



IEGULDĪJUMS TAVĀ NĀKOTNĒ

L-KC-11-0004

Pārskats par pētījuma

Metodes un tehnoloģijas meža kapitālvērtības palielināšanai

virziena

Mežaudžu vitalitātes un produktivitātes nodrošināšanas iespēju izpēte klimata izmaiņu kontekstā

8. aktivitātes rezultātu izpildi

**Pētījums veikts sadarbībā ar:
Latvijas Valsts mežzinātnes institūtu „Silava”
AS „Latvijas valsts meži”
SIA "MNKC"**

Virziena vadītājs _____ Āris Jansons

2015.gada jūnijs

Mežaudžu adaptācijas veicināšanas iespēju novērtējums, izmantojot epiģenētisko efektu, sausuma izturīgākus genotipus un introducētu ģenētisko materiālu

KOPSAVILKUMS

Zinātniskās literatūras analīze liecina: daudzas pazīmes, kuras ir saistītas ar adaptāciju, regulē liels skaits gēnu, un ģenētiskā diferenciacija ir atkarīga no vides heterogenitātes un līdzsvara starp dabisko izlasi un gēnu plūsmu – ja putekšņu un/vai sēklu izplatīšanās attālumi ir lieli un izlases ietekme vāja, tad ģenētiskā diferenciacija nav iespējama, t.i., aktīva gēnu plūsma no blakus teritorijām var aizkavēt populācijas optimālās vitalitātes sasniegšanu. Ģenētisko diferenciaciju sugas ietvaros var novērtēt provenienču stādījumos. Šādos stādījumos, audzējot Latvijas priedes Vācijā – reģionā, kur klimats mūsdienās ir tāds, kāds Latvijā prognozēts nākotnē – konstatēts, ka koku caurmērs un augstums Latvijas priedēm stādījumos 30 gadu vecumā vidēji ir 92% no vietējām priedēm konstatētā. Savukārt, līdzīgos izmēģinājumos audzējot Vācijas priedes Latvijā, secināts, ka MPS Kalsnavas meža novadā Vācijas provenienču nosacītā krāja ir tikai 61% no Latvijas proveniencēm konstatētās, LVM Vecumnieku iecirknī – 91%, bet LVM Nīcas iecirknī Vācijas provenienču krāja par 3% pārsniedz vietējo provenienču krāju. Rezultāti apliecina izcelsmes vietas klimatisko atšķirību nozīmīgo ietekmi uz koku augšanu, bet ne kvalitāti: gan stādījumos Vācijā, gan Latvijā konstatēts, ka Latvijas priedēm ir būtiski lielāks koku ar taisniem stumbriem, tieviem zariem īpatsvars. Lai šīs īpašības nezaudētu un tomēr kāpinātu ražību, citu valstu provenienču priedes iespējams iekļaut selekcijas procesā.

Vietējo provenienču ražību, iespējams, pozitīvi ietekmēs epiģenētiskā atmiņa (adaptīvās fenotipiskās plasticitātes veids), kas veicina strauju adaptāciju klimata izmaiņām, mainot pēcnācēju fenoloģiju atkarībā no meteoroloģiskajiem apstākļiem sēklu nogatavošanās laikā.

Vērtējot prognozētās nokrišņu izmaiņas eksperimentā apstākļos, kas atbilst mērenu klimatisko izmaiņu scenārijam tālā nākotnē, nav konstatēta būtiska ietekme uz pētījumā pārbaudītā stādmateriāla saglabāšanos pirmajā sezonā pēc iestādīšanas. Tomēr nav izslēgts, ka garāku beznokrišņu periodu atkārtosānās var negatīvi ietekmēt pret sausumu jutīgāko skujkoku dīgstu attīstību, tādējādi mazinot dabiskās atjaunošanās sekmes.

