast — mida varem nad lõigatakse, seda enam kulub kasvuhoones aega õite puhkemiseni. Oluline on ka temperatuur ja valgustingimused. Erinevatel liikidel võib puhkemisaeg olla erinev. Juhul kui üks ristatavatest komponentidest puhkeb varem kui teine, viiakse esimene enne õite täielikku puhkemist jahedasse pimedasse ruumi (temp. +2...+3°). Teades mõlema liigi puhkemise algust, võib õitsemise ajad kokku viia selliselt, et asetame liigi, millel kulub õitsemise alguseni rohkem aega, sooja ruumi varem.

5. HÜBRIIDSEEMNEISTANDIKUD

Kasutades eespool käsitletud ristamise viise, saadakse suhteliselt vähe seemneid ja F_1 saamiseks tuleb tolmeldada korduvalt. Et saada küllaldaselt ja pidevalt hübriidseid seemneid, on otstarbekas rajada spetsiaalsed hübriidseemneistandikud. Seemneistandikku istutatakse kokku kaks liiki, rassi, vormi või teisendit. Istandik rajatakse komponentidest, mille kohta varem on teada, et nende hübriidid on mingi positiivse omadusega. Seemneistandiku rajamiseks on tarvilik, et valitud partnerid kergesti ristuksid ja antud tingimustes üheaegselt õitseksid. Materjali valikul tuleb arvestada, et ka ühe ja sama liigi erinevad vormid ja isegi üksikud puud õitsevad sageli erinevatel aegadel. Materjali seemneistandiku tarvis tuleb seega hoolikalt valida. Hübriidseemneistandikud rajatakse enamasti vegetatiivsel teel, kusjuures materjal võetakse pluss- või, kui need on olemas, siis eliitpuudelt.

Hübriidseemneistandikke on lihtne rajada kahekojaliste liikidega. Emapuudeks ette nähtud liigil (vormil, teisendil) võetakse pookoksad (pistoksad, juurpistikud) emaseksplarilt, tolmutajal isapuult. Sellist moodust saab kasutada paplitel, saartel ja mõnel teisel liigil. Vegetatiivsel paljundamisel teatavasti kloonil sugu säilib. Emas- ja isaskloonid istutatakse seemneistandikku tavaliselt vahelduvate ridadena. Esialgu võib istutada vahedega 5×5 m, nii et kaks rida emapuid vahelduksid kahe rea isapuudega. Hiljem, kui paigutus muutub tihedaks, võidakse iga teine rida välja raiuda, ilma et vahekord muutuks. Istandiku rajamine ja hooldamine toimub analoogiliselt vegetatiivsete seemneistandikega.

Madalatüvelistena võib selliseid istandikke rajada ka ühekojalistel liikidel, eriti kui isasõisikud moodustuvad juba sügisel (kased, lepad). Isasõisikud tuleb kõrvaldada sel liigil või vormil, millelt plaanitseme koguda seemneid. Nimetatud liigid viljuvad rikkalikult ja väikestel aladel pole isasurbade kõrvaldamine seotud eriti suure töökuluga. Liikidel, millel isasõisikud

saab ära tunda kevadel, jõuab neid kõrvaldada ainult väga väikestel aladel ja praktikas osutub see ebasobivaks. Tootmistingimustes on paratamatu teiste viiside kasutamine. Tähelepanu väärib idee, mida on rakendanud S. Larsen (1956) lehiseistandike rajamisel Taanis. Lehistel paljud liigid ristuvad kergesti, sealjuures isetolmlemisel tekib aga palju tühje seemneid ja seemikud on nõrga kasvuga. Hübriidseemikud on kergesti ära tuntavad oma kiire kasvu ja morfoloogiliste tunnuste poolest. S. Larsen asetas reas tolmeldatavad eksemplarid vaheldumisi tolmeldajatega ja iga teise rea moodustas ainult tolmeldajatest. Sel juhul on emaseksemplaride omavaheline tolmlamine väga väikese tõenäosusega ja isetolmlemisest tekkinud seemnete arv väga väike.

Veel efektiivsem on tulemus, kui valida emapuuks (tolmeldatavaks) puu, millel emasõied valmivad varem kui isasõied. S. Larseni andmeil säilib see omadus ka kloonil. Tolmeldajaks valitakse puu, mille isasõisikud valmivad üheaegselt tolmeldatava liigi emasõisikutega.

XI. KATSETÖÖDE ORGANISEERIMINE

1. KATSETÖÖDE ÜLESANDED JA VÕIMALUSED

Genotüübi uurimine on igasuguses selektsioonitöös kõige olulisem ja samal ajal ka kõige raskem töö. Kuivõrd üks või teine tunnus või omadus on pärilik, selle üle saab otsustada ainult järglaste uurimise ja nende võrdlemise teel vanematega. Selleks tuleb kõigepealt vanemate omadusi ja tunnuseid täpselt tundma õppida. Et fenotüübi kujunemisel on peale genotüübi väga tähtsad ökoloogilised tingimused, on vaja uurida ka keskkonda, milles fenotüüp on kujunenud. Järglaste uurimisel peab arvestama, et mingi tunnus või omadus saab välja kujuneda teatud oludes (pärilik pole mitte tunnus või omadus, vaid võimalus seda teatud tingimustes kujundada), ja seetõttu on sageli vaja järglasi mitmesugustes tingimustes kasvatada.

Järglaste uurimise tulemused sõltuvad paljudest teguritest. Oluline on järglaste saamise viis. Põhimõtteliselt võib järglasi saada kahel teel — vegetatiivselt ja suguliselt (generatiivselt).

Kloonide uurimine on lihtne ja otstarbekas liikidel, mis paljunevad kergesti pistokstest. Üldiselt uuritakse kloone ja võrreldakse neid taimedel, mida ka tootmises paljundatakse vegetatiivselt, näiteks mitmesugused pajude sordid ja kultuurpaplid sektsioonidest *Aigeiros* ja *Tacamahaca*. Tuleb jälgida, et võrdluskatseteks võetavad pistikud pärineksid võra samast osast ning oleksid ühesuguse pikkuse ja jämmedusega.

Enamikul majanduslikult tähtsatel liikidel pole pistokste kasutamine võimalik või aeglase ja ebaühtlase juurdumise tõttu soovitatav. Neil saab kloone uurida pookimise abil. Nimetatud viisil on aga terve rida puudusi, millest oli juttu juba varem. Tulemustele võib avaldada mõju ka alus. Vaatamata ühesuguste aluste valimisele, pole välistatud võimalus, et kloonid ei reageeri aluse mõjule ühtlaselt. Tulemusi võib mõjutada ka ebaühtlane kokkukasvamine alustega. Nii nagu pistokstega paljundamisel tuleb ka pookimisel pookoksad võtta võra samast osast ja emapuud peavad olema ühesuguse vanusega. Mitmetel liikidel, näiteks kuusel ja ebatsuugal, säilitab poogend mõnikord pikka aega oksa kuju ega

moodusta normaalset tüve. Sellistel poogenditel pole võimalik otsustada tüve vormi, okste hargnemise tüübi ja teiste tunnuste üle.

Võib öelda, et enamikul liikidel (välja arvatud paplid ja pajud) on kloonide uurimine ja võrdlemine küllaltki problemaatiline. Kloonide võrdlemise teel saab aga sageli kiiresti kindlaks teha, kas üks või teine tunnus on modifikatsioon või on see tingitud genotüübist. Genotüübist tervikuna aga sel viisil ülevaadet ei saa. Mändidel, lehistel ja mitmesugustel lehtpuudel saab kloonide järgi



Joonis 72. Hariliku männi katsekultuur Järvelja õppe- ja katsemetsamajandis kv. 220, vanus 10 aastat.
(Orig.)

otsustada selliste tunnuste üle nagu okste pikkus, jämedus ja hargnemine ning tüve vorm. Juurdekasvu perioodilise mõõtmisega võib kindlaks teha ka kasvukäigu. Füsioloogilistest omadustest saab pistokste või poogendite abil määrata vegetatsiooni alguse ja lõpu ning samuti vastupidavuse hilis-, vara- ja talvekülmadele. Teatud määral saab jälgida ka vastupidavust haigustele ja kahjuritele.

Kloonide uurimine ei anna ülevaadet seemnetest kasvatatud järglaste kasvust ja arenemisest.

Generatiivse järglaskonna uurimist ja võrdlemist kasutatakse nii üksikute puude genotüüpide hindamiseks (plusspuud) kui ka populatsioonide erinevuste selgitamiseks. Üksikute puude järglaste uurimist on käsitletud varem ja sellel siin ei peatuta.

Populatsioonide järglasi uuritakse juhul, kui on tarvis selgitada, kas erinevused puistute vahel olenevad kasvutingimustest või erinevustest puistu genofondis (näiteks plusspuistute järglaste võrdlus). Populatsioone peab uurima ka geograafiliste ja ökoloogiliste rasside võrdlemiseks. Tõepäraste andmete saamiseks tuleb rasside uurimisel koguda materjali mitmest antud rassile iseloomulikust puistust.

Puistute iseloomustamiseks on väär koguda seemneid ainult ühelt või mõnelt puult. Üsikumid puud võivad olla erinevate omadustega ja nende järglased ei iseloomusta tervet populatsiooni.

Puistule hinnangu andmiseks on kõige lihtsam koguda seemneid või vilju puistu ülestöötamisel lageraie langil. Juhul kui näiteks okaspuude langil on varutud kõigi puude kähbid, võetakse hästi segatud kähbipartiist kähbisid, olenevalt kähvide kogusest 10—20 kohast sellisel hulgal, et lüdimisel saadaks vähemalt 100 g seemneid. Üldiselt tuleb viljur või seemneid varuda koguses, mis vastab keskmisele seemneproovile.

Teiste raieviisidega (valik, aegjärkne, hooldusraied) väljaraiutud puude seemned puistut ei iseloomusta, sest raie on valikuline — raiutakse välja teatud omadustega puud. Kasvava metsa korral on kõige otstarbekam varuda seemned või viljad puistus võetud proovitükil. Proovitükil kogutakse viljad kõikidelt puudelt ja paigutatakse kokku.

2. OSATÜKKIDE PINDALA PLANEERIMINE VÕRDLUSKATSETEL

Metsanduslike katsete planeerimisel on tähtsaks probleemiks katsete kestus. Et katsed vältavad suhteliselt pikka aega, tuleb katsete paigutus ja skeemid eelnevalt põhjalikult läbi töötada ja ette planeerida.

Katsete kestus oleneb püstitatud ülesandest. Juhul kui taetakse selgitada näiteks kloonide sobivust vegetatiivsete seemne-

istandike rajamiseks, tulevad kõne alla lühiajalised katsed. Suur materjali hulk põhjustab väikeste osatükkide kasutamist, kusjuures igal osatükil on mingi kloon või perekond esindatud väikesearvuliselt. Suurte osatükkide korral on võimatu leida ühtlaste tingimustega maa-ala, kuhu katsete seeria ära mahuks. Lühiajalisi katseid ei tule rajada üksnes tehnilistel põhjustel, vaid ka seetõttu, et tulemusi on tarvis saada võimalikult kiiresti. Paralleelselt lühiajaliste katsetega tuleb rajada ka pikaajalisi katseid, mis tulevikus näitavad lühiajaliste katsete põhjal tehtud järelduste õigsust või paikapidamatust. Lühiajaliste katsetega saab otsustada mitmete, kuid mitte kõikide omaduste ja tunnuste üle. Väga hästi näitavad lühiajalised katsed objekti külma- ja põuakindlust, vastupidavust haigustele ja kahjuritele noores eas. Nagu on selgunud katsetest, on omadus moodustada vastavakujulist võra samuti äratuntav juba noortel taimedel. Ka hargnev ja kõver tüvi moodustub juba noortel puudel. Kasvu noortel puudel hinnatakse põhiliselt kõrguse juurdekasvu uurimisega.

Lühiajalisteks tuleb pidada katseid, mis kestavad (olenevalt liigist) 10...30 aastat. Puistu lõplikku tootlikkust saab lühiajaliste katsete alusel määrata ainult orienteerivalt (kasvukäigu alusel). Tootlikkuse üle otsustamiseks rajatakse täiendavalt pikaajalised katsed nende järglaskondadega, mis lühiajalistes katsetes on osutunud kõige vastupidavamateks ja tootlikumateks. Pikaajaliste katsete kestus peab olema vähemalt $\frac{2}{3}$ raievanusest või isegi vastama raievanusele. Seega tuleb katsete pindala võtta suurem, arvestades, et raieküpsel katsetükil oleks vähemalt see puude arv, mis on nõutav tõenäoliste takseerandmete saamiseks proovitükil, 60...100 a. vanuses puistus.

Järelikult oleneb planeeritavate katsete pindala kõigepealt nende kestusest. Peale selle sõltub katsete üldpindala veel katsetes kasutatavate objektide arvust, osatükkide arvust iga objekti kohta (korduvusest) ja katse liigist (üksikud katsed või katsete seeria).

Katsete rajamisel tuleb arvestada, et väga raske on leida suuremat maa-ala, kus kasvutingimused oleksid ühesugused. Seetõttu peab peaaegu alati töötama minimaalselt väikeste osatükkidega ja võimalikult paljude kordustega. Objektide arvu pole enamasti võimalik vähendada, sest mida enam on objekte, seda rohkem saadakse võrreldavaid andmeid ja seda suuremad on võimalused sobivate genotüüpide leidmiseks.

On selge, et osatükkide mõõtmeid ei saa lõputult vähendada. Osatükkide suurusel on mõõdetavate indiviidide arv ja väikese arvu mõõtmiste korral pole võimalik saada matemaatiliselt usaldatavaid andmeid. Kõikide omaduste ja tunnuste kohta (kõrgus, diameeter, kahjustuseaste jne.) tuleb leida mõõtmiste või hindamisskaala järgi aritmeetiline keskmine (\bar{X}). Seda loeme

iseloomulikuks kogu objektile antud tingimustes. Väljavalitud proovi keskmine võib üldise kogumiku keskmisest suuremal või vähemal määral kõrvale kalduda. Kõrvalekaldumine oleneb aritmeetilise keskmise veast, mis arvutatakse valemiga

$$m = \pm \frac{s}{\sqrt{n}},$$

kus m on aritmeetilise keskmise viga;

s — vaadeldava näitaja hajuvus (standardhälve);

n — mõõtmiste ja vaatluste arv (indiviidide arv).

Valemist ilmneb, et viga oleneb andmete hajuvusest (standardhälbest) ja indiviidide arvust katses. Mida suurem on indiviidide arv ja mida väiksem üksikute andmete hajuvus, seda väiksem on viga. Nagu on selgunud, võib küllaldase matemaatilise täpsuse saada 30...40 indiviidi korral. Osatüki suuruse (koos sellega ka indiviidide arvu) määramisel on veel olulisemaks teguriks geneetiline muutlikkus järglaste seas. On mõistetav, et mida heterogeensem on kasutatav materjal, seda suurem on järglaste erinevus ja järelikult ka standardhälve. Populatsiooni järglaste hulgas on varieeruvus tavaliselt tunduvalt suurem kui üksikpuude järglaste vahel. Üksikpuude järglaste korral on varieeruvus eriti väike siis, kui kasutatakse kunstlikust ristamisest saadud järglasi. K. Sterni (1953) andmetel oli hariliku männi katsekultuurides, mis olid saadud kunstlikust ristamisest, varieeruvus 20% väiksem varieeruvusest katsekultuurides, mis olid rajatud vabatoimlemisest saadud järglastega. Seega tuleb kõige suuremad osatükid võtta populatsioonide järglaskondade iseloomustamiseks. Üksikpuude genotüübi hindamiseks võivad osatükid olla väiksemad. Veelgi väiksemad võivad olla osatükid ristamisest saadud järglaste hindamiseks ja võrdlemiseks. Osatükkide suuruse määramisel tuleb arvestada seda, et suurtel osatükkidel suureneb muutlikkus (ja seda väljendav standardhälve) muutuste tõttu mullas.

Osatükkide planeerimisel tuleb arvestada, et äärmisi taimi tavaliselt ei mõõdetata ja vastavalt sellele tuleb ka osatükkide pindala suurendada. Peale selle peab arvestama, et osa taimedest võib kannatada mitmesuguste vigastuste ja kahjustuste all ja neid pole võimalik mõõta ega hinnata.

Arvestades eeltoodut, ei ole võimalik osatükkide suurust ja neile istutatavat indiviidide arvu ette öelda, see tuleb otsustada igal konkreetset juhul olenevalt katse ülesandest ja teistest tingimustest.

Kloonide võrdluseks lühiajalistes katsetes on sageli küllaldane, kui istutada 10...15 poogendit osatükile. Ristamisest saadud materjali korral piisab samuti 10...15 indiviidi mõõtmisest, vabatoimlemisest saadud järglaste korral on vaja enamasti istu-

tada minimaalselt 50 taime ja populatsioonide järglaste hindamiseks 100 taime.

Pikaajalisteks katseteks peavad osatükid olema sellise suurusega, et neil saaks kasutada tavalisi metsakasvatustlikke abinõusid ja oleks võimalik saada täpseid andmeid kasvu käigu kohta. Selleks peaks osatükk olema suurusega umbes 0,25 ha. Alati on tarvis arvestada, et katsete tulemused on kehtivad neis tingimustes, kus katsed rajati. Tulemusi ei saa laiendada teiste tingimuste kohta. Kui on vaja teada materjali sobivust mitmesuguste tingimuste jaoks, tuleb katseid korrata mitmesugustes tingimustes, s. o. katsete seeria rajada. Seeriakatsete rajamine osutub tavaliselt möödapääsmatuks, sest tulemused võivad erinevates tingimustes olla küllaltki erinevad (näiteks eri rasside, sortide, vormide jne. kasutamisel). Seeriakatsete korral võib ühel katsealal korduste arvu vähendada.

3. OSATÜKKIDE PAIGUTAMISE SCHEEMID

Objektiivsete katsetulemuste saamiseks on oluline osatükid katsealal õigesti paigutada. Osatükkide paigutuse skeemi ehk asetusviisi valikul tuleb arvestada objektide (katsetatavate variantide) ja korduste arvu, osatükkide ja katseteks sobiva maa-ala suurust, kuju ja iseloomu.

Lihtsam osatükkide paigutamise meetod on ridaasetusmeetod (regulaarne paigutus). Ridaasetusviisi puhul on võimalikud ka erinevad variandid. Meetodi peamised iseärasused on järgmised: 1) kordused paiknevad ühes reas kõrvuti, 2) osatükkide (variantide) paigutus on kordustes ühesugune ja 3) osatükid on kujult piklikud, ristkülikukujulised. Ridaasetus on eriti sobiv väiksema arvu variantide ja suuremate osatükkide korral,

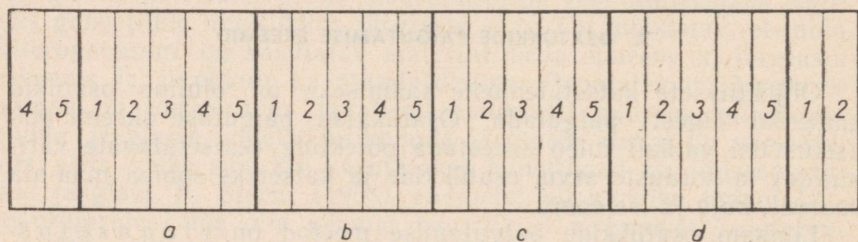
Lapi nr.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Variandi nr.	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4
	a				b				c			

Joonis 73. Ridaasetusviis Mitscherlichi järgi nelja variandi (1—4) ja kolme (a—c) kordusega.

näiteks pikaajalistes katsetes. Tavaliselt piirduakse metsanduslikes katsetes 3..4 kordusega.

Üks sagedamini kasutatavaid ridaasetusviise on Mitscherlichi meetod, mida on kohane rakendada väikese variantide arvu korral. Variantide paigutus on näidatud joonisel 73.

Eelmise meetodi täiendatud kuju on nn. Lindhardi meetod. Katse algusesse ja lõpu paigutatakse täiendavad osatükid — esimese korduse ette pannakse viimased ja viimase korduse järele esimesed variandid, nagu on näha joonisel 74. Täiendavate osatükkide arv sõltub variantide arvust (V) ja arvutatakse paarisarvu variantide korral valemiga $\frac{V}{2}$ ning paaritu arvu variantide korral valemiga $\frac{V-1}{2}$. Meetod on veidi töömahukam, kuid täpsem.



Joonis 74. Lindhardi meetod viie variandi (1—5) ja nelja (a—d) kordusega.

Eelmistega sarnane on nn. standardmeetod, mida kasutatakse suurema arvu variantide korral. Osatükid paigutatakse nagu Mitscherlichi meetodil, ainult viimase korduse järel asub veel variant 1 (kontroll ehk standard). Suure variantide arvu korral paigutatakse standard katsesse tihedamini, näiteks iga nelja variandi järele. Tavaliselt võrreldakse iga varianti standardiga. Standardi tiheda asetuse tõttu võib korduste arvu vähendada.

Viimasel ajal on järjest enam rakendamist leidnud ruutasetusmeetod, mis võimaldab paremini kasutada katseala pindala ja teha dispersioonanalüütilisi arvutusi. Standardmeetodist erineb see selle poolest, et kordused paiknevad üksteise all ja variantide järjestus kordustes on erinev.