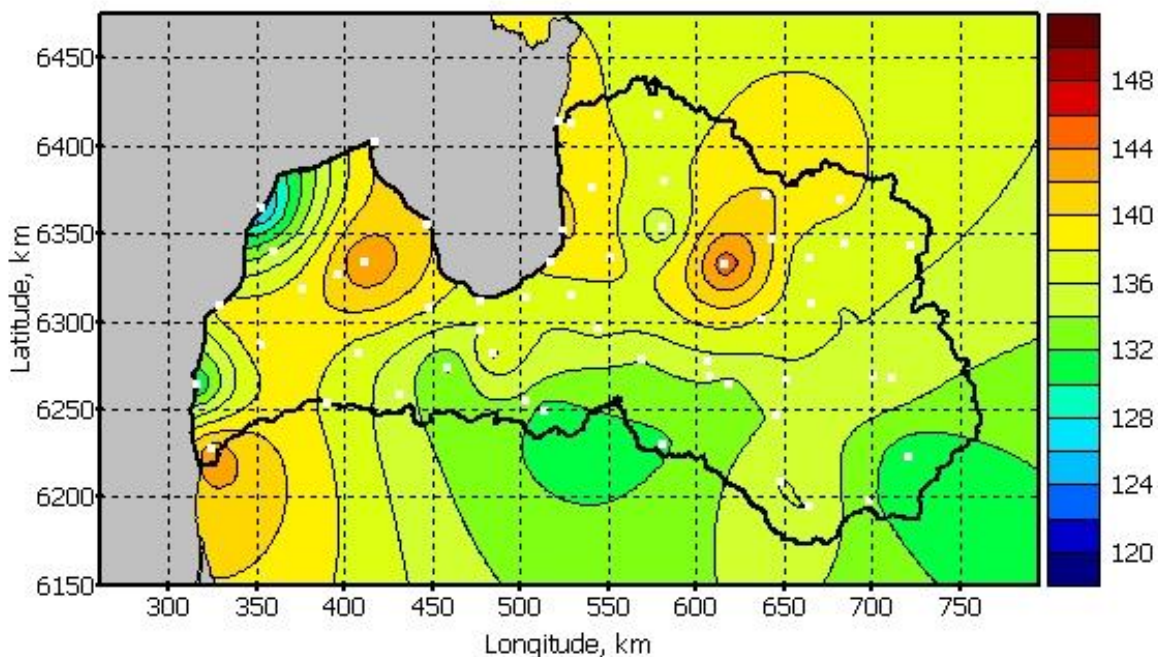
SATURS

1. Mitruma un salnu režīma izmaiņu prognozes.....	3
2. Epiģenētiskais efekts	11
3. Nokrišņu sadalījuma izmaiņu ietekme uz stādu augšanu	18
4. Genotipu introdukcija	28
Izmantotā literatūra	34

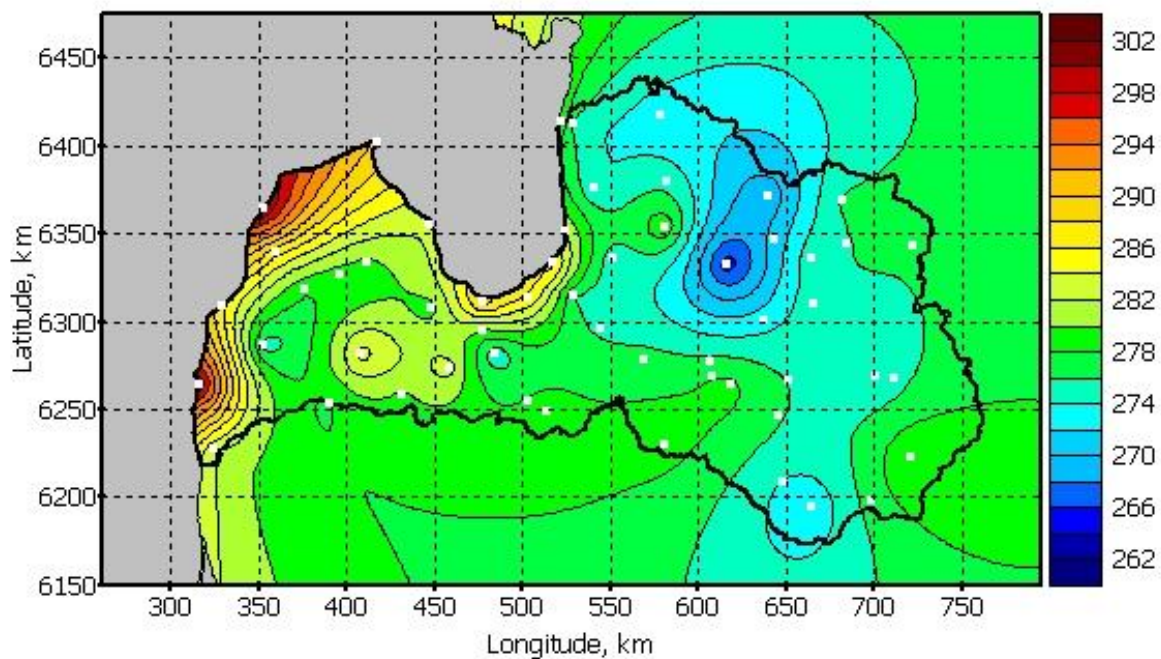
1. Mitruma un salnu režīma izmaiņu prognozes

Saskaņā ar klimata pārmaiņu prognozēm, vidējā mēneša temperatūra Latvijā paaugstināsies visās sezonās. Veģetācijas perioda garums, kas šobrīd ir 180-200 dienas, līdz gadsimta beigām pieaugs par 35-62 dienām vidēju klimata izmaiņu gadījumā vai par 50-80 dienām krasu klimata izmaiņu gadījumā. Agrākā veģetācijas perioda sākšanās un lielākās tā garuma izmaiņas sagaidāmas Baltijas jūras un Rīgas jūras līča piekrastē, Kurzemes ziemeļos. Visas 4 sezonas raksturojošajos mēnešos (janvārī, aprīlī, jūlijā, oktobrī) paredzams gan mēneša vidējās diennakts maksimālās temperatūras, gan vidējās diennakts minimālās temperatūras pieaugums. Tuvajā nākotnē lielāka vidējās diennakts minimālās temperatūras palielināšanās gaidāma janvārī – līdz 3-4 grādiem, turklāt lielāks pieaugums paredzams Latvijas Z-ZA daļā.

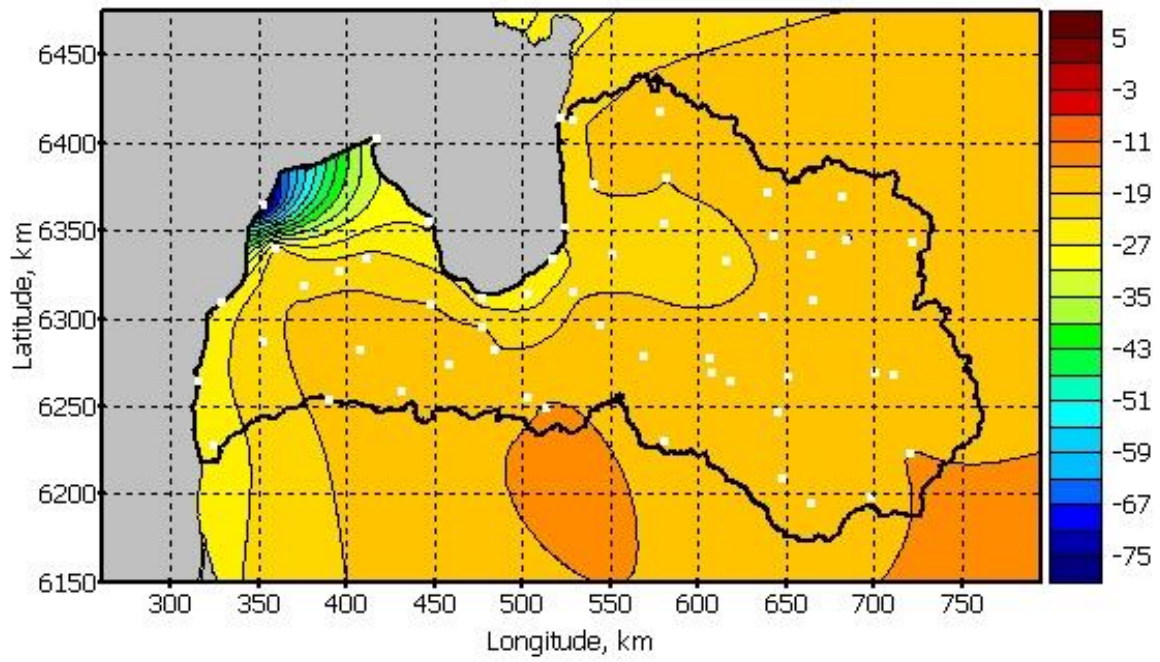
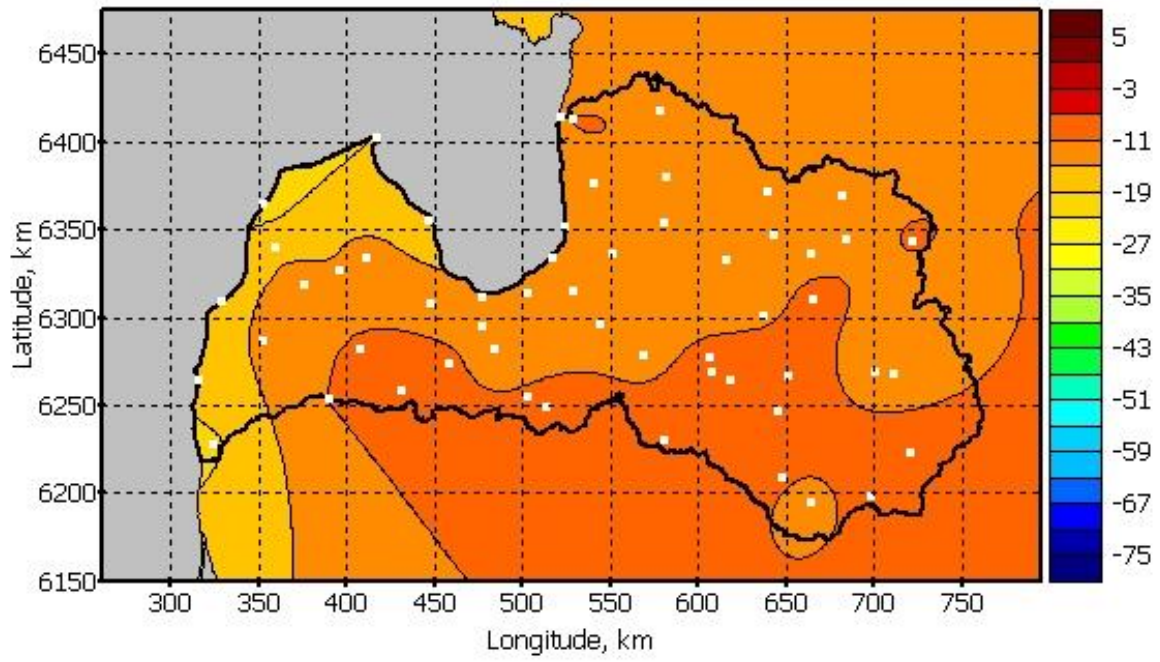
Tiek prognozēta arī dienu skaita (no gada sākuma) palielināšanās līdz vēlākās pavasara un agrākās rudens salnas iestāšanās brīdim; sagaidāms, ka pēdējās pavasara salnas būs novērojamas būtiski agrāk Baltijas jūras piekrastē un pirmās rudens salnas iestāsies vēlāk visā Latvijā, it īpaši Rīgas jūras līča piekrastē (1.1.-1.4.att.). Tātad varētu samazināties pavasara salnu bojājumu iespējamība.