Kõige lihtsam on osatükkide blokkasetus (joonis 75). Iga blokk kujutab endast ühte kordust, kusjuures igas blokkis on esindatud kõik objektid. Bloki piirides peavad mullastikutingimused ühtlased olema. Et suure objektide arvu korral on see raske, siis kasutatakse nimetatud meetodit tavaliselt 10...15 objekti võrd-

<i>d</i>	5	1	3	6	2	4
<i>c</i>	6	4	2	5	3	1
<i>b</i>	4	5	1	6	3	2
<i>a</i>	1	2	3	4	5	6

Joonis 75. Blokkasetus: 1—6 variandid:
a—d kordused. (Russi järgi.)

lemisel. Objektid paigutatakse blokkides kindla süsteemi järgi või ka meelevaldselt. Seejuures tuleb jälgida, et osatükid asetseksid üksteisest eemal, jaotatuna ühtlaselt katsemaa-alale. Variandi osatükid ei tohi paikneda diagonaalselt ja vältida tuleb juba esinenud seoste (näiteks 1...2, 4...5, 3...1 jne.) kordumist.

Kui on tegemist suurema arvu objektidega, võib kasutada võrkasetust. Meetod seisneb selles, et ühes blokis ei asu mitte kõik objektid, vaid ainult teatud arv neist. Lühendatud blokkide kasutamisel saab arvestada mulla erinevusi nii nagu väikese arvu objektide korral. Metsanduslikus seleksioonis rakendatakse sageli kahekomplektilist võrku. Objektide arv ühes katse blokis vastab ruutjuurele üldisest objektide arvust.

Näiteks 25 objekti puhul tuleb neist teha 5 blokki, igas 5 objekti. Esimeses blokis on objektid 1, 2, 3, 4, 5, teises 6, 7, 8, 9, 10 jne. Neist koostatakse esimene komplekt (*x*). Teises komplektis (*y*) jaotatakse objektid, mis esimeses olid ühes blokis, erinevate blokkide vahel laiali, nagu on kujutatud skeemil:

blokk	komplekt x					blokk	komplekt y				
1	1	2	3	4	5	6	1	6	11	16	21
2	6	7	8	9	10	7	2	7	12	17	22
3	11	12	13	14	15	8	3	8	13	18	23
4	16	17	18	19	20	9	4	9	14	19	24
5	21	22	23	24	25	10	5	10	15	20	25

Dlokid	IV kordus y					III kordus x					blokid
j	5	10	15	20	25	21	22	23	24	25	e
i	4	9	14	19	24	16	17	18	19	20	d
h	3	8	13	18	23	11	12	13	14	15	c
f	2	7	12	17	22	6	7	8	9	10	b
g	1	6	11	16	21	1	2	3	4	5	a
e	21	22	23	24	25	5	10	15	20	25	j
d	16	17	18	19	20	4	9	14	19	24	i
c	11	12	13	14	15	3	8	13	18	23	h
b	6	7	8	9	10	2	7	12	17	22	f
a	1	2	3	4	5	1	6	11	16	21	g
	I kordus x					II kordus y					

Joonis 76. Kahekomplektiline võrkasetus 25 objekti ja nelja kordusega. (Muudetult Rohmederi järgi.)

Nagu näeme, asetatakse esimeses komplektis (x) objektid horisontaalsete ridadena. Teises komplektis (y) koostatakse horisontaalsed blokid esimese vertikaalsetest ridadest.

Põhiplaani kahekordsel kordamisel (seda võib korrata ükskõik kui palju kordi) paigutatakse blokid ja ka blokis olevad objektid enamasti juhuslikult. Orienteerumise lihtsustamiseks säilitatakse korrapärasus esimeses komplektis. Muidugi võivad kõik kordused paikneda ka korrapäraselt, nagu on kujutatud joonisel 76.

4. KATSEKULTUURIDE RAJAMINE

Selektsioonialased katsed rajatakse tavaliselt istutamise teel, külvamine pole mõeldav seemnete vähesuse tõttu. Külvata võib vaid siis, kui see on eriti sobiv (näiteks tamm). Rohkesti seemneid annab kask, kuid katsetes on neid riskantne külvata, sest kerged kaseseemned lenduvad hõlpsasti ning see võib põhjustada katsete nurjumisi.

Katsematerjali kasvatamiseks tuleb taimlas valida maa-ala, kus muld on ühtlane ja kus eelnevalt on toimunud ühesugune mullaharimine, väetamine ja on kasvatatud ühesugust kultuuri. Hulgalise materjali korral on vahel tarvis kasutada taimla erinevaid osi või isegi mitmeid taimlaid. Ühte katsesse minev materjal pärinegu igal juhul ühesugustest tingimustest. Kõik abinõud (katmine, hooldamine, haiguste tõrje, varjamine jne.) peavad olema ühtlased kõikidele objektidele. Külvinorm tuleb valida selliselt, et taimede paigutus oleks objektidel ühtlane. Et taimlas teha seemikute vaatlusi ja mõõtmisi ja neid statistiliselt läbi töötada, tuleb külvata (ja ka koolitada, kus seda tehakse) teatud skeemi järgi, vastavate kordustega. Peab arvestama, et seemikute kasv oleneb seemnete suurusest, mis võib varjutada isegi genotüübist tingitud kasvuerinevused (välja arvatud kask, haab jt. kergete seemnetega liigid).

Katsetaimede kasvatamise viis sõltub püstitatud eesmärgist. Näiteks populatsioonide geneetiliste omaduste selgitamisel tuleb vältida mitteelujõuliste tüüpide väljalangemist loodusliku valiku teel. Selleks külvatakse seemned harvemini kui tavaliselt ja rakendatakse kaitseabinõusid. Enne koolitamist või väljaistutamist valikut ei tehta.

Katsekultuuride rajamisel kasutatakse täpselt samasuguseid töövõtteid nagu tavalise istutusmaterjali kasvatamisel. Tavaliselt prakeeritakse halvasti kasvanud taimed välja enne koolitamist ja väljaistutamist. Katsematerjali korral tuleb kõikidest objektidest prakeerida ühesugune kogus materjalist, näiteks seemikute viimisel katsekultuuri 20...25%, enne koolitamist 15...20% seemikutest ja koolitatud taimedest enne kultuuri istutamist 5%.

Katseala valik on katsete kordamineku seisukohalt üks vastutusrikkamaid etappe. Mitmesuguste skeemide rakendamine ei välista vajadust valida katsete rajamiseks ühesuguste tingimustega maa-ala. Mullastik peab kogu katseala ulatuses olema ühtlane ja muld ühtlase niiskusega. Reljeef olgu tasane või ühtlase langusega ühes suunas. Viimasel juhul on otstarbekas rakendada ridaasetusmeetodit, kusjuures pikad ja kitsad osatükid asetatakse paralleelselt reljeefi muutusega ja hiljem analüüsitakse ning mõõdetakse neid eraldi lõikudena. Kui katseala piirab ühelt poolt vana mets või kraav, paigutatakse pikad osatükid metsaserva või kraaviga risti. Katsete rajamiseks on kohased põllu-

maad. Metsamaadest sobivad suuremad ühtlaste tingimustega raieistikud. Üldiselt on olud raieistikel siiski ebahühtlased ja andmete hajuvus alati suurem. Kui vastava suurusega ühtset ala ei leidu, rajatakse nn. lahtised katsed, mille juures kordused (blokid) rajatakse ühtlaste tingimustega erinevatesse kohtadesse.

Enne katsete rajamist tuleb maa-ala kohta koostada mullastikukaart (mõõt 1:1000) ja teha mulla analüüsid. Tingimuste kindlakstegemiseks on otstarbekas eelnevalt kasvatada indikaatorkultuure. Kohad, kus kultuurtaimede kasv on erinev, märgitakse skeemile. Blokkide paigutamisel tuleb jälgida, et ühe bloki piirides ei oleks mingisuguseid muutusi.

Maaharimine toimub vastavalt kasvukohatingimustele ja puuliigile (põllumaadel tavaliselt täiskünd). Istutamisel kasutatakse samasugust seadu nagu tavalise metsakultuuri korral. Oksnevuse uurimiseks võetakse sead harilikult hõredam. Taimed istutatakse sirgete ridadena: sirged read võimaldavad paremini orienteeruda ja läbi viia vaatlusi ning mõõtmisi.

Istutada tuleb hästi korralikult, et poleks vaja hiljem täiendada. See raskendab mõõtmist ja võib põhjustada vigu. Suurema väljalangemise korral võib täiendada (maapinna varjamiseks) ka teiste puuliikidega.

Hooldatakse tavaliste metsakultuuridega ühistel alustel. Hooliga tuleb kõrvaldada kõik looduslikult tekkinud taimed, sest need võivad mõjutada katsetaimede kasvu ja segada arvestust ning mõõtmisi. Kui ollakse huvitatud haiguskindlusest, ei rakendata tõrjeabinõusid. Sageli tuleb aga teha putukkahjurite tõrjet. Kultuure peab hoolikalt kaitsma ka mets- ja koduloomade kahjustuste eest, selleks on sageli vaja katsed tarastada.

5. KATSETE MÕÕTMINE JA ARVESTAMINE

Ülevaate saamiseks katsete tulemustest on tarvis esmalt koguda andmed iga variandi kohta. Teatud tunnuste osas on võimalik taimi mõõta (kõrgus, kõrguse juurdekasv, võra läbimõõt, diameeter), mitmeid tunnuseid tuleb aga hinnata väliselt (kahjustuse aste, tüve vorm, okste arv, lehtede (okaste) värvus, koore värvus jne.). Viimati nimetatud tunnuste kohta tuleb enne hindamist koostada vastavad boniteerimisskaalad, mille järgi otsustatakse iga indiviidi üle. Mingi tunnuse hinde astendus boniteerimisel oleneb ülesandest ja objektist. Sageli piirduakse hinnetega 1...5. Selline hindamise viis võimaldab hiljem andmete statistilist läbitöötamist ja objektide võrdlemist.

Kuni 3 m kõrgustes kultuurides on kõige olulisem näitaja puude kõrgus, mille järgi otsustatakse tootlikkuse üle. Lühiajalistel katsetel kõrguste mõõtmisega tavaliselt piirduaksegi. Et kasvukäik biotüüpidel, rassidel jne. erineb, on vaja mõõta kultuure

perioodiliselt — võimalikult igal aastal pärast kõrguskasvu lõppemist. Kõrguse suurenemisel ja võrade liitumisel muutub kõrguse mõõtmine raskeks ja ebatäpseks. Vanemates kultuurides mõõdetakse rinnasdiameetrid analoogiliselt takseerproovitükkidega ja igas jämedusastmes mõõdetakse 3...5 puu kõrgus kõrgusmõõtjaga.

Kuni 2 m kõrgustel kultuuridel mõõdetakse kõrgus 2-cm astmetega, 2...3 m kõrgustel 10-cm astmetega. Kõrgus mõõdetakse latiga (joonlauaga) kahelt poolt ja märgitakse üles keskmine näitaja. Mõõdetakse juurekaelast ladvapungadeni.

Noortel kultuuridel diameetrit tavaliselt ei mõõdetata, sest see on tülikas, seotud suhteliselt suurte vigadega ja vähe iseloomulik. Seda tehakse vaid teatud eriküsimuste uurimisel kas kõikidel puudel või 3...5 puul igas kõrgusastmes (või 10 keskmise kõrgusega puul) olenevalt töö eesmärgist. Kuni kolmeaastastel kultuuridel mõõdetakse diameeter 5 cm kõrguselt, edaspidi (kuni 3 m kõrguseni) 20 cm kõrguselt. Mõõdetakse kahes suunas (piki ja risti rea suunaga) ning võetakse neist keskmine. Mõõdetakse varbsirkliga 1 mm täpsusega.

Võra läbimõõt mõõdetakse rea piki- ja ristsuunas samasuguse täpsusega nagu kõrgust. Olenevalt ülesandest võib seda mõõta kas kõigil puudel või 3...5 puul igas kõrgusastmes.

Kõikide mõõtmiste ja vaatluste kohta saame variatsioonirea, mille üksikliikmed esinevad kahe piirväärtuse vahel. Üksikvaatlust tähistatakse tavaliselt tähega x_i ja vaatluste arvu tähega n . Enne andmete läbitöötamist tuleb nad süstematiseerida. Kui andmeid on vähe, reastatakse need suurenevas või vähenevas järjestuses; paljude andmete korral rühmitatakse need klassidesse. Võib soovitada järgmist klasside orienteerivat arvu olenevalt vaatlusandmete hulgast:

$n = 40 \dots 60$	6...8	klassi
$n = 60 \dots 100$	7...10	„
$n = 100 \dots 200$	8...12	„
$n = 200$ ja rohkem	10...15	„

Seejärel määratakse statistilise rea klassi orienteeriv laius (intervalli suurus)

$$d = \frac{X_{\max} - X_{\min}}{k},$$

kus X_{\max} on tunnuse maksimaalne väärtus;
 X_{\min} — tunnuse minimaalne väärtus;
 k — klasside arv.

Näiteks kui kõige kõrgema puu kõrgus on 176 cm, kõige madalamal 140 cm ja vaatlusi on 50, siis

$$d = \frac{176 - 140}{6} = \frac{36}{6} = 6 \text{ cm.}$$

Edasi moodustatakse klassid ja margitakse vaatlusandmete põhjal sagedused (f).

Vaatlusandmete järgi arvutatakse aritmeetiline keskmine, standardhälve ja variatsioonikoefitsient (vt. lk. 70, 71).

Arvutatakse veel aritmeetilise keskmise viga ja katse täpsus.

Aritmeetilise keskmise viga ($s_{\bar{x}}$ ehk m). Katseandmete läbitöötamisel ja tulemuste hindamisel peab arvestama, et katse põhjal saadud üksikvaatlused kujutavad tegelikult väikest osa võimalikust vaatluste (mõõtmiste) arvust. Need nn. osapopulatsiooni andmed üldistatakse kogupopulatsioonile. Osapopulatsiooni aritmeetiline keskmine ei väljenda alati täpselt kogupopulatsiooni keskmist, mis saadakse paljude vaatluste keskmisena. Suure populatsiooni varieeruvus on suur ja meie poolt vaadeldud valikkogu (osapopulatsioon) võib sattuda sellisele osale, mis ei peegelda täpselt tõelist keskmist. Osapopulatsiooni aritmeetilise keskmise võimalikku erinevust tõelisest keskmisest iseloomustab aritmeetilise keskmise viga

$$m = \pm \frac{s}{\sqrt{n}} .$$

Aritmeetilise keskmise viga arvutatakse samades ühikutes, milles aritmeetiline keskminegi. Aritmeetilise keskmise viga väljendatakse protsentides aritmeetilisest keskmisest. Tulemust nimetatakse katsetäpsuseks (P)

$$P = \frac{m}{\bar{X}} 100 (\%).$$

Katsekultuurides ei tohiks P ühe osatüki piirides olla suurem kui 5%. Erinevate korduste (blokkide) keskmiste arvutamisel näitab aritmeetiliste keskmiste suur viga kasvutingimuste suurt erinevust vastavates kordustes.

Pärast seda kui erinevate objektide kohta on katseandmed läbi töötatud, huvitab meid, kas saadud keskmiste vaheline erinevus ehk diferents on oluline.

Erinevus aritmeetiliste keskmiste vahel ($\bar{X}_1 - \bar{X}_2$) võib olla tingitud katseveast. Et otsustada erinevuse olulisuse üle, arvutatakse nn. Studenti kriteerium (t_x)

$$t_x = \frac{\bar{X}_1 - \bar{X}_2}{\sqrt{m_1^2 + m_2^2}} ,$$

mida nimetatakse ka erinevuse olulisuse koefitsiendiks. Järgnevalt leitakse t tabeliväärtus, tuginedes vastavale vabadusastmete arvule (VA) ja katse täpsusele (P). Vabadusastme arv saadakse võrreldavate seeriade vabadusastmete summana: $VA = (n_1 - 1) +$

+ $(n_2 - 1)$. Juhul kui tabelist leitud väärtus t_p on väiksem kui faktiliselt leitud t_x , võib öelda, et erinevus võrreldavate objektide vahel on oluline, usaldatav.

Katsekultuurides, kui valida $P = 5\%$ ja VA on üle 50, on erinevus oluline, kui

$$t_x = \frac{\bar{X}_1 - \bar{X}_2}{\sqrt{m_1^2 + m_2^2}} \geq 2.$$

Juhul kui $t_x < 2$, näitab see, et keskmistevaheline erinevus võib tuleneda juhuslikest teguritest ja võrreldavad statistilised read moodustavad ühe populatsiooni.

Korrelatsioon. Metsanduslikus selektsioonis on sageli vaja iseloomustada tunnuste või omaduste vahelist seost. Näiteks seos puu kõrguse ja diameetri või võra läbimõõdu vahel, seos emapuude ja järglaste teatud omaduste vahel jne. Kahe varieeruva suuruse vahelise seose hindamisel on üheks näitajaks korrelatsioonikoefitsient (r). Korrelatsioonikoefitsient muutub vahemikus -1 kuni $+1$. Kui ühe tunnuse suurenemisel suureneb ka teine, on korrelatsioon positiivne, negatiivse koefitsiendi puhul ühe tunnuse suurenemisel teine väheneb. Korrelatsioonikoefitsient iseloomustab uuritavate tunnuste vahelise seose tihedust: näitab, kui sageli toob ühe tunnuse suurenemine (vähennemine) kaasa teise tunnuse suurenemise (vähennemise). Mida enam r arvuline väärtus läheneb ühele, seda tihedam on sõltuvus uuritavate tunnuste vahel. Kui $r = +1$, on tegemist täieliku positiivse korrelatsiooniga, juhul kui $r = 0$, puudub korrelatsioon täiesti, ja kui $r = -1$, on täielik negatiivne korrelatsioon. Korrelatsioonikoefitsiendi ligikaudsel hindamisel võib lähtuda järgmisest: $r = 0$ kuni $0,5$ — tunnuste vahel on nõrk seos; $r = 0,5$ kuni $0,8$ — tunnuse vahel on keskmine korrelatsioon; $r = 0,8$ kuni 1 — seos on tugev.

Korrelatsioonikoefitsiendi arvutamiseks kasutatakse valemit

$$r = \frac{\sum[(x_i - \bar{X})(y_i - \bar{Y})]}{\sqrt{\sum(x_i - \bar{X})^2 \sum(y_i - \bar{Y})^2}}.$$

Korrelatsiooni koefitsiendi standardhälve (s_r) arvutatakse valemiga

$$s_r = \frac{1 - r^2}{\sqrt{n' - 1}},$$

kus n' on paariliste vaatluste arv.

Korrelatsiooni esinemisel on võimalik arvutada ka regressioonikoefitsienti (b), mis näitab, mitme ühiku võrra tunnus y keskmiselt suureneb, sellal kui tunnus x suureneb 1 ühiku võrra:

$$b_{y/x} = \frac{s_y}{s_x} r$$

või

$$b_{x/y} = \frac{s_x}{s_y} r.$$

Regressioonikoefitsiendi abil saab koostada regressioonivõrandi ja joonestada regressioonisirge.

Sirge arvutamine toimub valemiga

$$y = \bar{Y} + b(x - \bar{X}).$$

Asetades valemisse arvatud suurused, võib välja arvestada igale x -väärtusele vastava y -väärtuse.

XII. OKASPUUDE SELEKTSIOON

1. MÄND

Harilik mänd (*Pinus silvestris* L.) on Eesti NSV kõige levinum puuliik. Meie metsamaast on hõivatud männipuistutega 47%, seega peaaegu pool metsamaa pindalast.

Väga laialdane areaal on põhjustanud liigi piirides suure geograafilise muutlikkuse, mida tuleb arvestada seemnete üleviimisel ühest rajoonist teise. Hariliku männi geograafilise muutlikkuse uurimiseks on rajatud juba ligi 150 aasta jooksul hulgaliselt katseid, millel peatusime eespool.

Võttes kokku senised tööd hariliku männi liigisisese süstemaatika alal, eristab L. Pravdin (Правдин, 1964) harilikul männil viis alamliiki:

1) *P. silvestris* L. subsp. *silvestris* L. — kasvab NSVL Euroopas osas lõuna pool 62. põhjalaiuskraadi (välja arvatud Krimm ja Kaukaasia);

2) *P. silvestris* L. subsp. *hamata* (Steven) Fomin kasvab Kaukaasias ja Krimmis. Käsitletakse sageli ka omaette liigina *Pinus sosnowskyi* Nakai.

3) *P. silvestris* L. subsp. *lapponica* Fries kasvab Euroopas ja Aasias põhja pool 62. põhjalaiuskraadi;

4) *P. silvestris* L. subsp. *sibirica* Ledebour kasvab Aasias 62.—52. põhjalaiuskraadi vahel;

5) *P. silvestris* L. subsp. *kulundensis* Sukaczew kasvab NSVL Aasia-osas lõuna pool 52. põhjalaiuskraadi.

Nimetatud alamliigid erinevad omavahel okaste pikkuselt, vaigukäikude arvult okastes, käbide ja seemnete suuruse jt. tunnuste poolest. Alamliigid jaotatakse omakorda veel terveks reaks kliimaatilisteks ökotüüpideks, kusjuures eri autorite käsitlused on sageli erinevad. Eesti NSV-s kasvab *P. silvestris* L. subsp. *silvestris* L. var. *septentrionalis* Schott. Nagu on näidanud hulgalised katsed, saadakse kultiveerimisel tavaliselt paremaid tulemusi kohaliku ökotüübiga. Seemnete varumisel ja metsakultuuride rajamisel tuleb geograafilist päritolu rangelt arvestada. F. Fomini (Фомин, 1940) järgi võib seemneid viia lõuna poole 10 laiuskraadi



Joonis 77. Gruusiast pärinevad männid katsekultuuris Järvelja õppe- ja katse-metsamajandis. (Orig.)

ulatuses, lõunast põhja 3...4 laiuskraadi, idast läände 20 pikkuskraadi ja läänest itta kuni 10 pikkuskraadi. Rootsisis on harilikul männil eraldatud seemnete varumise järgi 2°-laiused vööndid.

Laiuskraadist oleneb männiseemnete 1000 tera kaal. Meil tehtud analüüside põhjal Nõukogude Liidust pärinevate seemnetega oli seos laiuskraadi ja 1000 seemne kaalu vahel ilmne ($r = +0,94 \pm 0,03$), kusjuures ühele laiuskraadile vastab 1000 seemne kaalu langus 0,29 g. Kõige suurem oli 1000 seemne kaal Gruusia NSV-s (42°) — 10,93 g, kõige kergemad olid seemned Arhangelski oblastis (63°) — 4,73 g.

Ka kultuuride kasv erinevast geograafilisest rajoonist varutud seemnete kasutamisel on erinev. Aeglase kasvuga on meil arhangelski seemnetega rajatud katsekultuurid. Ainult gruusia seemnetest pärinevad katsekultuurid olid mõnedes katsetes veelgi aeglasema kasvuga, vaatamata sellele et 1000 seemne kaal oli neil üle kahe korra suurem.

Peale geograafilise päritolu tuleb männiseemnete kasvatamisel arvestada ka puistute omadusi, nende kuuluvust ühte või teise ökotüüpi. Nagu on näidanud katsekultuuride andmed, mis rajati aastail 1959—1964 Järvelja, Võru jt. metsamajanditesse, jäävad viljakamatel kasvukohtadel kõrguskasvus tunduvalt maha raba-

männikutest ja mõningatel juhtudel ka kehvadest nõmmemännikutest saadud seemnetega rajatud kultuurid. Näiteks 8 aasta vanustes kultuurides Järveljal oli keskmine kõrgus I boniteedi leselehe-mustika-männiku (vanus 160...180 a.) järglastel keskmiselt 207 cm, IV boniteedi rabastuvast kanarbikumännikust (vanus 140...150 a.) kogutud seemnetega rajatud kultuuri kõrgus aga ainult 173 cm, niisama suur oli ka IV boniteedi samblikumänniku järglaste kõrgus. Rabamännikute seemnetest rajatud katsekultuuride kõrgus moodustas Järvelja ja Vastseliina metskonna katsealade andmetel 65...70% paremate männikute järglaste kõrgusest. Rabamännikute järglased kannatasid ka pigi-



Joonis 78. Kuuse-pohla-männik Sõmerpalu metskonnas.
(Orig.)



Joonis 79. Hea tüvevormiga hästi laasunud plussmänd Antsla
metskonnas. (Orig.)

Katsekultuuride kõrgus Vastseliina metskonnas

(istutatud 1959. aastal)

Emapuistu			Kõrgus, cm			
kasvukohatüüp	bon.	vanus	1962	1965	1967	t
leselehe-mustika	I	IX...X	84±3	206±6	297±11	0,0
pohla	III	V	97±3	203±5	280±10	1,1
sambliku	IV	V...VI	87±4	182±6	278±10	1,3
sambliku	V a	IV	71±2	172±6	216±8	5,9
raba	—	V	65±2	154±5	202±9	6,7

rooste kahjustuse tõttu rohkem kui tootlikumatest metsatüüpidest varutud seemnetega rajatud kultuurid. Tabelis 9 on toodud andmed mõnede katsekultuuride keskmise kõrguse kohta Vastseliina metskonna katsealal.

Harilikul männil on eristatud rohkesti vorme morfoloogiliste tunnuste järgi. Enamik neist esineb harva ja omab teatud dekoratiivset tähtsust.

Seemneistandike rajamisel tuleb arvestada, et männil esineb meil võra laiuse järgi kaks erinevat vormi: kitsavõraline ja laia-võraline. Esimesel on raieküpses eas võra läbimõõdu suhe rinnasdiameetrisse 10 ümber, teiselt läheneb see 20, olles enamasti üle 15. Kitsavõralised puud on tavaliselt kõrgemad, aga peenemad kui laia-võralised; tüvi on neil täistüvelisem ega jää tüve mahult maha laia-võralistest puudest. Kitsavõralistel mändidel on oksad peened ja tüvi hästi laasunud. Laiavõralistel mändidel on oksad jämedad ja nad kõdunevad pikema aja jooksul, seetõttu on tüved halvasti laasunud. Kitsavõralised männid moodustavad palju tihedamaid puistuid, seepärast on nendest koosnev puistu tunduvalt kõrgema tootlikkusega. Meie metsades kasvavad mõlemad vormid koos ja ülesandeks on kasutada uue metsapõlve rajamiseks põhiliselt kitsavõralist vormi. Laiavõraline mänd kannab käbisid tunduvalt rohkem kui kitsavõraline ja organiseerimata seemnevarumisel kogutakse rohkem käbisid laia-võralistelt puudelt. Kitsavõraliste puude järglased on kiirema kõrguskasvuga ja moodustavad vähem külgoкси kui laia-võraliste puude järglased.

Männil võib eristada ka vorme koore ja korba värvuse ning korbasoomuste kuju järgi. Kitsavõralistel puudel on korp hallikas täisnurksete kitsaste ja vertikaalsuunas pikkade korrapärase korbaplaatidega. Tüve ülemisel osal on koor kollane. Laiavõralistel halvasti laasuvatel puudel on korp ja koor punakad, korba-plaadid peaaegu ruudukujulised ja tüvest eemaldunud servadega.

Suurt huvi pakuvad käbide värvuse põhjal eristatavad vormid. Neist on meil eristatud kahte, pruuni- ja hallikäbilist vormi (Pihel-



Joonis 80. Laiavõraline ja okslik mänd. (Orig.)

gas, 1960). L. Pravdin (Правдин, 1964^b) eraldas neile lisaks veel kolmanda — beezikäbilise vormi.

Männil eristatakse veel vorme käbide ehituse ja kuju järgi. Nii eristatakse apofüüsi kuju poolest enamasti kolm vormi (joonis 82): f. *plana* Christ. — apofüüsi kõrgus on väiksem kui pool laiust; f. *gibba* Christ. — apofüüsi kõrgus on pool laiust või kõrgus ja laius on võrdsed; f. *hamata* Steven (syn. *reflexa* Heer) — käbid on pikkade konksjate apofüüsidesega.

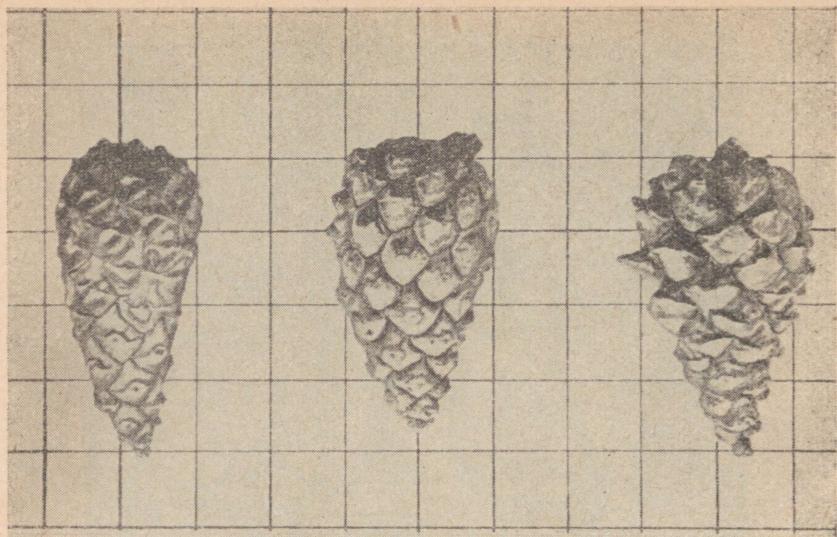
Tähelepanu väärib veel f. *macrocarpa* Schröder — suurekäbiline vorm, mille käbid on 2–3 korda tavalisest suuremad. Oma-



Joonis 81. Plusspuu *T-14* korp. Näha pikad ja kitsad korba-
plaadid. (Orig.)

pärane on f. *conis aggregatis* Syreitschikow — kobarkäbiline vorm: käbid asuvad peavõrsel või ka külgokestel kobaras. Nii oli ühel Viljandi rajoonist leitud vormil tüvel kobaras 80 käbi (joonis 83). Mitmel pool kohatud vormidel on olnud kobaras 5...145 käbi. Tavaliselt asuvad männil käbid 1...3 kaupa võrsel.

Seemnete värvuse järgi eristatakse männil viis vormi: f. *melanosperma* Kurdiani — mustaseemneline, f. *leucosperma* Kurdiani — heledaseemneline, f. *phaeosperma* Kurdiani — pruuniseemneline, f. *baliosperma* Kurdiani — kirjuseemneline ja f. *cinnamomeosperma* Pravdin — beežiseemneline.



Joonis 82. Hariliku männi käbide vormid apofüüsi kuju järgi: vasakul f. *plana*, keskel f. *gibba* ja paremal f. *hamata*. (Orig.)

Hübriidiseerimiskatsetest tuleb märkida A. Dengleri (1939) katseid ristata omavahel hariliku männi geograafilisi rasse Saksamaal aastail 1923—1924. Analoogilisi katseid korraldas S. Samofal Nõukogude Liidus aastail 1934—1938 (Альбенский, 1959). Nagu on näidanud hübriidide hilisemad mõõtmised, ei ole nad kasvu poolest eriti silmapaistvad.

Liikidevahelisele hübriidiseerimisele pani aluse 1913. a. S. Kurdiani, kahjuks on tema poolt saadud hübriidid (harilik mänd \times mägimänd, harilik mänd \times hallmänd) hukkunud. Rohkesti on ristatud omavahel kohalikke männi liike Ameerika Ühendriikides, kus ristamisega alustati juba 1924. aastal. Mõned hübriidid ületavad vanemliike tunduvalt kasvukiiruses — isegi enam kui kolm korda. Mitmed hübriidid on ka vanematest tunduvalt haigus- ja kahjurikindlamad.

Nõukogude Liidus ristas harilikku mäнди mitme teise liigiga N. Kotelova aastail 1949—1951. Selgus, et liikidevahelisel ristamisel sageli üle poolte käbidest hukkus ja ka allesjäänud käbidest saadi enamasti vaid üksikuid seemneid (Альбенский, 1959).

Ristamise tehnikat on käsitletud eespool. Korraliku säilitamise juures (eksikaatoris 50%-lise väävelhappe kohal temperatuuril 0°) võib õietolmu hoida üle aasta. Tolm on tundlik kõrgele temperatuurile, mõni kraad külma tolmu ei kahjusta. Männiõied on väga tundlikud isolaatori suhtes, isolaator tuleb kõrvaldada mitte hiljem kui 10 päeva pärast tolmeldamist. Sobivad riidest isolaatorid, pärgamentisolaatorites hukkub sageli suurem osa õitest.



Joonis 83. *Pinus silvestris* f. *conis aggregatis* Syreitschikow.
(Orig.)



Joonis 84. Hariliku männi seemnete värvitüüpe.
Vasakult paremale: must, beež, kirju, hele tumedate otstega, vöödilise. (Orig.)

Hariliku kuuse [*Picea abies* (L.) Karst] suure areaali piirides on välja kujunenud geograafilised rassid, mis omavad olulist tähtsust seemnete üleviimisel ühest rajoonist teise. Venemaal pani kuuse geograafiliste erinevuste uurimisele aluse M. Turski juba möödunud sajandil, tema tööd jätkas N. Nesterov.

Käesoleval ajal on rajatud vastavaid katsekultuure paljudes maades. Ulatuslikke geograafilisi katseid on tehtud Rootsis. Nimelt on mitmed Rootsi metsateadlased seisukohal, et kuusk on tunginud Skandinaaviasse põhjast üle Soome, sest meri takistas kuuse tungimist Rootsi ja Norrassa lõuna poolt. See arvatakse olevat ka põhjus, miks kohalik rass on aeglaselt kasvuga. O. Langleti (1964) andmetel ületavad Kesk-Euroopast pärinevad kuusekultuurid 70...80 aasta vanuselt tagavaralt kohaliku päritoluga kultuure 24...32%, Lääne-Ukrainast pärinevad kultuurid kohalike isegi 54%. Põhjapoolsetes tingimustes (kuni 64° põhjalaiust) osutus hiljapuhkev lõunapoolse päritoluga kuuse rass külmakindlaks ja andis enam juurdekasvu kui skandinaavia kohalik rass. Väga häid tulemusi on saadud ka Tšehhoslovakkias Karpaatidest pärineva rassiga. G. ja J. Vincenti (1964) järgi osutusid 20 aasta vanustes kultuurides kõige tootlikumateks karpaatia ja alpi rassid. Kõige aeglasema kasvuga olid Norrast, Rootsist ja Soomest pärinevad rassid.

Prantsusmaal (Bouvarel, 1954) ja ka mujal tehtud katsed näitavad, et mida kõrgemalt mägedest pärineb kuuseseeme, seda aeglasema kasvuga on madalikele rajatud kultuurid. Kultiveerimisel mägedes on selgunud, et kohalik rass on karmidele tingimustele vastupidavam. K. Rubneri (1953) andmetel oli kahjustus ühe katastroofilise lumemurru korral võõra päritoluga kuuskedel 100—150% suurem kui kohalikul rasil. Vaatlused toimusid mägedes 700—1000 m kõrgusel.

Kuuse vormidest on suurt tähelepanu osutatud võra tüüpidele okste asetuse ja kuju järgi, mille eristas Rootsis N. Sylvén (1909). N. Sylvéni poolt eristatud vorme on hiljem kirjeldatud ka paljudes teistes maades ja piirkondades.

N. Sylvén eristas kuusel viis põhitüüpi:

- 1) sugajas — esimese järgu oksad on rõhtsad ja neilt ripuvad alla peaaegu ühepikkused hargnemata teise järgu oksad;
- 2) ebakorrapäraselt sugajas — ripuvad teise järgu oksad on mitmesuguse pikkusega ja hargnevad;
- 3) kompaktne — esimese järgu oksad on enam-vähem rõhtsalt, teise järgu oksad on lühikesed ja asuvad tihedalt;
- 4) lamedaoksaline — esimese järgu oksad hargnevad horisontaalses tasapinnas laialt ja ebaühtlaselt;
- 5) harjataoline — esimese järgu oksad hargnevad lühikesteks

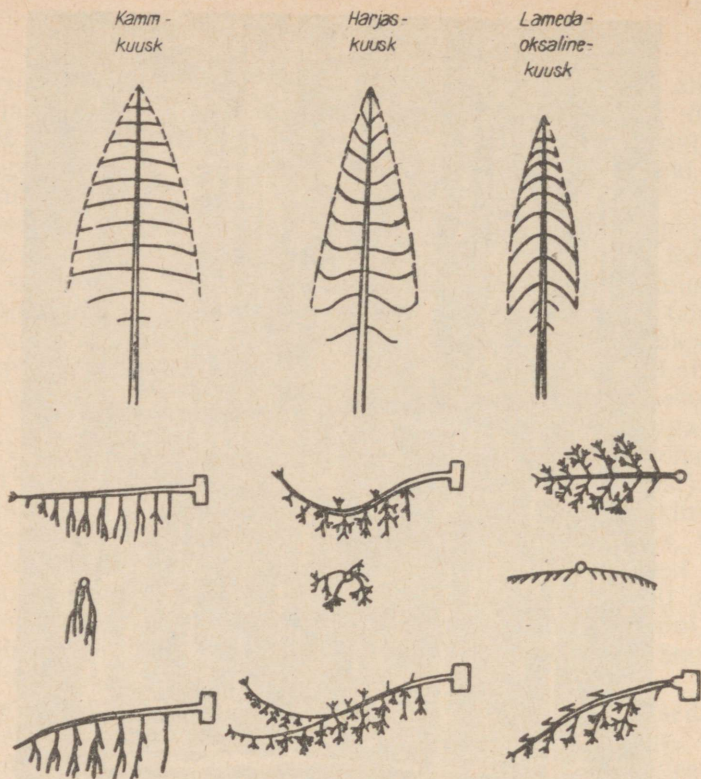


Joonis 85. Põllumaale rajatud kuusik Järvelja õppe- ja katsemetsamajandis. (Foto L. Muiste.)

ja jämedateks teise järgu oksteks, neist omakorda hargnevad arvukad rippuvad kolmanda järgu oksad.

G. Priehäusser (1958) eristas kuusel kolm põhilist tüüpi: kamm-, harjas- ja lamedaoksaline kuusk (joonis 86). Arvestades nimetatud põhitüüpide kombinatsioone ja üleminekuid, eristas ta veel täiendavalt kuus vahepealsete omadustega tüüpi.

K a m m k u u s k — esimese järgu oksad on rõhtsad, vanadel puudel tipp allapoole suunatud, teise järgu ja järgmised oksad rippuvad. Tüve ja okste pikkuskasv tugev, jämeduskasv mõõdukas. Tüve koor sile, punakaspruun. Korp vanadel puudel nõrk.



Joonis 86. Hariliku kuuse vormid. (Priehäusseri järgi.)

H a r j a s k u u s k — esimese järgu oksad noortel puudel tõusvad, vanadel kõverad, tipuga ülespoole. Kõrguskasv puudel väga tugev, väga tugev on ka tüve jämeduskasv. Vanadel puudel tüve alumises osas tugev korp.

Lamedaoksaline kuusk — esimese järgu oksad noorematel puudel rõhtsad, vanadel kaarjalt laskuvad, teise järgu oksad hargnevad horisontaaltasapinnas. Tüve kõrgus ja jämeduskasv mõõdukad. Tüve koor hall, vanadel puudel alumises osas pikilõhedega.

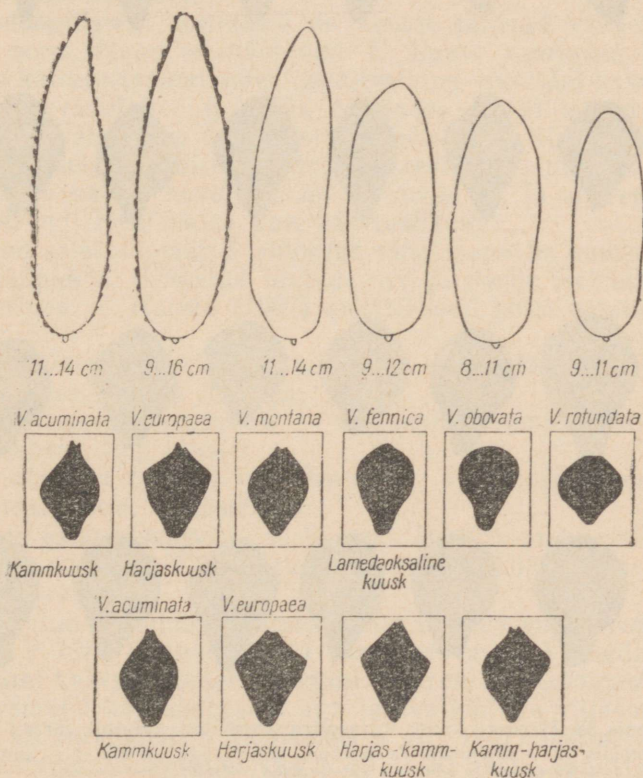
Nimetatud vormid levivad arvulises vahekorras, mis erinevates piirkondades on muutuv. Näiteks P. Bouvarel'i (1954) järgi domineerib Prantsusmaal 700...800 m kõrgusel sugajas tüüp, kõrgemal kui 1100 m aga harjataoline. Põhjuseks toob ta asjaolu, et sugajas tüüp kannatab rohkem lumekahjustuste all. Seega on vormide kujunemine loodusliku valiku resultaat.