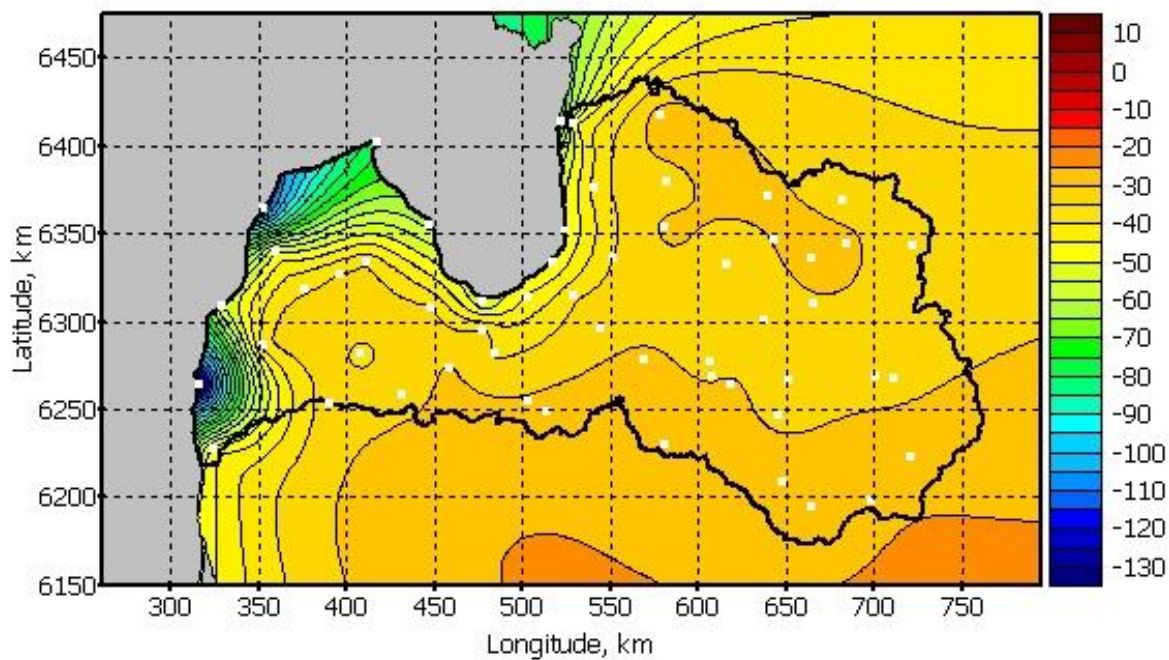
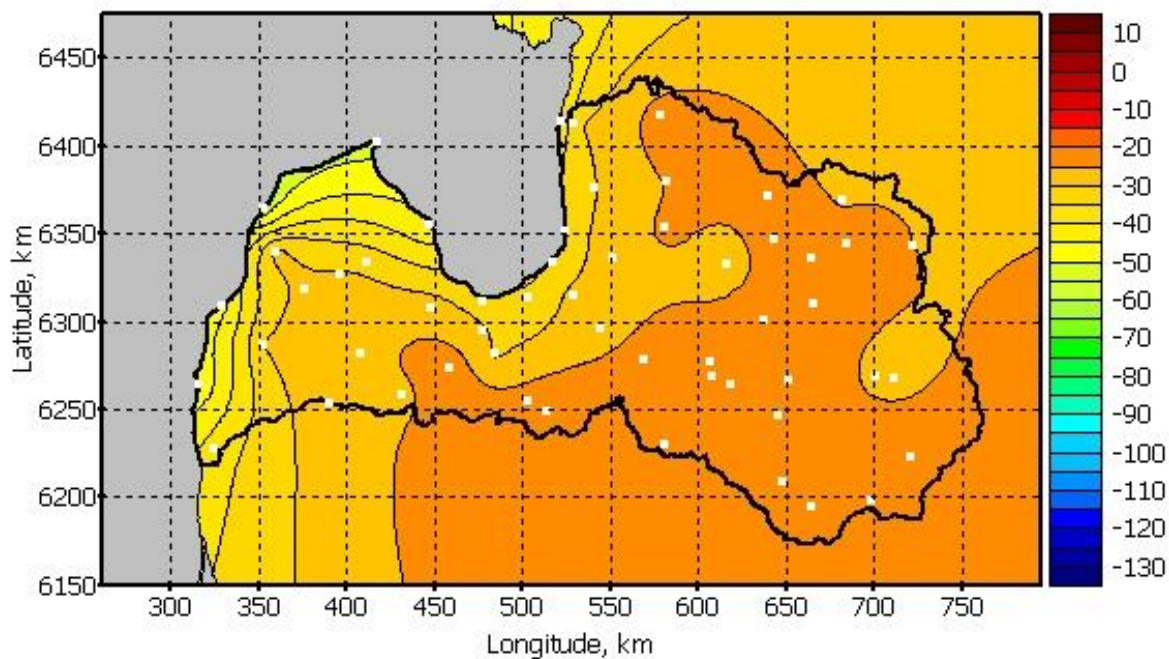
1.1.attēls. Vēlākās pavasara salnas sākuma datums - dienu skaits no gada sākuma references periodā 1961-1990.