Paljud autorid on seisukohal, et sugaja kuuse tüvi on võim-

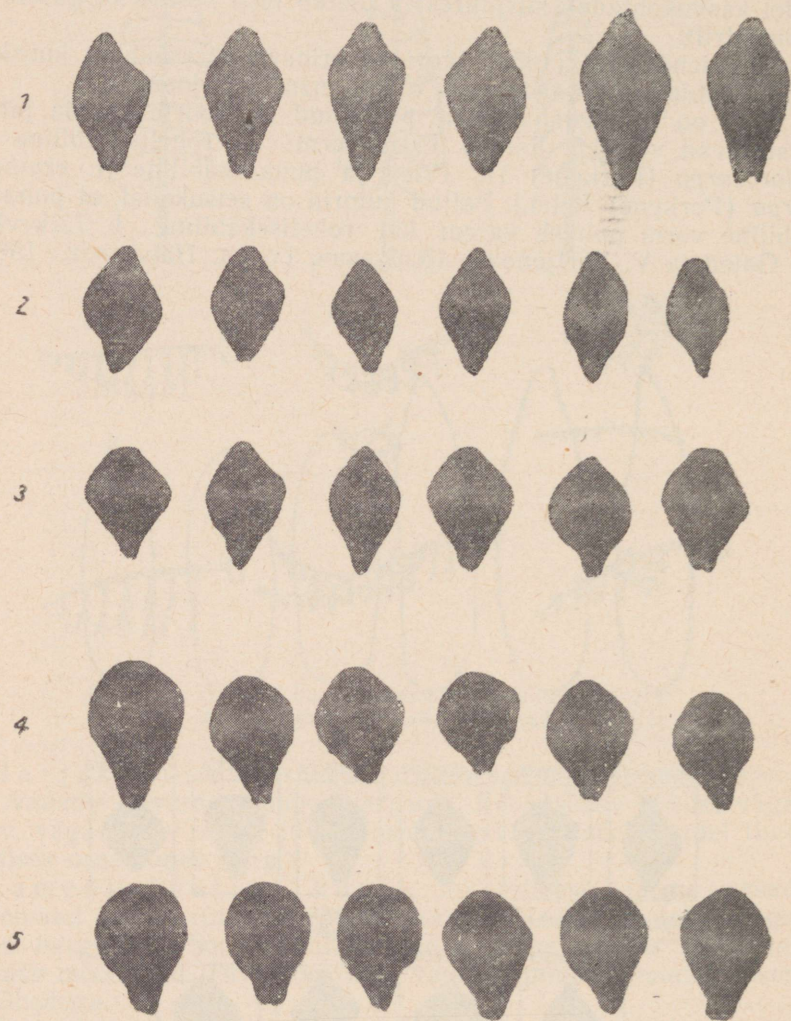
sama kasvuga ja teda tuleb selektsioonis eelistada. Arvestamata jäetakse aga võra laius, mis sugajal kuusel on suurem. E. Ronise (Ронис, 1966) andmetel on Läti NSV-s sugaja kuuse võra 22% laiem kui harjataolisel kuusel. Sugajat vormi esineb rohkem viljakatel kasvukohtadel, kusjuures ta ületab teisi vorme kõrguselt ja diameetritl.

G. Priehäusseri (1958) järgi on erineva võratüübiga kuusedel ka käbide ja viljasoomuste tüübid erinevad (joonis 87).

Huvi on selektsionääridele pakkunud ka noorte käbide järgi eristatavad vormid. Esineb kaks vormi — rohelistekäbiline [f. *chlorocarpa* (Purkyné) Th. Fries] ja punasekäbiline [f. *erythrocarpa* (Purkyné) Rehd.]. Paljud autorid on seisukohal, et punasekäbiline vorm puhkeb varem kui rohelistekäbiline. I. Jurkevits, D. Golod ja V. Parfjonov (Юркевич, Голод, Парфенов, 1967)



Joonis 87. Hariliku kuuse käbide ja viljasoomuste tüübid. (Priehäusseri järgi.)



Joonis 88. Hariliku kuuse viljasoomuste tüübid. (Hainla järgi.)

1 — *acuminata*; 2 — *acuminata* ja *europaea* vahepealsed vormid; 3 — *europaea*;
4 — *europaea* ja *obovata* vahepealsed vormid; 5 — *obovata*.

leidsid, et Valgevene NSV-s puhkeb punasekäbiline vorm 7...8 päeva varem. Enamasti arvavad autorid, et nii punase- kui ka rohelisekäbilise vormi seas esineb hilja- ja varapuhkevaid eksemplare ning puhkemise aeg ei ole seotud käbide värvusega.

Hariliku kuuse vorme eristatakse ka koore ja korba järgi. Mitmed autorid jagavad kuuse korba tekke põhjal kaheks (ka kolmeks) vormiks: siledakooreline (korp hakkab moodustuma 40...50-aastaselt) ja korbaline (korp hakkab tekkima juba 10 aasta vanustel puudel). Seisukohad nimetatud vormide kasvukiirusest on kirjanduses sageli vastukäivad — mõned autorid on leidnud, et siledakooreline kuusk on kiirema kasvuga, teiste andmetel on kiirema kasvuga korbaline vorm. I. Etverki järgi on Eestis korbaliste puude rinnasdiameeter suurem, kuid see ei ole tingitud kuulumisest kiiremaksulisse korbalisse vormi, vaid korp on moodustunud puude intensiivse jämeduskasvu tõttu.

Koore värvuse järgi võib meil eristada (Etverk, 1965^a) punaka ja hallika koorega vorme, kusjuures esimene neist on tavaliselt intensiivsema kasvuga.

Fenoloogilistest vormidest on kuusel tähtsad vara- ja hiljapuhkev vorm. Nagu on näidanud E. Laasi vaatlused Järvelja õppe- ja katsemetsamajandis, on nimetatud vormidel kasvu alguse erinevus kevadel 8...9 päeva (ulatudes mõnel aastal 11...12 päevani ja vähenedes ühel aastal 2 päevani). Nimetatud vormid on suure selektsioonilise väärtusega, sest hiljapuhkev vorm kannatab palju vähem kevadiste hiliskülmade all ja suurema sügisosa protsendi tõttu on ta puit väärtuslikum.

Paljud selektsioonäärid pööravad tähelepanu ka kuuse viljasoomuste tüüpidele. Eristatud tüüpide arv ja nende iseloomustus on sageli erinev. V. Hainla (1967) eristab meil kolm põhitüüpi (joonis 88):

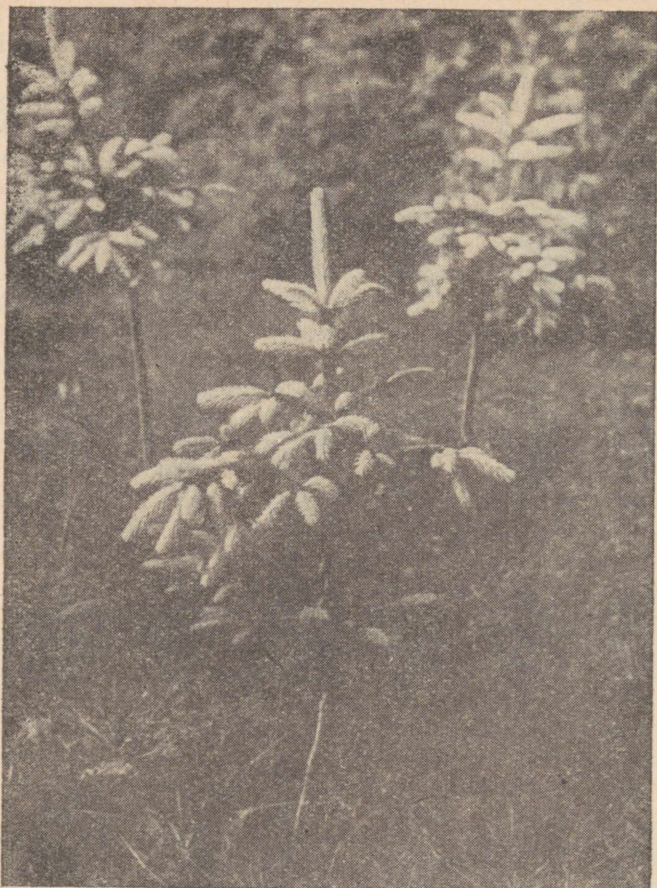
var. *acuminata* Beck — viljasoomus enam-vähem rombjas, tipp pikk ja kitsas, saagja servaga;

var. *europaea* Teplouchow — viljasoomus rombjas, kõige laiem koht keskosas, tipp lühike;

var. *obovata* (või ka var. *fennica*) — viljasoomuse tipuosa laialt ümardunud, terveservane.

Nende esinemissagedus I. Etverki (1965^a) andmetel on järgmine: var. *europaea* 77,6%, var. *acuminata* 15,0% ja var. *obovata* (var. *fennica*) 7,4%.

Nimetatud vormide selektsiooniline tähtsus vajab veel selgitamist. V. Panini (Панин, 1959) järgi kasvavad Vologda oblastis halvematel kasvukohtadel paremini ümarate viljasoomustega kuused, parematel kasvukohtadel aga teravatipuliste viljasoomustega kuused. D. Jurkevitchi jt. (Юркевич и др., 1967) põhjal on heades kasvukohtades Valgevene NSV-s 40...70 aasta vanustes puistutes var. *acuminata* kõrgus 14...25%, diameeter 14...32% ja tagavara 18...48% suurem kui var. *europaea*'l, puistu vananemi-



Joonis 89. Kuldkollane kuusk (*Picea abies aurea* Nash).
(Orig.)

sel vahe tasandub ja võib muutuda var. *europaea* kasuks. Huvitav on sama autori avastus, et var. *acuminata* mitmetel võrmidel on kromosoomide arv $2n=48$, seega on tegemist polüploidsete vormidega; var. *europaea* rakkudes oli kromosoomide alati 24 ($2n$).

Peale käsitletute on harilikul kuusel veel terve hulk vorme, mis omavad tähtsust ehisaianduses. Neist enamlevinud on ussikuusk [f. *virgata* (Jacq.) Fries], leinakuusk (f. *pendula* Nash), sammaskuusk [f. *columnaris* (Jacq.) Rehd.], samuti mitmed kerajad, roomavad ja okaste erineva värvusega vormid.

Liigisisese ristamise kui selektsioonimeetodi rakendamise perspektiivile viitavad head tulemused, mis on saadud Rootsis koha-

liku rassi ristamisel Kesk-Euroopast pärineva rassiga. Liikidevaheliste hübriidide kasutamise võimalused pole veel selged. Noorelt kiire kasvuga on mitmed sitka ja valge ning sitka ja hariliku kuuse hübriidid. Paljud autorid hindavad ühe komponendina eriti serbia kuuske, mis on kitsa võraga ning vastupidav põuale ja ka suitsugaasidele.

3. LEHIS

Eesti NSV-s lehiseid looduslikult ei esine. Oma kiire kasvu ja väärtusliku puidu tõttu on mitmeid liike — peamiselt vene, siberi ja euroopa lehist — meil paiguti kultiveeritud ja neid dekoratiivsete omaduste tõttu kasutatud ka haljastamisel.

Lehiseliikide kultiveerimisel tuleb kõigepealt arvestada geograafiliste rassidega, sest nende kasv kultuurides on vägagi erinev. Nii ei ole meil sageli end õigustanud siberi lehise kultuurid seemnete ebaõige päritolu tõttu. Laiast areaalist tingituna on



Joonis 90. Siberi lehise okstele poogitud lubarski lehise pookoksad Öisu metskonna seemneistandikus. (Foto H. Paves.)

siberi lehisel välja kujunenud mitmed geograafilised rassid ja kliimaatilised ökotüübid, mille sobivus meie tingimustes nõuab veel selgitamist. Vähe tagajärjekad on olnud katsed meil ja ka mitmel pool mujal altai rassiga. Leningradi oblastis on saadud väga häid tulemusi jenessei ja häid tulemusi tomski rassiga. Vene lehise kultuurides on andnud häid tulemusi arhangelski rass.

Terve hulk geograafilisi rasse on välja kujunenud ka euroopa lehisel. Mõnda neist käsitlevad mõned autorid ka iseseisva liigina, näiteks *Larix polonica* Racib. — poola lehis. Rasside kasvu uurimiseks on rajatud ulatuslikult katseid Saksa DV-s Tharantis. Kiirekasvulisteks osutusid sudeedi ja viini lehis, mis 7 aasta vanu- selt olid 4 m kõrgused, alpi lehis oli samal ajal 2,1 . . . 2,6 m kõr- gune. Kõrgmägedest pärinevad lehisel on sageli aeglase kasvuga ja halva tüvevormiga.

Lehistel eristatakse vorme ka mitmesuguste morfoloogiliste tunnuste põhjal. Euroopa lehisel on tuntud püramidaalne, leina- ja kääbusvorm. Käbide värvuse järgi eristatakse punase-, roosa-, rohekasvalge, roheline- ja kollasekäbilisi vorme; vorme liigitatakse ka seemnesoomuste kuju järgi. Punase- ja rohelinekäbiline vorm esineb ka siberi lehisel. Punaste käbidega vorm on A. Albenki (Альбенский, 1959) andmetel tavaliselt paksema korbaga ja aeg- lasema kasvuga.

Lehiste selektsiooni teeb kergemaks asjaolu, et nad hakkavad kiiremini ja rohkem vilja kandma kui teised okaspuud. Kiire kasv avaldub tavaliselt juba noortel puudel. Meil esinevates kultuurides võib sageli kohata üksikuid puid, mis paistavad silma oma kiire kasvu poolest. Taolised eksemplarid on sobivad seemneistandike rajamiseks.

Lehiste juures on hübriidiseerimine tunduvalt perspektiivikam kui teistel okaspuudel, sest lehisel ristuvad kergesti, ristamisest saadakse suhteliselt rohkesti seemneid ja hübriidid on sageli ka hinnaliste omadustega. Juhul kui mitu lehiseliiki koos kasvab, või- vad hübriidid ka spontaanselt tekkida. Nii on tekkinud üle 100 aasta tagasi *L. eurolepis*, mis on tuntud oma kiire kasvu, külma- ja haiguskindluse poolest. Looduslikult on tekkinud ka siberi ja dauuria lehise hübriid *L. Czekanovskii* Szafer, mis on mõlema liigi vahepealsete tunnustega. Mitmeid hübriide on kunstlikult saadud Nõukogude Liidus. Kiirekasvulisteks on osutunud siberi ja jaapani lehise hübriidid. A. Delitsina ja A. Albenki poolt on aretatud veel järgmisi lehise hübriide: jaapani \times siberi, siberi \times euroopa, euroopa \times siberi jt. (Альбенский, 1959).

Lehiste selektsioonis tuleb rakendada nii massilist kui ka indi- viduaalset valikut. Laialdasemalt on tarvis rajada hübriidseemne- istandikke kiiresti kasvavatest ja haiguskindlatest liikidest, rassi- dest ja vormidest. Meie tingimuste jaoks kõige sobivamate ras- side leidmiseks tuleb rajada mitmete liikide erineva geograafilise päritoluga katsekultuure.

XIII. LEHTPUUDE SELEKTSIOON

1. KASK

Looduslikult kasvavatest kaseliikidest on meil majandusliku tähtsusega arukask (*Betula verrucosa* Ehrh.) ja sookask (*B. pubescens* Ehrh.), mis peale morfoloogiliste tunnuste erinevad ka kromosoomide arvu poolest (arukasel $2n=28$, sookasel $2n=56$). Kasepuistud võtavad enda alla 27,8% riigimetsafondi pindalast, olles seega teisel kohal männikute järel. Kaskede selektsioonile pole meil seni olulist tähelepanu pööratud. Põhjuseks on olnud suhteliselt väike nõudmine kasepuidu järele ja asjaolu, et kase tootmiskultuure pole meil seni rajatud — kask paljuneb sobivatel kasvukohtadel ilma inimese abita. Seoses vähetootlike, sageli raskesti metsastavate maa-alade (kuivendatud maa-alad, põlevkivi- ja kruusakarjäärid, loopealsed jne.) metsastamisega tuleb suhtumist arukaske kui vähenõudlikku ja kiiresti kasvavasse liiki suuresti muuta, sest nimetatud kasvukohtadel on ta sageli asendamatu puuliik, mis suure tootlikkuse ja mullaparandamisvõime juures annab ka väärtuslikku puitu.

Mõlemal kaseliigil esineb terve rida erinevate tunnuste ja omadustega vorme. A. Jablokov (Яблочков, 1962) eristab arukasel tüve vormi, koore ja okste järgi kolm põhilist tüüpi (eristamise aluseks on tunnused raieküpses puistus).

I tüüp: väga intensiivse kasvuga puud, mille tüve alumine osa 1,5...2 m kõrguseni on tugevalt rõmeline. Lõhed jagavad koore rombikujulisteks osadeks, kusjuures rombid on osaliselt veel valge tohuga. Kõrgemal on koor valkjashall ja üksikud piki tüve kulgevad lõhed ulatuvad võrani. Võra on korrapäraselt arenenud, tihedalt asuvate esimese järgu okstega. Tüvi on juurekaelast paksenenud.

II tüüp: siledakoorelised puud. Koor on hallikas, ilma lõhedeta. Ainult tüve kõige alumisel osal (kuni 1 m kõrguseni) on väiksemad madalamad lõhed. Kõrgemal on siledal valkjal koorel nähtavad tüve teljega risti olevad tumedad võõdid ja laigud. Tüvi on sirge ja täistüveline, võra hõre ning ühtlaselt arenenud. Puit on korrapärase ehitusega, sobib hästi suuskade jms. valmistamiseks.



Joonis 91. Kaasik Järvelja õppe- ja katsemetsamajandis.
(Foto P. Ott.)

III tüüp: sügavate lõhedega paksu korbaga puud («korbakask»). Tüve alumisel osal kuni 2 m kõrguseni pole valget värvust üldse näha. Must korp ulatub poole tüveni, osa rõmedest ulatub ka võrasse. Tüvi on halvasti laasunud ja sageli jändrik. Tüve alumise osa puit on ilusa mustri ja sobiv vineeritööstusele.

N. Grozdova (Гроздова, 1957) eristab koore järgi arukasel kuus ja sookasel kolm vormi: valgekooreline, tumedakooreline ja pronksikooreline. A. Jablokovi ja N. Grozdova poolt eristatud vorme võib kohata ka meie kaasikutes. Nende kõrval esinevad nii aru- kui ka sookasel hilja- ja varapuhkevad vormid.



Joonis 92. Karjala kase tüvi (Punkaharju, Soome). (Orig.)

Kõige suuremat huvi pakkuv arukase vorm on karjala kask (f. *carelica hort.*), mis on eriti hinnatud mööblitööstuses. Karjala kask on tuntuks saanud oma puidu ilusa tekstuuri tõttu. Peale selle on puit ka väga tugev ja hea säilivusega. Peale Karjala on nimetatud vormi leitud ka teistes kohtades, näiteks Valgevenes, Poolas, Saksa DV-s ja Saksa FV-s, Lätis, Soomes, Rootsis jne. 1962. aastal avastati karjala kask ka Kostroma oblastis. Praegu kasvatatakse teda paljudes piirkondades. 1947. aastal leiti Soomes ka triploidne «mustriline kask», mis on äärmiselt kiire kasvuga.

Väliselt eristatakse karjala kaske ebaühtlaste paksenduste järgi tüvel — tüvi on sageli nagu sissenööritud või siis laineline, nagu on näha joonisel 92. Tüve alumises osas hakkab 10...15 aasta vanustel puudel tekkima korp. Korp ilmub varakult ka paksendustele ja vanemas eas kattub puu paksu korbaga. N. Sokolovi (Соколов, 1967) järgi antakse nimetatud omadused edasi ka seemnetega: 60...70% järglastest on olnud karjala kase tunnustega. Sokolov eristas karjala kasel kolm tüüpi: kõrgetüveline, kasvab Karjalas kuni 15 m kõrguseks, läbimõõt kuni 30 cm; madalatüveline, ei kasva tavaliselt üle 4 m kõrguseks; põsakujuuline, kasvab mitmetüveliselt. A. Ljubavskaja (Любовская, 1966) jaotab karjala kase neljaks tüübiks, kusjuures kaks esimest on veel omakorda liigitatud kaheks (*a* ja *b*);

I *a* — kõrgetüveline, laia puidumustri ja väikeste paksendustega vorm;

I *b* — kõrgetüveline, peenemustriline, tugevate paksendustega vorm;

II *a* — madalatüveline, täpilise mustriga vorm: tüvi on suure koondega;

II *b* — lüürakujuulise tüvega vorm: 1...2 m kõrguselt jaguneb tüvi kaheks ühejämeduseks haruks;

III — põsakujuuline valge koorega vorm: tüvi hargneb 10...40 cm kõrgusel harudeks, koor on valge, madalate lõhedega paksenduste kohal;

IV — põsakujuuline mustakooreline vorm: tüvi puudub, koor on tume.

Nendest vormidest on puukujulised kasutatavad vineeritööstuses, põsakujuulised kunstitoodete ja suveniiride valmistamiseks. Karjala kase aretamisel on oluline saada kiire- ja kõrgekasvulisi tugevalt väljakujunenud puidumustriga vorme, sest kõrgetüvelistel vormidel on tavaliselt puidu muster nõrgemini välja kujunenud.

Karjala kase kasvatamiseks rajatakse vegetatiivseid seemneistandikke, kus poogitakse nimetatud vormi aru- ja sookase alustele. Poogitakse polüetüleenkilest ajutistes kasvuhoonetes kevadel. Külglõhesse ja ladvalõhesse pookimisel on V. Jermakovi (Ермаков, 1967) andmetel saadud 50%-line kordaminek, mõnedel kloonidel ka 70...100%-line.

Peale käsitletute on arukasel terve hulk haljastusel tähtsaid teisendeid ja vorme, mida paljundatakse põhiliselt vegetatiivselt. Neist enam levinud on lõhisheline teisend [var. *dalecarlica* (L.) Schneid].

Sookase vormidest on äratanud tähelepanu NSV Liidu Euroopaosa kirderajoonides ja Lääne-Siberis esinev juurepahk-kask, mille juurekaelal või tüve alusel asuvad pahad. Pahku kasutatakse põhiliselt nikerdustöödeks. Paha puidul on ilus tekstuur, mis ilmneb eriti poleeritud pindadel.



Joonis 93. Triploidse arukase kultuur Soomes. (Orig.)

Viimastel aastatel aretatakse veel nn. hiigelkaski, mille kromosoomide arv on triploidne ja mis on tähtsad kiire kasvu tõttu.