1.2.attēls. Agrākās rudens salnas sākuma datums - dienu skaits no gada sākuma references periodā 1961-1990.

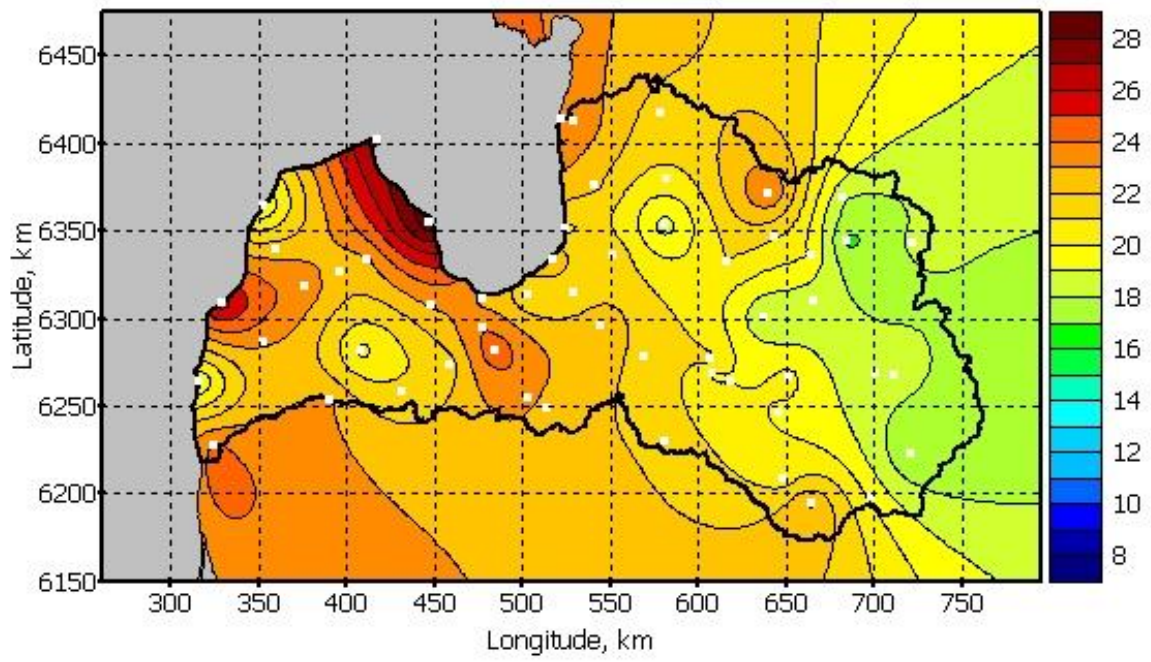
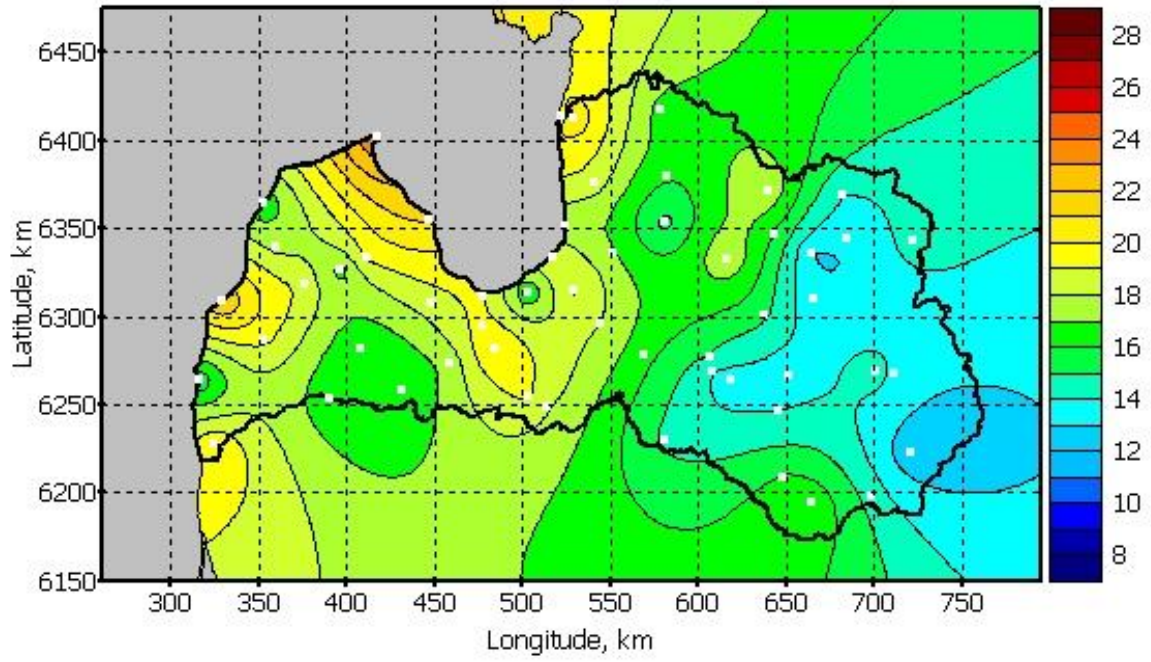


a)

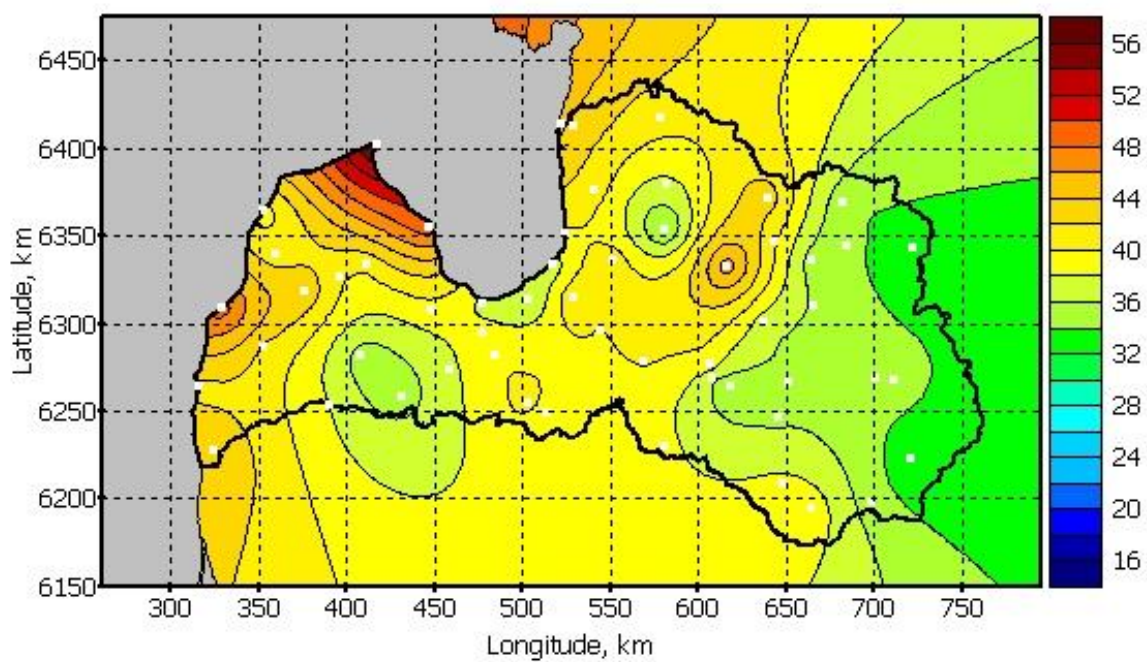
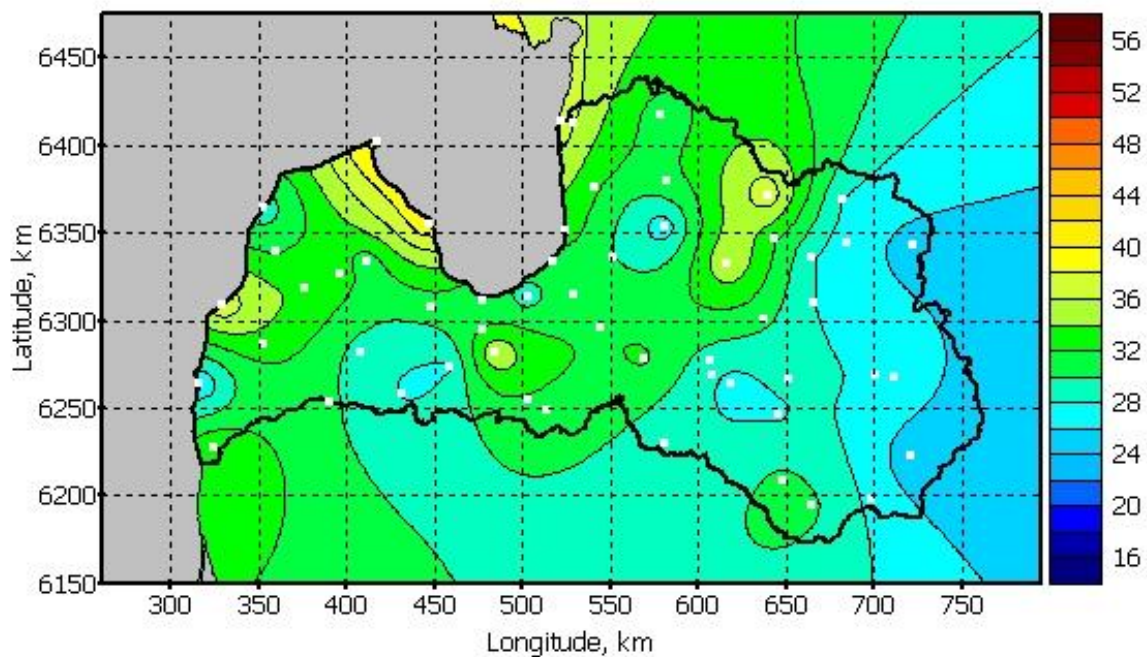