Kaskede selektsioonis on valik peamiselt individuaalne. Ülesandeks on hinnaliste vormide väljaselgitamine ja nende paljundamine. Kasutatakse ka hübriidiseerimist. Looduses on leitud ka aruja sookase hübriide ($2n=42$). Hübriidide sagedast tekkimist takistab asjaolu, et liigid õitsevad tavaliselt erinevatel aegadel ja kaskede tolm ei levi eriti kaugele. Mõnedel aastatel võib nende liikide õitsemine ka kokku langeda ja võimaldada hübriidide tekkimist.

Hübriidiseerimist rakendatakse vormide aretamisel (liigisisene ristlus) või väärtuslike omadustega (heteroos) kaughübriidide saamiseks. Ulatuslikumalt on kasutatud liigisisest hübriidiseerimist karjala kase aretamisel. Liikidevahelisel ristamisel on saadud häid tulemusi kombinatsioonides arukask \times paberikask, sookask \times paberikask, arukask \times sookask.

Tolmu kogutakse lõigatud okstelt. Oksad hangitakse 1–2 nädalat enne tolmlenemist looduses. Tolm säilitab idanemisvõime 45–60 päeva jooksul. Seda hoitakse klooralkaltsiumi kohal eksikaatoris, temperatuuril $5 \dots 10^{\circ}$. A. Ljubavskaja (Любавская, 1957) andmetel on hübriidiseerimise tulemused liikide vahel erinevad. Näiteks aru- ja jaapani kase ristamisel oli seemnete tehniline ida-

nemisprotsent 88, aru- ja kivikase ristamisel 28, arukase ja sookase ristamisel 73%. H. Johnsoni (1945) katsetes aru- ja jaapani kase hübriidiseerimisel saadi seemnete idanevuseks 53,5, aru- ja sookase hübriidiseerimisel ainult 1,5%.

2. TAMM

Tammedest esineb meil looduslikult ainult üks liik — harilik tamm (*Quercus robur* L.). Seoses tamme kasvuks sobivate maade minekuga põllukultuuride alla on meil tammikuid vähe. Tamme kasvatamine tuleb kõne alla ainult huumusrikastel liivsavimuldadel põhiliselt naadi kasvukohatüübis. Väärtusliku puidu tõttu tuleks tamme kasvatamisele senisest enam tähelepanu pöörata. Tamme kultiveerimisel on tähtis seleksioonialane töö, sest tammel esineb palju vorme, mis on erineva metsakasvatusliku väärtusega ja erinevate puiduomadustega.

Geograafilise muutlikkuse selgitamiseks on hariliku tammega rajatud mitmetes maades katsekultuure. Neist vanemad on rajatud M. Kienitzi poolt 1877. aastal Münchenis ja A. Cieslari poolt 1904. a. Austrias. Hiljem on korraldatud katseid veel NSV Liidus, Saksa DV-s ja Saksa FV-s, Taanis, Šveitsis jm. Kõik katsed näitavad, et harilikul tammel esineb terve rida geograafilisi rasse, mis genotüübilt on erinevad. Üldiselt jäävad põhjapoolsed rassid lõunapoolsetes piirkondades kohalikest kasvus maha, lõunapoolsed on põhjapoolsetes tingimustes külmahellad. M. Veressin (Альбенский, 1959) võttis kokku senised andmed hariliku tamme geograafilisest muutlikkusest ja jaotas hariliku tamme NSV Liidu Euroopa-osas viieks geograafiliseks ökotüübiks (lääne, kesk, ida, kagu, põhja); eristatud ökotüüpidest esineb meil põhja ökotüüp.

Igas populatsioonis võib leida teiseid ja vorme, mis erinevad võra, puhkemisaja, puidu, koore, lehtede jt. tunnuste poolest. Tamme eri vormide iseärasustele juhtis juba 1766. aastal tähelepanu A. Bolotov, kes soovitas koguda tõrusid ainult kõrgekasvulistelt sirgetüvelistelt puudelt.

Füsioloogilistest teisenditest on tuntumad vara- ja hiljapuhkev teisend, kusjuures esimesel algab elutegevus kevadel kuni 2 nädalat varem kui teisel. Metsakultuuride rajamisel tuleb eelistada hiljapuhkevat teisendit, sest see on külmakindlam ja, vaatamata lühemale kasvuperioodile, ka kiirekasvulisem. J. Jefimovi (Ефимов, 1967) andmetel on hiljapuhkeval teisendil fotosüntees tunduvalt (umbes 18%) intensiivsem; klorofüllis sisaldavad ta lehed 5 aasta vanuselt, võrreldes varapuhkeva teisendiga, kuni 34% rohkem ja orgaanilise massi juurdekasv on 20% kõrgem. Hiljapuhkeva teisendi tüvi on tavaliselt sirgem ja väiksema koondega. Mitmed autorid on seisukohal, et hiljapuhkev tamm eelistab niiskemaid kasvukohti, kuna varapuhkev on põuakindel.



Joonis 94. Tammik Viljandi Metsamajandi Karksi metsonnas. (Foto P. Ott.)

Võra järgi võib harilikku tamme jaotada laia- ja kitsavõraliseks.

Koore järgi võib eristada 130...140 aasta vanuselt tammel kolm tüüpi: 1) korp on sügavate pikilõhedega — lõhede sügavus 1,5...2 cm, korbaplaatide pikkus 20 cm ja enam, laius 3...5 cm; 2) õhukese sileda koorega ja kitsaste peente lõhedega korbaga puud; 3) ruudukujulise, ristlõhelise korbaga puud, mis on sageli halvakasvulised ja kõveratüvelised.

Dekoratiivsetest vormidest on eriti tuntud püramiidtamm [f. *fastigiata* (Lam.) A. DC.], mida paljundatakse tavaliselt pooki-

misega, kuid on võimalik paljundada ka tõrudest. Tuntud on veel värviliste ja sügavate sisselõigetega lehtedega vormid.

Meie tingimustes tuleb tamme selektsioonis rakendada esmalt individuaalset valikut. Plusspuude valikul on tarvis arvestada esmajoones kasvukiirust, võra kuju ja tüve sirgust. Parimatest tüüpidest tuleb rajada vegetatiivseid seemneistandikke.

Tammede hübriidiseerimine on tülikas ja töömahukas, sest tolmeldamisest saab suhteliselt vähe seemneid. Vaatamata sellele on tammede hübriidiseerimisega palju tegeldud. Nõukogude Liidus on eriti palju hübriide aretanud S. Pjatnitski (Пятницкий, 1954). Perspektiivsetest hübriididest Ukrainas tuleks nimetada järgmisi: 1) suureviljaline \times valge, 2) kaukaasia \times pärsia, 3) pärsia \times punane, 4) pärsia \times suureviljaline, 5) pärsia \times harilik jne. Nimeetatud hübriidid paistavad silma kiire kasvu ja põuakindluse poolest stepitingimustes.

Ristamise tehnika on lihtne. Emasõied isoleeritakse pärast nende kujunemist. Tolmeldatakse siis, kui tolmeldatava puu tolmutate avanemisest on möödunud 3...5 päeva. Pärast õitsemise lõppemist asendatakse isolaator, õite kaitsmiseks putukate eest, marlist kotiga.

3. PAPPEL

Harilik haab (*Populus tremula* L.) on ainuke meil looduslikult kasvav perekonna *Populus* esindaja. Lehtpuudest on ta oma levikult kaskede järel teisel kohal, võttes enda alla 2,3% riigimetsafondi metsamaast. Rohkesti esineb teda veel seguna kuusikutes ja kaasikutes. Haab on meie puuliikidest vaieldamatult kõige kiirema kasvuga. Tema väärtust vähendab aga asjaolu, et enamik haabadest on tugevasti nakatatud südamemädaniku, haavataeliku [*Phellinus tremulae* (Bond.) Bond et Boriss] poolt. Mädaniku ulatusliku leviku tõttu saadakse tarbepuitu sageli väga vähe, alla 10%, või üldsegi mitte. Haava selektsioonis on see tõttu esimene ülesanne mädanikukindlate vormide valik ja aretamine. Haava kasutamisel on kuni viimase ajani kahtlemata suurt mõju avaldanud negatiivne valik. Seoses haavapuidu väärtuse tõusuga on hoolimatult raiutud terveid haabu, tundmata huvi nende paljundamise vastu. Teine tähtis ülesanne on haava kasvu-kiiruse tõstmine.

Haaval nagu paljudel teistel puuliikidel esineb vara- ja hiljapuhkev vorm. A. Nilsoni (1962) andmetel ulatub Eesti NSV-s ajavahe puhkemises paari nädalani. A. Tzarjevi (Царев, 1967) järgi erineb Voroneži oblastis vegetatsiooni algus vara- ja hiljapuhkeval vormil 8...15 päeva. Hiljapuhkev vorm vajab vegetatsiooni alguseks 1,7...2,0 korda suuremat efektiivsete temperatuuride summat. Hiljapuhkev vorm on tavaliselt sirgema tüvega ja kompaktsel võraga. J. Orlenko (Орленко, 1957) on leidnud, et suur on



Joonis 95. Kõrge tootlikkusega haavik Järvelja õppe- ja katsemetsamajandis (kv. 243). (Foto P. Ött.)

erinevus ka sügisel lehtede varisemisel, kusjuures hiljem langevate lehtedega (hiljapuhkev) vorm on mädanikukindlam. Kõige enam tähelepanu on mitmete autorite poolt pööratud haava vormidele, mis on eristatud koore värvuse järgi. Enamlevinum ja tuntum on Orlenko jaotus. Koore värvuse järgi eristas ta halli-, roheline-, heleda- ja tumedakoorelist haaba. Nagu näitavad paljud tähelepanekud ja vaatlused, esinevad nimetatud vormid ka Eestis. Enam levinud on hallikooreline haab, mis sageli kannatab südamemädaniku all. Kõige kiirekasvulisem ja ka mädanikukindlam on rohelisekooreline haab. Vormide eristamisel tuleb arvestada, et

aluseks võetakse koore värvus tüve ülemisel osal, tüve alumises osas on ka rohelisekoorelise haava koor ja korp hallid. Heleda- ja tumedakoorelisi haabu kohtab vähe ja nad kannatavad tavaliselt südamemädaniku all, mistõttu ei oma selektsioonilist väärtust. Nende vormide esinemine ja omadused vajavad meil veel detailsemat uurimist.

Suurt tähelepanu haava selektsioonis pööratakse triploidse haava kasvatamisele, mis kiire kasvu juures on ka paremate puidomadustega ja mädanikukindlam kui tavaline diploidne haab. H. Parmase (1965) järgi kasvab ka meie vabariigis Tõrva, Pikknurme ja Loodi metskonnas haabu, mille näitajad ei jää maha kirjanduses toodud andmetest triploidsete haabade kohta. Järvselja õppe- ja katsemetsamajandis kv. nr. 243 on 1922. aasta raiesetikule tekkinud looduslikult haavik, mis koosneb rohelisekoorelistest haabadest, on väga hästi laasunud, puud on sirgetüvelised ja väliste vigastusteta. Puistus rakendati L. Muiste andmetel tugevaastmelist hooldusraiet (1948. a. raiuti 60%, 1957. a. 33% ja 1965. a. 15,4% puude arvust). 1965. aastal oli puistu kõrgus (vanus 43 aastat) 28,7 m, $d_{1,3}=23,8$ cm, tagavara enne raiet 381,7 tm/ha, jooksev juurdekasv 17,5 tm ja üldine keskmine juurdekasv 12,3 tm/ha. Toodud näitajate järgi ei jää puistu maha triploidsete haavapuistute näitajatest. Kahjuks pole nimetatud puistus uuritud haabade karüootüüpi. Nagu näitavad eeltoodud ja mitmed teised andmed, võivad haava paremad tüübid edukalt võistelda ka paplite parimate hübriidsortidega.

Ülesanne on parimate haabade ja haavikute väljaselgitamine ja nende edaspidine paljundamine emaistandike ja metsakultuuride rajamiseks. Haava dekoratiivsetest vormidest on tähtsamad püramidaalne vorm (f. *pyramidalis* Sok.) ja leinavorm (f. *pendula* Loud.).

Papliliikide selektsioonis on pearõhk asetatud hübriidsete sortide aretamisele. Nagu nähtus juba selektsiooni ajaloo käsitlemisel, on paplite hübriidsortide aretamisega tegeldud paljudes maades üle 50 aasta. Enne Suurt Isamaasõda saadi Leningradis (P. Bogdanov), Baškiirias (A. Berezin) ja Moskvas (A. Jablov) mitmeid kiirekasvulisi paplihübriide. Käesoleval ajal tegeldakse paplite aretamisega varem nimetatud keskuste kõrval eriti Ukraina NSV-s. Alates 1956. aastast alustati süstemaatilisi sordikatseid Ukraina katsepunktides ja mõni aasta hiljem Vene NFSV metsamajandites. Mitmetes välisriikides on kehtestatud paplite riiklik kontroll. Itaalias, Türgis jm. on rajatud spetsiaalsed paplite uurimise instituudid.

Suur huvi paplihübriidide vastu on tingitud hübriididel sageli esinevast heteroosiinähtusest, samuti ristuvad papliliigid suhteliselt kergesti. Paremaid tulemusi on enamasti saadud ühte selektsiooni kuuluvate liikide ristamisel. Ü. Tamme (1967) järgi olid kolmeaastaste hübriidide võrdluskatsete põhjal Metsanduse Tea-



Joonis 96. *Populus balsamifera* × *P. nigra* Siverski metsamajandis, vanus 27 aastat. (Foto H. Paves.)

dusliku Uurimise Laboratooriumi puukooli kollektsioonis kõige intensiivsema kõrguskasvuga mitmed sektsioonidevahelised hübriidid. Kõige kiirema kasvuga oli *P. nigra* × *P. laurifolia* (kõrgus 423 cm), seejärel *P. balsamifera* × *P. nigra* (395 cm). Sama autori andmetel oli Vääna metskonna puukoolis kahe aasta vanuselt kõige pikem *P. nigra* × *P. balsamifera* (keskmise pikkus 253 cm), sellele järgnesid *P. nigra* × *P. berolinesis* (250 cm) ja *P. tremula* × *P. balsamifera* (223 cm). Nagu näeme on hea kõrguskasvuga musta papli (*P. nigra*) hübriidid. Mitmed autorid märgivad ka musta papli paremaid omadusi, võrreldes teiste liikidega. Paljudes maades aretatakse seetõttu ainult musta papli hübriide.

Eesti NSV-s rajatud võrdluskatsed on noored ja lõplikke

Hübriidpaplite päritolu

Hübriidi või klooni nimetus	Ema	Isa	Märkusi
1	2	3	4
<i>P. canescens</i> (Ait.) Sm.	<i>P. alba</i> või <i>P. tremula</i> <i>P. laurifolia</i>	<i>P. tremula</i> <i>P. alba</i> <i>P. pyramidalis</i>	Tekkinud looduslikult paljudes kohtades Berliinis 1870. a.
<i>P. berolinensis</i> Dipp.	„	<i>P. deltoides</i>	
<i>P. petrowskyana</i> Schroeder (Regel)	„	<i>P. tristis</i>	
<i>P. Wobstii</i> Schroeder	„	<i>P. Wobstii</i>	
<i>P. razumowskyana</i> Schroeder	„	<i>P. suaveolens</i>	
<i>P. moskowiensis</i> Schroeder	<i>P. angulata</i>	<i>P. trichocarpa</i>	Kunstlik ristamine Londonis a. 1912—1914
<i>P. generosa</i> Henry			
<i>P. charkowiensis</i> Schroeder	<i>P. nigra</i>	<i>P. pyramidalis</i>	Tekkinud Harkovis
<i>P. euroamericana</i> (Dode) Guinier	<i>P. nigra</i>	<i>P. deltoides</i>	Kasutatakse üldnimetusena kõikide <i>nigra</i> ja <i>deltoides</i> 'e hübriidide kohta.
<i>P. serotina</i> Hartig	„	„	Prantsusmaal kuni 1750. a.
<i>P. regenerata</i> Henry	„	<i>P. serotina</i>	Prantsusmaal umbes 1870. a.
<i>P. marilandica</i> Bosc	„	„	Hollandis või Lääne-Saksamaal umbes 1800. a.
<i>P. gelrica</i> Houtzagers	<i>P. marilandica</i>	„	Geldernis pärast 1850. a.
<i>P. brabantica</i> Houtzagers	<i>P. marilandica</i>	<i>P. serotina</i>	
<i>P. Eugenei</i> Simon Louis	<i>P. regenerata</i>	<i>P. pyramidalis</i>	1832. a. puukoolis Metzi juures
<i>P. robusta</i> Schneider	<i>P. angulata</i>	<i>P. nigra</i>	Samas 1895. a.
Frye Poplar	<i>P. nigra</i>	<i>P. laurifolia</i>	Kunstlikult ristamisest aretatud
Roxbury Poplar	„	<i>P. trichocarpa</i>	
Geneva Poplar	<i>P. Maximovici</i>	<i>P. berolinensis</i>	USA-s 1924. a. alates
Oxford Poplar	„	„	
Androscoggin Poplar	„	<i>P. trichocarpa</i>	
Maine Poplar	<i>P. candicans</i>	<i>P. berolinensis</i>	
MeKee Poplar	<i>P. angulata</i>	<i>P. trichocarpa</i>	
<i>P. leningradensis</i>	<i>P. deltoides</i>	<i>P. suaveolens</i>	Leningradis P. Bogdanovi poolt enne 1940. a.
<i>P. newensis</i> Bogd.	<i>P. deltoides</i>	<i>P. balsamifera</i>	
«Pioneer»	<i>P. pyramidalis</i>	<i>P. nigra</i>	A. Jablokovi poolt Moskvast
«Vene»	„	„	
«Jablokovi»	<i>P. tremula</i>	<i>P. bolleana</i>	
«Hübriid» nr. 121	<i>P. nigra</i>	<i>P. pyramidalis</i>	A. Berežini aretatud
«Hübriid» nr. 89	<i>P. balsamifera</i>	<i>P. laurifolia</i>	
«Hübriid» nr. 773	<i>P. pyramidalis</i>	<i>P. berolinensis</i>	A. Albenski aretatud

1	2	3	4
«Hübriid» nr. 118	<i>P. deltoides</i>	<i>P. suaveolens</i>	Aretatud Leningradis; hübriididest on veel omakorda valitud parimad kloonid, mis omakorda on nummerdatud
«Hübriid» nr. 30	„	<i>P. laurifolia</i>	
«Hübriid» nr. 110	„	<i>P. balsamifera</i>	
«Hübriid» nr. 134	<i>P. balsamifera</i>	<i>P. deltoides</i>	
«Hübriid» nr. 86	„	<i>P. nigra</i>	
«Hübriid» nr. 140	<i>P. suaveolens</i>	<i>P. laurifolia</i>	
«Hübriid» nr. 64	<i>P. laurifolia</i>	<i>P. pyramidalis</i>	
«Hübriid» nr. 26	<i>P. deltoides</i>	<i>P. tristis</i>	

Tabel 11

Paplikultuuride keskmine juurdekasv (tm/ha) Eesti NSV-s
(Margus, Tamm 1967)

Papliiliik	Kamar-leetmuld	Kuivendatud õhuke turvasmuld	Kamar-karbonaatmuld
Hatuseviljane pappel	13,5	6,6	—
Must pappel	6,5	—	—
Berliini pappel	5,9	6,5	3,9
Lõhnav pappel	5,7	—	1,9
Hiina pappel	4,8	—	—
Palsamipappel	4,3	—	4,8
Tumedalehine pappel	4,2	5,0	—
Kanada pappel	3,9	—	—
Loorberpappel	1,8	—	—

järeldusi hübriidide sobivuse kohta meie tingimustes ei ole veel võimalik teha. Laialdaselt kasutatakse hübriidiseerimisel ühe komponendina palsamipaplit (*P. balsamifera*), kallasapplit (*P. deltoides*), loorberapplit (*P. laurifolia*) ja lõhnavat paplit (*P. suaveolens*).

Pärast seda kui *P. deltoides* ja *P. angulata* toodi XVIII sajandil Euroopasse ja *P. nigra* viidi Ameerikasse, on nimetatud liigid omavahel looduslikult sageli ristunud. Paljudest hübriididest on mitmesuguste majanduslikult väärtuslike omaduste järgi välja valitud parimad eksemplarid ja neid vegetatiivselt paljundatud. Nii on moodustunud mitmed laialt kasutatavad kloonid, nagu näiteks *serotina*, *marilandica*, *robusta*, *gelrica* jt.

Tabelis 10 esitatakse andmed mõnede hübriidpaplite päritolu kohta.

Mis puutub üksikute papliliikide sobivusse kasvatamiseks Eesti NSV-s, siis peab kahjuks märkima, et ka sel alal puuduvad meil süstemaatilised katsed. Otsustada võib üldjoontes üksikute puude ja süsteemitult rajatud istandike järgi. Kasv oleneb väga paljudest teguritest (muld, reljeef, rajamise viis jne.) ja muidugi võivad tulemused tulevikus osutada erinevateks. Mitmete autorite (Laas, 1967; Margus, Tamm 1967) järgi on sageli osutunud meil kõige tootlikumaks hautuseviljane pappel. Tabelis 11 on esitatud M. Marguse ja Ü. Tamme (1967) andmed mõnede papliliikide kasvust erinevatel muldadel (1948.—1952. a.) rajatud kultuuride põhjal.

Paremates kultuurides oli 13 aasta vanuselt hautuseviljase papli kultuuri tagavara 176 tm/ha, mustal paplil 116 tm (vanus 10 aastat). Nagu neist andmetest nähtub, ei ületa papliliigid hariliku haava paremaid puustuid.

4. SARAPUU

Sarapuudest kasvab meil looduslikult üks liik — harilik sarapuu (*Corylus avellana* L.), dekoratiivseks on osutunud ka kõrgetüveline sarapuu (*Corylus colurna* L.). Hüvi võiks pakkuda veel erilehine sarapuu (*Corylus heterophylla* Fisch), mis pärineb Kaukasidast (kus kasvab kuni 2 m kõrguse põõsana, on külma- ja põua-kindel), ja on majandusliku tähtsuse poolest hariliku sarapuuga peaaegu võrdne. Erilehine sarapuu hakkab vilja kandma varem kui harilik sarapuu: juba 4...5-aastaselt (harilik sarapuu 8 aasta vanuselt, pistikutest kasvatamisel 6. aastal).

Sarapuud on suure tähtsusega toitlustamise seisukohalt. Pähkli tuum sisaldab 60...70% rasva, 15...18% valkaineid ja 3...10% suhkrut. Rasvasisalduselt ületab sarapuu tuntud õlikultuure, nagu päevalill, sojauba, oliivipuu jt. Sarapuude aretamise ja kasvatamisega tegeletakse intensiivselt Kaukaasias ja Krimmis, Moldaavias, Ukrainas ja Vene NFSV metsastepi piirkonnas. Tööstusliku tähtsusega sorte kultiveeritakse laialdaselt Lõuna- ja Lääne-Euroopa maades ning Ameerika Ühendriikides. Nõukogude Liidus ja välismaal aretatud sarapuusorte on meil vähe katsetatud. Rahuldavaid tulemusi kultuursarapuu sortidega pole seni saadud. Metsikult kasvades on sarapuu saagikus väga madal. Vastava hooldamise juures on vennasvabariikides saadud hektarilt 260...420 kg pähkleid. Suureviljalised kultuursordid annavad saaki 3000...4000 kg/ha.

Nõukogude Liidus aretatud suureviljalise kultuursarapuu sortidest, mida on soovitatud kasvatada Vene NFSV kesk- ja põhjajoonides, võiks meil kasutada järgmisi külmakindlaid sorte: «Mitsurini seemikud» nr. 4, 5, 7, 8 ja 9, «Tšerkesski-2», «Kudrjavtsik», «Mitsurini orešnik nr. 1», «Gorškovi seemikud» nr. 8, 18



Joonis 97. Sarapuupähklite põhivormid. (Siimoni järgi.)

ja 24 «Tšaplajevi hübriidid» nr. 3 ja 12 (Siimon, 1955; Lindvere, 1966).

Eesti Maaviljeluse ja Maaparanduse Teadusliku Uurimise Instituudi Polli Katsebaas (Siimon, 1955) on Eestis välja selgitanud 140 sarapuu vormi. Põhivorme eristatakse neli (joonis 97).

Põhivorm I: Pähklid suured, pikliku kujuga, paksukoorelised, pruunikad, 3...4-kaupa kobaras. Vili hilise valmimisega, tuuma rasvasisaldus kõrge (65,7%). Kasvab parematel huumusrikastel kruusamuldadel.

Põhivorm II: Pähkel kaunis suur, ümarik, täiesti valge, võrdle-



15



16



39



50



69

Joonis 98. Perspektiivsemad sarapuu vormid. (Siimoni järgi.)

misi paksu koorega, hilise valmimisega. Pähklid asuvad kuni 3-kaupa koos. Väheviljakas. Kasvab niiskematel, varjulisematel kohtadel.

Põhivorm III. Pähklid kujult lapikümmargused, keskmise suurusega, koor pealt roosakas. Vili valmib vara, pähklid 1...4-kaupa kobaras. Levinud parematel huumusrikastel kruusamuldadel ja lagendikel.

Põhivorm IV. Pähklid eelmisest väiksemad, kujult piklikud, õhukese koorega ja varavalmivad. Kobaras 8—10 pähklit. Väga viljakas ja külmakindel.

A. Siimon (1955) soovib 140-st väljavalitud vormist kasutada vormi nr. 15, 16, 39, 50, 69 (joonis 98).

Vorm nr. 15 juurdub suhteliselt hästi vegetatiivselt, külmakindel. Pähklid 2...3-kaupa kobaras. Vilja pikiläbimõõt 2,13 cm ja ristläbimõõt 1,32 cm, koore paksus 0,9 mm, koor tuhkjaskollane.

Vorm nr. 16 juurdub väga hästi, külmakindel. Vilja pikiläbimõõt 2,4 cm, ristläbimõõt 1,4 cm; koore paksus 1,0 mm. Koor pruunikaskollane, kuupula ulatub kaugelt üle vilja. Pähklid 2...4-kaupa kobaras. Tuuma rasvasisaldus 65,5%. Saagirikas, päkel valmib hilja.

Vorm nr. 39 juurdub väga hästi, külmakindel. Vilja pikiläbimõõt 2,4 cm, ristläbimõõt 1,52 cm, koore paksus 1,0 mm, koor tumepruun. Pähklid 3...5-kaupa kobaras. Väga saagirikas, valmib hilja.

Vorm nr. 50 juurdub hästi, külmakindel. Vilja pikiläbimõõt 2,5 cm, ristläbimõõt 1,7 cm, koore paksus 1,1 mm, koor helepruun. Kuupula ulatub $\frac{3}{4}$ pähklini, pähklid 2...4-kaupa kobaras. Võrdlemisi saagirikas, hilise valmimisega.

Vorm nr. 69 juurdub aeglaselt. Külmakindel. Vilja pikiläbimõõt 2,1 cm, ristläbimõõt 1,4 cm, koor 0,8 mm paks, helepruun. Kuupula katab kogu pähkli. Pähklid 2...4-kaupa kobaras. Rahuldava saagiga. Hilise valmimisega.

Harilikul sarapuul on ka rida dekoratiivseid vorme, nagu näiteks kollaselehine (f. *aurea* Kirchn), punaselehine (f. *atropurpurea* Winkl), leinavorm (f. *pendula* Dipp.) ja lõhislehine vorm (f. *lacinata* Kirchn).

5. PAJU

Perekonnas (*Salix* L.) on üle 600 liigi. Nõukogude Liidus kasvab neist umbes 175. Neile lisandub rohkesti hübriide (ligi 90).

Pajude selektsioonis kasutatakse valikut olemasolevatest populatsioonidest. Sobivaid eksemplare on kerge paljundada vegetatiivselt. Lihtne on pajusid ka hübriidiseerida. Hübriidseemikute seast väljavalitud eksemplare paljundatakse sortidena vegetatiivselt. Paljud pajude hübriidid on väga hea kasvuga. Puukujuliste pajude hübriididest on võimsa kasvu poolest eriti tuntud *S. alba* × *S. fragilis*. V. Sukatšovi katsetes põõsaspajudega andis hübriid *S. purpurea* × *S. gmelini* 12,1 tonni võrseid hektarilt, mis ületas puhaste liikide saagikust peaaegu kahekordselt. V. Sukatšov korraldas terve hulga pajude ristamisi, kusjuures ühe komponendina kasutati ristamistel sageli *S. viminalis*'t ja *S. caprea*'t. Hinnaliste hübriididena tuleks nimetada vorme *S. viminalis* × *S. chilkoana*, *S. dahurica* × *S. viminalis* jt. Aretatud teine põlvkond (F_2) on paistnud enamasti silma suure mitmekesisuse poolest, mõnel juhul (näit. *S. viminalis* × *S. chilkoana*) on saadud ka kääbuseksemplare.

Valikseemnepuistu nr. pass

I. Puistu asukoht

- | | |
|----------------------|--------------------------------|
| 1. Rajoon _____ | 4. Vahtkond _____ |
| 2. Metsamajand _____ | 5. Kvartal _____ osatükk _____ |
| 3. Metskond _____ | |

II. Puistu takseerkirjeldus

1. Puistu koosseis tagavara järgi _____, puude arvu järgi _____
2. Keskmine kõrgus _____ m.
3. Keskmine diameeter _____ cm.
4. Vanus _____
5. Täius (tagavara järgi) _____
6. Tihedus (puude arv/ha) _____
7. Boniteet _____
8. Tagavara _____
9. Tarbusklass ja tarbepuidu % _____
10. Metsatüüp _____

III. Metsakasvatustlik kirjeldus

1. Puistu päritolu _____
2. Puistus rakendatud majanduslikud abinõud (hooldus- ja sanitaarraie, vaigutus jne.) _____
3. Puistu vorm, teise rinde koosseis _____
4. Puistu reljeef _____
5. Muld ja aluspõhi _____
6. Põhjavee seis _____
7. Alustaimestik _____
8. Alusmets _____
9. Järeلكasv _____
10. Tervislik seisund _____

IV. Puistu selektsiooniline iseloomustus

Puude rühm	Puude arv jämedusastmetes								Puude üldarv		Keskmine diam cm	Keskmine kõrgus m	Tagavara		
									tk.	%			m ³	%	
Plusspuud:															
neist															
I kl. puud															
II kl. puud															
III kl. puud															
Normaalpuud															
Miinuspuud															
Kokku															

V. Naaberpuistute iseloomustus

(Antakse põhja, ida, lõuna, lääne järjekorras: peapuuliik, metsatüüp, vanus, boniteet ja selektsiooniline kategooria.)

VI. Ettenähtud abinõud käbikandvuse suurendamiseks, seemnete kvaliteedi tõstmiseks, järelkasvu saamiseks jne.

Märkus. Andmed igal aastal rakendatud abinõude kohta antakse metsamajandamise projekti lisades (eritabelina). Raiete osas näidatakse väljaraitud puude arv, maht ja puistu takseerandmed pärast raiet. Kõikide tööde kohta näidatakse ka kulutused rublades ha ja kogu puistule.

Metsamajandi seemneistandiku

nr. _____ pass

Eraldamise aasta _____

Seemneistandiku asukoht _____
metskond, vahtkond

kv. nr., lit. nr.

Pindala _____ ha

Maa-ala endine kasutamine _____

Reljeef _____

Muld _____

Kasvukohatüüp _____

Jagunemine osatükkideks _____

Ümbritsevad kõlvikud _____

Ettevalmistustööd _____

Istandiku rajamine _____

Hooldamine ja abinõud viljakandvuse stimuleerimiseks _____

Õitsemine ja viljakandvus

19__ a. _____

19__ a. _____

19__ a. _____

19__ a. _____

19__ a. _____

19__ a. _____

19__ a. _____

Seemneistandikus olevate kloonide arvestus osatükil

nr. _____ pindala _____

(koostatakse eraldi igal aastal rajatud osatüki kohta)

Klooni nr.	Istutati *, poogiti, tk.	19__ a.	Kasvas 1. a. sügisel		Kasvas 2. a. sügisel	
			tk.	%	tk.	%
Kokku						

* Vale läbi kriipsutada.

Käbide varumine:

Aeg (aasta, kuu)	Käbide hulk, kg	Seemnete hulk, kg	Seemnete välja- tuleku %	1000 seemne kaal, g	Seemnete		Kulu- tatud töö- päevi	Mak- sumus, rbl.
					id. energ. %	téh. id. %		

Lisad:

1. Seemneistandiku skits.
2. Plusspuude kirjeldused.
3. Kloonide paigutuse skeem.
4. Pookimisžurnaalid.
5. Mullaprofiilid.
6. Seemnepassid, konditsionaalsuse tunnistused.

RISTAMISTÖÖDE ZURNAAL

_____ vegetatiivses seemneistandikus

19__ a.

A. Tolmu kogumine

Plusspuu nr.	Õisikute kogumise kuupäev	Tolmu kogumise aeg	Tolmu säilitamise tingimused	Märkused
--------------	---------------------------	--------------------	------------------------------	----------

B. Tolmutamine

Klooni nr.	Etiketi nr.	Isol. kuupäev	Isoleeritud õite arv	Tolmutamise kuupäev
1	2	3	4	5

Tolmu päritolu	Isolatsiooni kõrvaldamise kuupäev	Käbide kogumise kuupäev	Käbide arv	Märkused
6	7	8	9	10

C. Ristamise tulemused

Ristamise kombinatsioonid		Tolmutatud õite arv	Saadud käbide arv	Kordamineku %	Märkused
♀	♂				

KIRJANDUST

- Aass, I. 1957. En cytologisk analyse of Skjakfurua. Medd. Norske skogforsøksves., 48.
- Bánó, I., Marjai, Z. 1963. Erdeifenyóoltványok növekedése, fejlödese es magtermelése. Erdisz kutatások I. sz.
- Bouvarrel, P. 1954. Variabilité de l'épicea (*Picea excelsa* Link) dans le lura francais. Reparation et caracteres des diverses types. Revue Forestière № 2.
- Burger, H. 1931. Einfluß der Herkunft des Samens auf die Eigenschaften forstlicher Holzgewächse. Mitt. Schweizer. Anst. forstl. Versuchswes., 16.
- Burger, H. 1935. Einfluß der Herkunft des Samens auf die Eigenschaften forstlicher Holzgewächse IV. Mitt. die Lärche, Mitt. Schweizer Anst. forstl. Versuchswesen, 19.
- Cajander, A. K. 1921. Einige Reflexionen über die Entstehung der Arten. Helsinki.
- Carlowitz, H. C. 1713. Anweisung zur Wilden Baum-Zucht. Leipzig.
- Cieslar, A. 1907. Die Bedeutung klimatischer Varietäten unserer Holzarten für den Waldbau Zentr. für d. ges. Forstw. Wien.
- Dengler, A. 1908. Das Wachstum von Kiefern aus einheimischen und nordlichen Saatgut in der Oberförsterei Eberswalde. Zeitschrift für Forst- und Jagdwesen.
- Dengler, A. 1938. Fremde Kiefernherkünfte in Zweiter Generation. Z. f. Forst- u. Jagdw., 70.
- Dengler, A. 1939. Über die Entwicklung künstlicher Kiefernkreuzungen. Z. f. F. u. J.
- Ehrenberg, C. E. 1963. Genetic Variation in Progeny Tests of Scots Pine (*Pinus silvestris* L.). Stockholm.
- Ehrlich, P. R., Holm, R. W. 1963. The Process of Evolution. New York. (Venek. tõlge 1966)
- Eifler, I. 1955. Künstliche polyploidie — Erzeugung bei *Picea abies* und *Betula verrucosa*. Z. Forstgen., 4.
- Eifler, I. 1967. Anwendungsmöglichkeiten der Polyploidiezüchtung in der Forstwirtschaft. Arch. f. Forstw., Bd. 16. H. 5.
- Engler, A. 1905. Einfluß der Provenienz des Samens auf die Eigenschaften der forstlichen Holzgewächse. Mitt. der Schweiz. Zentr. f. d. forstl. Versuchswesen VIII.
- Eslas, Ed. 1938. Kodumaa männiseemnete kvaliteedist. — Eesti Mets nr. 5.
- Etverk, I. 1962. Kuuse eliitpuude eraldamisest. Metsamajandus. Tead.-tehn. kogumik.
- Etverk, I. 1965. Hariliku kuuse plusspuude valik ja paljundamine. (Käsikiri.) Tartu.
- Etverk, I. 1965^a. Rinnasdiameetrist kuuse plusspuude valikul. Metsamajanduslikud uurimused IV.
- Etverk, I. 1965^b. Hariliku kuuse pookimine. Metsamajandus. Tead.-tehn. kogumik.

- Forshell, C. P. 1953. Kottens och fröest Utbildning efter själv och Korsbefruktning hos tall (*P. silvestris*). Medd. Statens skogsforskningsinst., 43.
- Grant, V. 1964. The Architecture of the Germplasm. New York and London.
- Gross, H. 1929. Die Moorformen der Fichte. Mitt. der Deutschen Dendrol. Gesellsch., 41.
- Hainla, V. 1967. Hariliku kuuse [*Picea abies* (L.) Karst.] viljasoomuse kujust Eestis. Metsamajanduslikud uurimused IV. Tallinn.
- Hardy, G. 1908. Mendelian Proportions in a Miked Population. Science № 28.
- Hauch, L. A. 1913. Buchen und Eichenkulturen in Bregentved Danmark. Zbl. ges. Forstw., 39.
- Hoffmann, K., Thümmeler, K. 1959. Die Anlage von Samenplantagen während des Siebenjahrplanes. Forst und Jagd Nr. 10.
- Hoffmann, K., Thümmeler, K. 1960. Freilandpropfarbeiten für die Anlage von forstlichen Samenplantagen. Merkblatt II.
- Hoffmann, K., Thümmeler, K. 1960. Propfungen unter Glas für die Anlage von forstlichen Samenplantagen. Merkblatt III.
- Hoffmann, K. 1967. Betrachtungen zu klon- und pflanzungsspezifischen Zapfen- und Samenerträgen in der Lärchensamenplantage des Staatlichen Forstwirtschaftsbetriebes Colbitz. Archiv f. Forstw., H. 5.
- Houtzagers, G. 1941. Die Gattung *Populus* und ihre forstliche Bedeutung. Hannover.
- Jakuszevski, T. 1963. Plantacje nasienne. Las polski № 6.
- Johnson, H. 1945. Interspecific hybridisation within the genus *Betula*. Hereditas № 1.
- Järvekülg, L., Riispere, A. 1962. Kromosoomide arvu määramine taimeidel. — Eesti Loodus nr. 5.
- Kalda, A., Kukk, E., Masing, V., Trass, H., Vaga, A. 1965. Botaanika. Tallinn.
- Kallak, H. 1967. Evolutsiooni põhitegurid. Tartu.
- Kienitz, M. 1911. Formen und Abarten der gemeiner Kiefer. Z. f. F. u. J.
- Kohh, E. 1938. Pärivusnähted männil. — Eesti Mets nr. 1.
- Krigul, T. 1963. Matemaatilised meetodid metsamajanduses. EPA tead. tööde kogumik nr. 33.
- Kurõndin, I. I. jt. 1957. Puuviljandus. Tallinn.
- Küng, A. 1938. Petserimaa männiseeme. — Eesti Mets nr. 3.
- Laas, E. 1967. Dendroloogia. Tallinn.
- Langlet, O. 1940. Om utvecklingen av granar un frö efter självbefruktning och efter fri vindpollinering. Meddelanden från Statens Skogsförsöksanstalt, 32. Nr. 1—22.
- Langlet, O. 1964. Proveniensalets betydelse för produktion och skogsträdsförädling av gran. Svenska skogsvårdsforen, 62. Nr. 2. (Ref. žurn. 1965, 5.)
- Langner, W. 1952. Reziprok unterschiedliches von Lärchenbastarden gegen eine Nadelerkrankung. Z. Forstgenet. und Forstpflanzenzucht Nr. 1.
- Langner, W., Stern, K. 1955. Versuchstechnische Probleme bei der Anlage von Klonplantagen. Z. Forstgen., 4.
- Larsen, C. S. 1956. Genetics in Silviculture. London.
- Lepajõe, L. 1966. Põllumajandusloomade aretuse praktikum. Tallinn.
- Li, Ch. Population genetics. Chicago.
- Liese, I. 1936. Zur Frage der Vererbbarkeit der rindenbemohnenden Blasen- zotkrankheiten der Kiefer. Z. f. Forst- und Jagdwesen, 68.
- Lindquist, B. 1948. Genetics in swedish forestry practice. Stocholm.
- Lindquist, B. 1956. Forstgenetik in der Schwedischen Waldbaupraxis. Rade- beul und Berlin.
- Lindvere, P. 1966. Sarapuude kultiveerimine. Metsamajandus. Tallinn.
- Lush, I. L. 1939. Methods of Measuring the Heritability of Individual Differen- ces Among Farm Animals. Proc. 7-th Intern. Gen. Congr., Edinburgh.
- Margus, M., Tammi, Ü. 1967. Paplid Eesti NSV-s. Tallinn.
- Mathiesen, A. 1938. Selektiooni küsimus metsakasvatustööde teostamisel. — Eesti Mets nr. 11, 12.

- Mitchell, A. F. 1963. The improvement of forest trees by selection and breeding. Irish Forestry. No 2.
- Molekulaarbioloogia küsimusi. Tallinn, 1966.
- Muiste, L. 1951. Kõrvaldada meie metsadest halvakvaliteedilised võõra päritoluga männid. — Sots. Põllumajandus nr. 12.
- Muiste, L. 1960. Hooldusraietest haavapuistutes. EPA tead. tööde kogumik nr. 17.
- Münch, E. 1924^a. Beiträge zur Kenntnis der Kiefernrasen Deutschlands. Allgem. Forst- und Jagdzeitung, 100.
- Münch, E. 1924^b. Verhalten der Nachkommen fremder Kiefernrasen in zweiter Generation. Forstwiss. Zbl., 46.
- Münch, E. 1932. Über Standortsrasen der Waldbäume. Bot. Zbl., 49.
- Münch, E., Dietrich, V. 1925. Kalkeschen und Wassereschen. Silva, 13.
- Nilson, A. 1962. Haava kasvatamisest Eesti NSV-s. Salumetsade majandamise küsimusi. Tartu.
- Nenn, J. 1928. Sõnake metsaseemnest. — Eesti Mets nr. 3.
- Oppermann, A. 1909. Renckbuchen in Dänemark. Z. F. d. g. F.
- Orav, T. 1965. Kiirgused ja organismid. Tallinn.
- Orav, T. 1965. Keskkonnaminguste mõjust kiirguse poolt esile kutsutud klorofüllmuutustele. (Влияние гамма обл. на организмы. Таллин.)
- Parmas, H. 1965. Kiirekasvulisest haavast. Metsamajandus. Tead.-tehn. kogumik.
- Pavel, Ü. 1965. Geneetika ja selektsiooni küsimusi. — Eesti Loodus nr. 2.
- Pavel, Ü. 1966. Pärilikkus, geenid ja haigused. Tallinn.
- Pavel, Ü. 1967. Praktilisi töid geneetikas. Tartu.
- Pihelgas, E. 1962^a. Hariliku männi vormidest Eesti NSV-s. — Eesti Loodus nr. 2.
- Pihelgas, E. 1962^b. Hariliku männi plusspuude valik ja nende paljundamine pookimise teel. EPA tead. tööde kogumik nr. 23.
- Pihelgas, E. 1963^a. Seemnete päritolu mõjust männikultuuride kasvule. EPA tead. tööde kogumik nr. 33.
- Pihelgas, E. 1963^b. Hariliku männi selektsioon. Tallinn.
- Pihelgas, E. 1965. Seemnete geograafilise päritolu mõju männiseemikute kasvule. EPA tead. tööde kogumik nr. 41.
- Pihelgas, E. 1967^a. Hariliku männi vegetatiivsete seemneistanduste rajamisest. EPA tead. tööde kogumik nr. 55.
- Pihelgas, E. 1967^b. Ühest huvitavast männivormist. — Eesti Loodus nr. 5.
- Pihelgas, E. 1967^c. Hariliku männi selektsioonilased katsekultuurid Järvelja õppe- ja katsemajandis. EPA tead. tööde kogumik nr. 50.
- Piiper, J. 1943. Sissejuhatus üldzooloogiasse. Tartu.
- Poljakov, I. M. 1946. Darwinismi kursus. Tartu.
- Priehäusser, G. 1958. Die Fichten-Variationen und -Kombinationen des Bayr. Waldes nach phänotypischen Merkmalen mit Bestimmungsschlüssel. Forstw. Zentr., 5/6.
- Prokazin, E. P. 1963. Uusi meetodeid männiseemne kasvatamisel. Tallinn.
- Przybylski, T. 1965. Kwitnienie i zapylanie szczeptów na plantacjach nasien-nysh. Las polski, 39, 1. (Ref. žurn. 66—1.)
- Pung, L., Soovik, T. 1966. Tuumakiirguste mõõtmine. Tartu.
- Ravin, A. W. 1965. Evolution of Genetics. New York and London. (Venek. tõlge 1957.)
- Rohmeder, E. 1955. Erkenntnisse der forstlichen Standortsrasenforschung als Grundlage für das neue forstliche Saat- und Pflanzgutgesetz. Allgem. Forstzeitschrift Nr. 10.
- Rohmeder, E., Schönbach, H. 1959. Genetik und Züchtung der Waldbäume. Hamburg und Berlin.
- Rubner, K. 1953. Die praktische Bedeutung unserer Fichtentypen. Forstwiss. Zbl. Nr. 6.
- Rubner, K. 1957. Über Kiefernrasen, insbesondere die Nordostbayerische Höhenkiefer. Forstarchiv, 28, 1.

- Rubner, K. 1959. Kiefernrasenstudien in der Deutschen Bundesrepublik I Teil: Die natürliche Verbreitung der Kiefer und ihre wichtigsten Rasse-eigenschaften. Forstarchiv, 30.
- Rubner, K. 1960. Waldbau. Radebeul und Berlin.
- Rubner, K. 1962. Kiefernrasenstudien in der Deutschen Bundesrepublik. III Teil. Die Rassengebiete und ihre Abgrenzung. Forstarchiv, 33. Nr. 7.
- Rubner, K. 1962. Kiefernrasenstudien in der Deutschen Bundesrepublik. Forstarchiv, 9.
- Rubner, K. 1964. Die süddeutsche Moräuenkiefer-Eine wertvolle, aber widerspruchsvolle Rasse. Allgem. Forstzeitschrift, 19, 41.
- Ržavitiņ, V. N. 1950. Taimede vegetatiivne hübridiseerimine. Tallinn—Tartu.
- Russi, N., Lepajõe, I. 1966. Sordiaretuse ja seemnekasvatuse praktikum. Tallinn.
- Sager, R., Ryan, F. 1961. Cell Heredity. An analysis of the mechanisms of heredity at the cellular level. New York and London. (Venek. tõlge 1964.)
- Scamoni, A. 1950. Über die weitere Entwicklung künstlicher Kiefernkreuzungen in Eberswalde. Der Züchter, 20.
- Schmidt, H. 1953. Kronen- und Zuwachsuntersuchungen an Fichten des bayerischen Alpenvorlandes. Forstwiss. Zbl., 72.
- Schmidt, W. 1935. Die Rassendiagnose in der Praxis der Waldsamenprüfungsanstalt. Jahrbuch d. Haupt. f. forstl. Saatgut.
- Scholz, E. 1957. Röntgenmutationen bei der Birke. Der Züchter, 27.
- Scholz, E. 1963. Das Verbreitungsgebiet der Braunmasebirke. Arch. f. Forstw. Nr. 12.
- Schott, P. 1904. *Pinus silvestris* L. Die gemeine Kiefer. Beiträge zur Systematik und Provenienzfragen mit besonderer Berücksichtigung des in Deutschland in den Handel kommenden Samens. Forstwiss. Zbl. 26.
- Schott, P. 1907. Rassen der gemeinen Kiefer. *Pinus silvestris* L. Forstwiss. Zbl., 29.
- Schotte, G. 1906. Über die Variation des schwedischen Kiefernzapfens und Kiefersamens. Naturw. Z. Forst- und Landw., 4.
- Schütt, P. 1962. Ergebnisse einer Auslese vorwüchsiger *Pinus silvestris* — Sämlinge aus dem Langtag. Silvae genetica, 11. Nr. 2.
- Siimon, A. 1955. Aianduse käsiraamat. Tallinn.
- Sivers, M. 1903. Über den Einfluss der Samen provenienz auf Baumzucht. Baltische Wochenschrift.
- Stebbins, G. L. 1950. Variation and evolution. New York.
- Stebbins, G. L. 1965. The Experimental Approach to Problems of Evolution. Folia biol. (CSSR), 11.
- Stern, K. 1953. Methodik der vergleichenden Beurteilung von nach der Langparzellenmethode angelegten Kiefern Einzelstammabsaaten. Der Züchter, 23.
- Sylvén, N. 1909. Über den Formenreichtum der Fichte, besonders die Verzweigungstypen derselben und ihren forstlichen Wert. Mitt. aus d. forstl. Versuchsanstalt Schwedens, 6.
- Sylvén, N. 1910. Material for the study of «race» in forest trees. Some forms of Scots pine found in Sweden. Medd. Statens skogsforskningsinst., 7.
- Sylvén, N. 1916. Den nordsvenska tallen. Medd. Statens skogsföröksanst., 13.
- Zederbauer, E. 1908. Die Farbe des Weissföhrensamens als systematisches Merkmal. Zbl. ges. Forstwesen, 34.
- Zederbauer, E. 1912. Versuche über individuelle Auslere bei Waldbäume. Zbl. ges. Forstwesen, 38.
- Zimmermann, H. 1931. Fichtensamenbeschaffung in Sachsen. Tharandter Forstliches Jahrbuch, 82.
- Tamm, Ü. 1967. Pahlite kultiveerimise tulemusi Eesti NSV-s. Metsanduslikud uurimused V. Tallinn.
- Timirjazev, K. A. 1949. Ajalooine meetod bioloogias. Tartu.
- Urbanski, K. 1964. Wartośńcion jako kryterium oceny drzew doborowych. Las polski № 22.

- Valk, U. 1967. Rabamänni pärilikest omadustest. Metsamajanduslikud uurimused V. Tallinn.
- Vincent, G. 1962. Semenné modrinovi plantáže v českých krajech v letech 1955—1960. Sb. CSAZV lesn. 8 № 3. (Ref. žurn. 1963, 1.)
- Vincent, G., Vincent, J. 1964. Ekotypy smrku ztepilého, jejich vzrůst a dřevní produkce. Lesn. časop. 10 № 2. (Ref. žurn. 1965, 1.)
- Waddington, C. H. 1962. New patterns in Genetics and Development. New York and London (Venek. fölge 1964.)
- Weinberg, W. 1908. Über die Vererbungsgesetze beim Menschen. Z. Indukt. Abstamm. Vererbungslehre, 1.
- Weiser, F. 1964^a. Beitrag zum Problem der sog. Bodenrassen bei unseren Waldbaumarten unter besonderen Berücksichtigung der Esche, *Fraxinus excelsior* L. Forstwissenschaftliches Zentralblatt, H. 1/2.
- Weiser, F. 1964^b. Anlage und erste Ergebnisse vergleichender Anbauversuche mit generativen Nachkommenschaften von Eschen trockener Kalkstandorte und grundwasser beeinflusster. Forstwiss. Zentr., H 7/8.
- Weiser, F. 1965. Bodenrassen der Waldbäume. Allgem. Forstz., 20. Nr. 22.
- Whyte, L. L. 1965. Internal Factors in Evolution. London.
- Wibeck, E. 1912. Tall och gran of sydling härkomst i Sverige. Medd. Statens skogsförsöksanst., 12.
- Willkomm, M. 1871. Die Rîgaschen Stadforsten und ihre Bewirtschaftung. A. F. u. I. Z. Supl. VIII.
- Wright, S. 1921. Correlation and Causation. I. Agric. Res., 20.
- Wyatt, W., Burs, W. 1964. A growth chamber study of plus tree progeny. Tappi. No 5.
- Азниева Ю. Н. 1962. Повышение плодоношения сосны обыкновенной на постоянных семенных участках. Повышение продуктивности лесов зап. и центр. районов СССР. Минск.
- Акимочкин Н. Г. 1962. Гибридные формы дуба на лесостепной опытной станции. Бюл. Гл. ботан. сада АН СССР вып. 47.
- Александров А. И., Ушаков П. И. 1961. Программа и методика исследования лесных культур. Москва.
- Алиханян С. И. 1965. О некоторых вопросах механизма мутагенеза. Изв. АН СССР, сер. биол. № 6.
- Алиханян С. И. 1966. Теоретические основы учения Мичурина о переделке растений. Москва.
- Альбенский А. В. 1959. Селекция древесных пород и семеноводство. Москва—Ленинград.
- Альбенский А. В., Иванников С. П., Проказин Е. 1964. Оценка свойств плюсовых деревьев (по материалам Международного симпозиума в ГДР). Лесное хоз. № 5.
- Ауэрбах Ш. 1966. Генетика. Атомиздат.
- Бакулин В. Т. 1966. Триплоидный клон осины в лесах Новосибирской области. Генетика № 11.
- Богданов П. Л. 1965. Тополя и их культура. Москва.
- Брюбейкер Д. 1966. Сельскохозяйственная генетика. Москва.
- Бурый Н. П. 1901. Вегетативное размножение древесных и кустарниковых пород. Лесн. журнал.
- Вавилов Н. И. 1935. Селекция как наука. Теоретические основы селекции растений, т. 1. Москва—Ленинград.
- Вавилов Н. И. 1966. Избранные сочинения. Генетика и селекция. Москва.
- Ваничек К. Г. 1960. Улучшение древесных насаждений прививкой. Москва.
- Васильев В. Н. 1966. Физико-географическая среда и видообразование. Москва—Ленинград.
- Веков Н. К., Ильин М. П. 1934. Вегетативное размножение древесных растений летними черенками. Ленинград.
- Вересин М. М. 1963. Лесное семеноводство. Москва.
- Внучкова В. А. 1966. К вопросу специфического влияния подвоя на привой. Генетика № 11.

- Гайлис Я. Я. 1963. Опыт селекции древесных пород Латвии. Лесное хоз. № 1.
- Гайлис Я. Я. 1964^a. Семенные плантации сосны в Латвии. Лесное хоз. № 2.
- Гайлис Я. Я. 1964^b. Опыт прививки сосны в Латвийских Леспромхозах. Лесное хоз. № 6.
- Гайлис Я. Я. 1965^a. Влияние ионизирующих излучений на всхожесть семян и выход сеянцев сосны и ели. Ионизир. излуч. в биол. Рига.
- Гайлис Я. Я. 1965^b. Жизнеспособность и изменения роста и развития древесных пород под влиянием хронического гамма-облучения. Ионизир. излуч. в биол. Рига.
- Гарнер Р. 1962. Руководство по прививке плодовых культур. Москва.
- Гиргидов Д. Я., Долгомеков В. И. 1962. Отбор плюсовых деревьев ели и вегетативное их размножение. Лесное хоз. № 12.
- Гофман-Кадошников П. Б., Петров Д. Ф. 1966. Биология с общей генетикой. Москва.
- Градецкас А. И. 1967. Создание высокопродуктивных культур ели в лесах Литовской ССР. (Автореф.) Минск.
- Гродзенский Д. Э. 1963. Радиобиология. Москва.
- Гроздова Н. В. 1957. Пособие для таксаторов лесоводов и студентов при определении различных форм березы в смешанных лесах лесной зоны Европейской части СССР. Брянск.
- Грушко Н. Н. 1938. Курс генетики. Москва.
- Дженсен У. 1965. Ботаническая гистохимия. Москва.
- Докучаева М. И. 1962. Черенкование хвойных пород в переносных парниках. Лесное хоз. № 11.
- Докучаева М. И. 1967. Вегетативное размножение хвойных пород. Москва.
- Дубинин Н. П. 1966. О некоторых узловых вопросах современной теории мутаций. Генетика № 7.
- Дубинин Н. П. 1967. Великая октябрьская социалистическая революция и прогресс генетики в СССР. Генетика № 10.
- Ермаков В. И. 1967. Основы и итоги исследований по прививкам березы карельской. Сов. по лесн. ген., сел. и семен. Петрозаводск.
- Ефимов Ю. П. 1967. Физиологические особенности ранней и поздней форм дуба черешчатого. Сов. по лесн. ген., сел. и семен. Петрозаводск.
- Жилкин В. Д. 1960. Об узко и ширококронных сосны в Белорусской ССР. Лесн. журнал № 2.
- Жуковский П. М. 1967. Гетерозис растений и филогенетическая стерильность как эволюционные явления в природе. Генетика № 5.
- Зарубин А. Ф. 1961. О прививках дуба. Лесное хоз. № 6.
- Здорик М. Г. 1952. Статистика для лесных специалистов. Москва—Ленинград.
- Кирпичников В. С. 1960. Генетические основы гетерозиса. Вопросы эволюции, биогеографии, генетики и селекции. Москва—Ленинград.
- Кирпичников В. С. 1967. Общая теория гетерозиса. Генетика № 10.
- Кичунов И. И. 1898. Прививка и ее применение у различных деревьев и кустарников. СПб.
- Кобранов Н. П. 1912. К вопросу о происхождении болотной сосны. Изв. Импер. Лесн. Инст., 23.
- Козубенко В. Е. 1965. Генетика и методы селекции. Генетика № 3.
- Комиссаров Д. А. 1938. Применение ростовых веществ для повышения укореняемости черенков в древесных и кустарниковых растений. Доклады Акад. Наук СССР, т. 18, № 1.
- Комиссаров Д. А. 1964. Биологические основы размножения древесных растений черенками. Москва.
- Кондратюк Е. Н. 1952. Сосны широкой и узкой кронами. Бот. журнал АН УССР № 4.
- Косьянов С. А. 1966. Ускоренный метод селекционной оценки лесов. Лесное хоз. № 1.
- Круклис М. В. 1967. Кариотипический анализ *Larix Dahurica* Turcz. Сов. по лесн. ген., сел. и семен. Петрозаводск.

- Кудашева Р. Ф. 1965. Разведение и селекции лещины и фундука. Москва.
- Курдиани С. З. 1908. Деление *Pinus silvestris* L. на расы. Лесопром. вестн., 26.
- Лебедев Н. В. 1962. Курс лекций по дарвинизму. Изд. Моск. унив.
- Леухина Т. А. 1959. Морфологические особенности семян сосны обыкновенной в зависимости от стадий по возрастному состоянию материнских деревьев. Лесной журнал № 4.
- Лобашев М. Е. 1967. Полвека советской генетики. Генетика № 10.
- Лобашев М. Е. 1967. Генетика. Ленинград.
- Любавская А. Я. 1957. Влияние перекрестного опыления и самоопыления на качество семян березы. МЛТИ, Научно-техн. инф. № 24.
- Любавская А. Я. 1963. Особенности выращивания семян сосны карельской березы в питомниках Подмосквья. Лесное хоз. № 5.
- Любавская А. Я. 1966. Селекция и разведение карельской березы. Москва.
- Мацкевич Н. В. 1965. Использование полиплоидии в повышении продуктивности лесов. Лесное хоз. № 1.
- Методические указания по отбору маточных плюсовых деревьев. Ленинград, 1966.
- Мендель Г. 1965. Опыты над растительными гибридами 1865. Москва.
- Мишуков Н. П. 1963. Об использовании мелких шишек и семян. Лесное хоз. № 11.
- Морозов Г. Ф. 1949. Учение о лесе. Москва—Ленинград.
- Мясоедов С. С. 1962^a. К вопросу организации в Шиповом лесу постоянного лесосеменного хозяйства. Сб. тр. по лесн. х-ву, Шип. лесн. оп. ст., вып. 3.
- Мясоедов С. С. 1962^b. Результаты изучения культуры дуба различного лесотипологического происхождения в Шиповом лесу. Сб. тр. по лесн. х-ву, Шип. лесн. оп. ст., вып. 3.
- Некрасова Т. П. 1963. Международная конференция по лесной генетике и селекции древесных пород. Лесное хоз. № 12.
- Никитин Г. Н. 1961. Значение гетерозиса в лесоводстве и древоводстве. Лесное хоз. № 10.
- Огиевский В. В., Хиров А. А. 1964. Обследование и исследование лесных культур. Москва.
- Огиевский В. Д. 1967. Избранные труды. Москва.
- Оленов Ю. 1961. Некоторые проблемы эволюционной генетики и дарвинизма. Москва—Ленинград.
- Орленко Е. Г. 1957. Основы формы осины в лесах БССР и их использование в лесном хозяйстве. Лесное хоз. № 5.
- Основы положения по лесному семеноводству в СССР. Москва, 1965.
- Отбор плюсовых маточных деревьев и вегетативное размножение хвойных пород при создании лесосеменных плантаций. Ленинград, 1962.
- Панин В. А. 1959. Особенности форм ели отличающихся строением шишек. Лесное хоз. № 7.
- Патлай И. Н. 1964. Влияние происхождения семян на рост и устойчивость сосны в географических культурах Красно-Тростянецкой лесной опытной станции. Сел. интр. и семен.-водр. лесн. пород. Киев.
- Патлай И. Н. 1965. Влияние географического происхождения семян на рост и устойчивость сосны в культурах северной левобережной части УССР. (Автсреферат.) Киев.
- Пирага В. М. 1963. Методы прививки сосны обыкновенной (*Pinus silvestris*) в Латвийской ССР. (Автореферат.) Рига.
- Правдин Л. Ф. 1938. Вегетативное размножение растений. Ленинград.
- Правдин Л. Ф. 1963. Задачи и методы современного лесного семеноводства. Москва.
- Правдин Л. Ф. 1964^a. Сосна обыкновенная. Москва.
- Правдин Л. Ф. 1964^b. Ближайшие задачи научных наследований и практики по лесной генетике и селекции в Сибири. Селекция древесных пород в Восточной Сибири.

- Прилуцкая С. Н. 1965. Проверка плюсдеревьев по потомству — один из этапов элитного семеноводства. Лесовод. и агролес. Вып. 8. Киев.
- Проказин Е. П. 1960. Новый метод прививки хвойных для создания семенных участков. Лесное хоз. № 5.
- Проказин Е. П. 1961. Отбор плюсовых деревьев и создании семенных плантаций сосны. Пушкино.
- Проказин Е. П. 1962^a. Лесосеменные плантации. Пушкино.
- Проказин Е. П. 1962^b. Некоторые вопросы селекции и семеноводства лесных пород. Селек. и семен. лесн. пород. Пушкино.
- Пятницкий С. С. 1954. Селекция дуба. Москва—Ленинград.
- Пятницкий С. С. 1961. Практикум по лесной селекции. Москва.
- Раджабли Е. П., Рудь В. Д. и др. 1967. Методы экспериментального получения полиплоидных и мутантных форм растений. Новосибирск.
- Рекомендации по отводу и закладке лесосеменных участков сосны, ели и лиственницы в таежной зоне Европейской части СССР. Ленинград, 1963.
- Рокицкий П. Ф. 1964. Селекция сельскохозяйственных животных и наследуемость признаков. Вопросы генетики и селекции. Минск.
- Ронис Э. Я. 1966. Формы ели обыкновенной в лесах Латвийской ССР и их лесохозяйственное значение. (Автореферат.) Елгава.
- Роставцев С. А. 1961. Новые сортовые тополя для культуры и озеленя. Пушкино.
- Рубцов В. И. 1966. Рано- и позднораспускающиеся формы ольхи черной. Изв. высш. учебн. заведений. Лесн. журнал № 3.
- Рыбин В. А. 1967. Цитологический метод в селекции плодовых. Москва.
- Северова А. И. 1958. Вегетативное размножение хвойных древесных пород. Москва—Ленинград.
- Соболев А. Н., Фомичев А. В. 1908. Плодоношение лесных насаждений. Прилож. к XVIII вып. Изв. Лесн. инст.
- Соколов Н. О. 1967. Отбор и выращивание карельской березы. Сов. по лесн. ген., сел. и семен. Петрозаводск.
- Старова Н. В. 1962. Производственная селекционная сеть на Украине. Лесн. хоз. № 2.
- Труль О. А. 1966. Математическая статистика в лесном хозяйстве. Минск.
- Фомин Ф. И. 1940. Опыт районирования семенного хозяйства обыкновенной сосны на основе изучения климатических экотипов. Сб. тр. иссл. по лесосемен. делу. Ленинград.
- Хиров А. А. 1963. Особенности создания семенных плантаций сосны в Бузулукском бору. Лесное хоз. № 9.
- Хиров А. А. 1964. О стимулировании плодоношения семенных плантаций сосны. Изв. высш. учебн. заведений. Лесн. журнал № 5.
- Хиров А. А. 1965. Некоторые итоги селекции и семеноводства сосны обыкновенной в Бузулукском бору. Сб. раб. по лесн. х-ву. Боровая лесн. оп. ст., вып. 2.
- Царев А. П. 1967. Селекционный отбор ценных форм осины в условиях Воронежской области. Сб. по лесн. ген., сел. и семен. Петрозаводск.
- Цицин Н. В. 1966. Видо- и формообразование при отдаленной гибридизации растений. Генетика № 9.
- Черепнин В. Л. 1964. Селекционное значение происхождения семян сосны обыкновенной, их веса и света. Сел. др. пород в Вост. Сибири. Москва.
- Чудный А. В. 1966. Отбор высокосмолопродуктивных деревьев сосны обыкновенной и их использование при создании насаждений для целей подпочки. (Автореферат.) Свердловск.
- Шишняшвили Р. М. 1967. Внутривидовая изменчивость и кариотипы сосны сосновского (*Pinus sosnowskyi* Nakai) Сов. по лесн. ген., сел. и семен. Петрозаводск.
- Шмальгаузен И. И. 1946. Факторы эволюции. Изд. АН СССР.
- Шмальгаузен И. И. 1960. Естественный отбор и его формы. Вопросы эволюции, биогеографии, генетики и селекции. Москва—Ленинград.
- Щепотьев Ф. Л. 1959. Культура тополей. Харьков.

- Эфрос С. В. 1962. К вопросу о подборе пар для массовых скрещиваний тополей на Украине. Повыш. продукт. лесов и эффект. Агролесомелиор. насаж. Киев.
- Юркевич И. Д., Голод Д. С., Парфенов В. И. 1967. Формовой состав ели обыкновенной в лесах Белоруссии как исходный материал для селекции. Сов. по лесн. ген., сел. и семен. Петрозаводск.
- Яблоков А. С. 1962. Селекция древесных пород. Москва.
- Яблоков А. С. 1963. Воспитание и разведение здоровой осины. Москва.
- Яблоков А. С. 1965. Лесосеменное хозяйство. Москва.

REGISTER

- acuminata* var. — 237
 adaptiivne väärtus 76, 78
 adeniin 26
 aditiivne variatsioon 73, 183
 aditiivsed komponendid 184
 aedtüüp 135
Aigeiros 205; 208
 ajutine seemnepuistu 114; 130
 akrotsentriline kromosoom 39
 alamliik 91
 alatine seemnepuistu 130, 132
 albiino 48
 alleel 29
 allelomorfne 35
 alleetüüp 135
 allopatriline 91
 alloplöidia 54
 allopolüploidia 54
Alnus glutinosa 46, 190
Alnus rubra 46, 190
 alternatiivne muutlikkus 51
 alternatiivne tunnus 29
 aluste lõikamine 141, 143, 163
 amfidiploid 55
 aminohapped 28
 aneuploidne 57
 antidarvinistlikud teooriad 15
 aritmeetiline keskmine 70, 220
 aritmeetilise keskmise viga 212, 220
 assimilatsiooni intensiivsus 103, 104
atropurpurea f. — 257
 atseetokarmiinmeetod 45
aurea f. — 257
 autoplöidia 54
 autbriiding 181
 autopolüploidia 54
 autoreproduktioon 25

baliosperma f. — 229
Betula pubescens 46, 190, 241
Betula verrucosa 46, 190, 241
 bioloogiline isolatsioon 84
 biomeetria 70
 bivalent 42

 blokk 214, 215
 blokkasetus 214

carelica f. — 243
 Carnoy' fiksaator 43
chlorocarpa f. — 235
cinnamomeosperma f. — 229
columnaris f. — 238
conis aggregatis f. — 229
 crossing over 41
Corylus avellana 254

 darmstadtli mänd 92
 darmstadtli männik 93
 darvinism 14
 deletsioon 57
 depressioon 182
 desoksüribonukleiinhape 19, 25
 determineerima 34
 dialleelne mutatsioon 58
 dialleelne ristamine 123
 diühbriid 29
 diühbriidne pärilikkus 32
 diploidne 38, 54
 dispersioon 70
 disruptiivne valik 77
 divergents 91
 DNH 19, 25
 DNH süntees 19, 27
 dominantne alleel 58
 dominantsus 29, 183
 dominantsete geenide koosmõju 185
 dominantsuse efekt 73
 domineerimine 30
 domineeriv tunnus 30
 domineeruvus 30
 doos 60
Drosophila melanogaster 17
 duplikatsioon 57

 ebakorrapäraselt sugajas 232
 eksperimentaalne geneetika 16
 ekstensiivne valik 110
 elektromagneetiline kiirgus 60

- eliitpuu 116
 eliminatsioon 78
 eliminatsiooni objekt 83
 elimineerivad tegurid 83
 elujõud 12
 epigenees 12
 epistaas 35
Erythrocarpa f. — 235
europaea var. — 237
 evolutsioon 11, 14, 66
 evolutsiooni mutatsiooniteooria 16
 evolutsiooniteooria 11, 14, 66

fastigiata f. — 247
fennica var. — 237
 fenotüüp 24
 fenotüübiline varieeruvus 184
 fenüülalaniin 28
 filiaalgeneratsioon 29
 fosfaat 26
 fülogenees 14
 füsioloogilised mutatsioonid 53
 füsioloogilised vormid 102

 gameet 31, 33
 gammakiired 60
 garnituur 38
 Gaussi normaalkõver 71
 gemmula 15
 geen 19, 25, 34
 geeni fikseerumine 87
 geeni kadumine 87
 geeni sagedus 65, 75, 78, 85
 geenide konjugatsioon 41
 geenide liitumine 40
 geenide lokaliseerumine 42
 geenide seos 39, 186
 geenide seostumine 40
 geenide seostumisrühmad 40, 186
 geenide siirdistumine 41, 42
 geenidevaheline kaugus 42, 43
 geenmutatsioon 57
 geneetika 7
 geneetiline kood 28
 geneetiline mehhanism 25
 geneetiline süsteem 25
 geneetilis-automaatsed protsessid 88
 generatiivne 52
 generatiivne seemneistandik 130, 134
 generatiivse järglaskonna uurimine 210
 generatiivsed mutatsioonid 52
 genofond 65
 genoom 49, 50, 57
 genoommutatsioon 53
 genotüübi kontroll 121
 genotüüp 24, 29
 genotüübiline variatsioon 73, 183
 geograafiline isolatsioon 84

 geograafilised katsed 20, 224
 geograafiline rass 89, 91
 geograafiline ökotüüp 91
gibba f. — 228
 grupiline meetod 135
 guaniin 26

 haavataelik 248
 hajuvus 70, 212
hamata f. — 228
 haploidne 38
 haploidsed vormid 57
 Hardy-Weinbergi seadus 66
 harjaskusk 233, 234
 heritaabelsus 72
 heteroauksiin 166
 heterokromosoomid 39
 heteroos 185
 heterosügootne 29
 hiina priimula 51
 hiliskülmad 75
 hiljapuhkev kuusk 75, 237
 hiljapuhkev vorm 75
 homoloogilised kromosoomid 39
 homoloogilised muutused 51
 homoloogilised read 19
 homosügootne 29
 hälve 70
 hübriid 29, 30, 250
 hübriidseerima 180, 193
 hübriidseemneistandikud 206
 hüpostaatiline geen 35
 hüppemutatsioonid 52

 iduplasma 16
 ilmetüüp 24
 imelill 47
 inbriiding 85, 181
 inbriidingu koefitsient 86
 independentsi seadus 29
 indiferentsed mutatsioonid 67
 individuaalne areng 50
 individuaalne eliminatsioon 83, 84
 individuaalne valik 109
 indutseeritud mutatsioonid 52, 60
 informatsiooni-RNH 27
 intensiivne valik 110
 intermediaarne tunnus 30
 introduktioon 14
 introgressiivne hübriidatsioon 188
 inverioon 57
 ioniseerivad kiirgused 60
 isolaatorid 200
 isolatsioon 84
 isoleerimine 199

 jaotuskõver 71
 juuremutatsioon 53

- kaaliumpermanganaat 166
 kahjulikud mutatsioonid 67
 kambium kambiumile meetod 159
 kammkuusk 233
 karjala kask 243
 kastreerimine 201
 kasulikud mutatsioonid 67
 kasvukiirus 103
 katseala valik 217
 katsetäpsus 220
 kaudne eliminatsioon 84
 kaughübriidiseerimine 188
 keskkonnatingimused 83, 94
 kiasmid 42
 kiirguse neeldunud doos 60
 kiirgussordid 61
 kiirguse doos 60
 kimäär 53
 klassi laius 219
 kliimaatiline ökotüüp 91
 kloon 24
 kloonide uurimine 208
 klorofüllmutatsioon 53
 kloroplastid 27
 kodoon 28
 koefitsientide printsiip 74
 kohastumine 75
 kolhitsiin 56
 kollektsiooniala 177
 kolmnurkpookimine 146
 kombinatsioonid 34, 51
 kombinatsioonistamine 182
 kombineeritud pärilikkus 24
 kompaktne tüüp 232
 kompleksmutatsioon 58
 komplementaarsus 26, 35
 kood 28
 koore alla pookimine 146
 koore ehitus 101
 koorepõletik 107
 korba ehitus 101
 korduv massiline valik 110
 korpuskulaarsed kiirgused 60
 korrelatiivsed muutused 51
 korrelatsioon 74, 221
 korrelatsiooni koefitsient 74, 221
 kottipookimine 146
 kriitiline doos 61
 kromatiid 38, 42
 kromoneem 38
 kromosoomaberratsioonid 57
 kromosoomid 38
 kromosoomid puittaimedel 43
 kromosoomi ehitus 38
 kromosoomiteooria 38
 kromosoommutatsioon 57
 krossbriiding 181
 kultuursordid 109
 kunstlik valik 109
 kvaliteetsed seemned 129
 käbide suurus 115
 külglõhesse pookimine 146, 161
 küljutamine 145
 külviomadused 129

lacinata f. — 257
 ladvalõhesse pookimine 159
 lahknemine 30, 32
 lamarkism 14
 lamedaoksaline kuusk 232, 234
Larix decidua 56, 189
Larix eurolepis 189, 240
Larix lepteuropaea 191
Larix leptolepis 189
 lavad 165
 lehtede mutatsioon 53
 leinakuusk 238
 letaalne doos 61
 letaalsed mutatsioonid 53
Leuce 205
leucosperma f. — 229
 lihtne jätkamine 144
 lihtne pärilikkus 24
 ligistamine 140
 liigisisene polümorfism 89
 Lindhardi meetod 214
 lokaalne populatsioon 84, 89
 looduslik valik 75, 108
 lühiajalised katsed 211
 lüsiin 28

 maatriks 38
macrocarpa f. — 228
 madalatüvelised seemnepuistud 132, 133
 massiline valik 109
 matriits 19, 27
 matriits-RNH 27
 matriitsiteooria 19
 matroklia 49
 matrokliinsed hübriidid 191
 meioos 41
melanosperma f. — 229
 mendeleeeruma 64
 mendeleeeruv populatsioon 64
 Mendeli I seadus 29
 Mendeli II seadus 29, 30
 Mendeli III seadus 29, 32
 mentor 18
 metatsentriline kromosoom 39
 metsikud liigid 109
 migratsioon 84
 migratsiooni norm 85
 miinuspuud 117
 miinuspuistu 113
Mirabilis jalapa 77
 mitokondrid 27
 Mitscherlichi meetod 214

modifikatsioon 51, 98
molekulaargeneetika 18
monoalleelne mutatsioon 58
monohübrid 29
monohübridne ristamine 31
monosoomik 57
morfoloogilised mutatsioonid 53
morfoloogilised vormid 98, 227
morganiid 42
mõsaiiksed isendid 57
mutabiilsus 67
mutageen 18, 52
mutageensed faktorid 18, 52
mutant 52
mutatsioon 24, 51
mutatsiooni liigitus 52
mutatsiooniteooria 16
muteerumine 58
muutlikkus 50
muutlikkuse vaibumine 87
muutlikkuse vormid 51

naftüüläädikhape 166
Navašini fiksaator 43
neeldunud doos 60
neodarvinism 15
neokombinatsioonid 34
neolamarkism 15
neovitalism 15
neutron 60
normaalpuistu 114
normaalpuud 120
normaalseemned 130
nukleinhape 19, 25
nukleotiidid 19, 26
nukleotiidide järjestus 27
nullsoomik 57
nõialuud 100

obovata var. — 237
okaspuude pookimine 148
okuleerimine 141
oksastamine 144
olelusvõitlus 83
olelusvõitluse vormid 83
ontogenees 50
ortseini meetod 45
otsene eliminatsioon 84

pangenees 15
paralleelsed muutused 51
parentaalgeneratsioon 29
partenogenees 24
panmiksia 65
panmiktiline populatsioon 65
pendula f. — 238, 250, 257
pentoos 27
perekonniti eliminatsioon 83, 84
Peridermium pini 107

phaeosperma f. — 229
Phellinus tremulae 248
Picea abies 232
pikaajalised katsed 211, 213
Pinus griffithii 106
Pinus nigra 190
Pinus peuce 106
Pinus silvestris 190, 223
Pinus silvestris subsp. *hamata* 92, 223
Pinus silvestris subsp. *kulundensis* 223
Pinus silvestris subsp. *lapponica* 94, 223
Pinus silvestris subsp. *sibirica* 223
Pinus silvestris subsp. *silvestris* 94, 223
Pinus sosnowskyi 92
Pinus strobus 106
pisimutatsioonid 52
pistikute töötlemine 166
plana f. — 228
plasmoon 49
plastidoom 48
plastiidide pärilikkus 47
plastoom 48
pleiotroopia 34
pleiotroopne geen 34
plusspuistu 113
plusspuu 116
plusspuude genotüüp 121
polüalleelia 35
polügeenne tunnus 36
polühübrid 29
polükross 124
polümeer 19, 25
polümeeria 36
polümeerne geen 36
polümorfism 77, 89
polümorfne populatsioon 69, 82
polüploidia 53
polüploideerimine 18
polüploidised vormid 53
poogend 140
poogendite hooldamine 163
pookealus 140
pookekomponendid 140
pookimine 140
pookimisvahendid 163
poolletaalsed mutatsioonid 53
populatsioon 19, 50, 64
populatsioonide evolutsioon 66
populatsioonigeneetika 19, 64
populatsioonisisene polümorfism 77
Populus 248
Populus alba 190, 252
Populus angulata 22, 252
Populus generosa 22, 252
Populus rubrinervis 22
Populus suaveolens 190, 252

Populus tremula 190, 248
Populus tremuloides 190
Populus trichocarpa 22, 190, 252
predeterminatsioon 49
preformism 12
prevaleerima 182
Primula sinensis 51
profaas 41
proliin 28
prooton 60
pseudoreduktsioon 42
pudetöbi 107
puhtatõuline 29
puistute selektsiooniline hindamine 111
punasekäbiline kuusk 235
pungavariatsioon 53
punktmutatsioonid 58
Punnet' ruut 41
põlvkond 29
pärilikkus 24
pärilikkuse determinandid 24
pärilikkuse diskreetsus 15
pärilikkuse kandjad 25
pärilikkuse kood 18
pärilikkuse kromosoomiteooria 38
pärilikkuse materiaalsed alused 25
pärilik muutlikkus 51, 66, 72
päritavus 72
päritavuse koefitsient 73
püramidaalvorm 51, 52, 100
pyramidalis f. — 250

Quercus robur 246

raadumkiirgus 60
rad 60
radiatsiooniselektsioon 61
rass 29, 89
regressioonikoefitsient 75, 221
regressioonisirge 222
rekombinatsioonid 41, 63
replikatsioon 58
resistentsus 106
retsessiivne alleel 58
retsessiivne tunnus 29, 30
retsiprookne 49, 123
retsiprooksed hübridid 47, 49
ribonukleiinhape 25
ribosoom 27, 28
ribosoomi-RNH 27
ridaasetusmeetod 213
ristamine 123, 199, 205
ristamistööde žurnaal 267
ristlusnovad 34
ristumissagedus 65
RNH 25
RNH süntees 27
rohelistekäbiline kuusk 235

ruutasetusmeetod 214
röntgen 60
röntgeni bioloogiline ekvivalent 60

Salix 47, 257
Salix alba 257
Salix chilkoana 257
Salix dahurica 257
Salix fragilis 257
Salix purpurea 257
Salix viminalis 257
sammaskuusk 238
satelliit 39
segatõuline 29
segregatsiooniseadus 29
seemla 130
seemneistandik 130
seemneistandiku pass 178, 262
seemnepuistu 130
seemnete sorteerimine 114
seemnete suurus 115
seeriakatsed 211
seerialine ristamine 124
selektsioon 7, 11
seriin 28
silm 141
silmastamine 141
sisearetus 31
sisemine valik 77
skeem kloonide paigutamiseks 172
somaatilised mutatsioonid 52
soomo 16
spontaansed mutatsioonid 52
stabiliseeriv valik 77
standardhälve 70, 212
standardmeetod 214
Studenti kriteerium 220
submetatsentriline kromosoom 39
sugajas tüüp 232
sugukromosoomid 39
sugulusristamine 181
suguluse aste 86
suunav valik 77
säsi kambiumile asetamise meetod 154
sügoot 29, 38
sümpatriline 91

Tacamahaca 205, 208
tagasiristamine 191
taimede sorteerimine 114
testkloon 126
tetrahübrid 29
tetraploidne 54
tetrasoomik 54
topkross 124
translokatsioon 57
transport-RNH 27
trihübrid 29

triplett 28
triploidne 54
triploidne haab 55
trisoomik 57
trivalent 54
tsentromeer 39
tsütoplasmaatiline pärilikkus 47
tsütoosiin 26
tunnus 29, 34
tuuleluud 99, 100
tuumake 27
tuumaväline mutatsioon 53
tuumaväline pärilikkus 47
tümiin 26
tüve vorm 98

ultraviolettkiired 62
uniformsuse seadus 29
uratsiil 26
ussikuusk 238

vabadusastmete arv 220
valiin 28
valik 7, 75, 108
valikseemnepuistu 113, 130, 134, 258
valiku koefitsient 78
valikuline eliminatsioon 84
valiku meetodid 108
valiku vormid 77, 108
valkude süntees 28, 28
varapuhkev kuusk 75, 237
varapuhkev vorm 75
variant 213
variatsioon 71

variatsioonikoefitsient 71
variatsioonikõver 71
variatsioonipolügoon 71
variatsioonirida 219
varieerumise ulatus 70
varjatud mutatsioonid 76
vastaskeelne jätkamine 144
vegetatiivne järglaskond 24, 137
vegetatiivne seemneistandik 130, 137
vegetatsiooniperiood 103
virgata f. — 238
vorm 91, 98
võra mutatsioon 53
võra vorm 99
võrkmeetod 215
välimine valik 77
väliseskkond 50
värd 29

õietolm 195
õietolmu idanemine 199
õietolmu säilitamine 195
õietolmu kogumine 195
õitsemise bioloogia 193
õitsemise prognoos 193

ökoloogiline rass 90
ökotüüp 94

ühekordne massiline valik 110
ühetaolisuse seadus 29
üldeeliminatsioon 83
ülidomineerivus 185, 187

Эндель Пихельгас. ГЕНЕТИКА И СЕЛЕКЦИЯ В ЛЕСНОМ ХОЗЯЙСТВЕ. На эстонском языке. Художественное оформление Э. Тали. Издательство «Валгус». Таллин. Пярнуское шоссе, 10.

*

Toimetaja A. Arak. Kunstiline toimetaja R. Tungla. Tehniline toimetaja A. Muna. Korrektor E. Bitter. Laduda antud 23. I 1970. Trükkida antud 2. VI 1970. Kohila paberivabriku trükipaber nr. 2, 60×90/16. Trükipoognaid 17,75. Arvestuspoognaid 18,07. Trükiary 2000. MB-05453. Tellimuse nr. 458. Hans Heidemanni nim. Trükkikoda, Tartu, Ülikooli 17/19. I

Hind 97 kop.

A
30 776

... 7787742

TÜ RAAMATUKOGU



1 0300 00778774 2