b)

1.3.attēls. Vēlākās pavasara salnas sākuma datuma izmaiņas (dienās): a) tuvajā nākotnē, b) tālajā nākotnē (vidējo un nozīmīgo izmaiņu scenārijs).



a)



b)

1.4.attēls. Agrākās rudens salnas sākuma datuma izmaiņas (dienās): a) tuvajā nākotnē, b) tālajā nākotnē (vidējo un nozīmīgo izmaiņu scenārijs).

Analizējot 1-30 dienas ilgušus sausuma periodus, kas noteikti pēc kritērija – sausuma periods beidzas, līdzko nokrišņu intensitāte ir vismaz $0,01 \text{ mm dnn}^{-1}$, visām aplūkotajām meteostacijām, konstatēts, ka sagaidāms sausuma periodu (īpaši tādu, kas garāki par 5-7 diennaktīm) biežuma pieaugums (1.1.tab.). Rudens un pavasara mēnešos visās meteostacijās novērots, ka, pastāvot vienādi diennakts vidējai temperatūrai, mēneša vidējā nokrišņu intensitāte atšķiras – rudens mēnešos tā ir augstāka nekā pavasara mēnešos.

1.1.tabula

Relatīvi garu (>5 dnn) beznokrišņu (nokrišņi <0,01 mm dnn⁻¹) periodu skaits veģetācijas periodā
un tā izmaiņas tuvā/ tālā nākotnē

	KOLKA	GULBENE	LIEPĀJA	RĪGA	DAUGAVPILS	ALŪKSNE	BAUSKA	DOBELE	RĒZEKNE	RŪJENA	SALDUS	SKRĪVERI	STENDE	ZĪLĀNI	ZOSĒNI	ATAŠIENE	CARNIKAVA	DAGDA	GRIŠKĀNI	JŪRMALA	KALNCIEMS	KRĀSLAVA	KULDĪGA	LAGASTE	LIELPĒČI	LIMBAŽI	LITENE	
Ref.periods	1.9	1.8	2.2	1.8	1.9	1.5	2.2	2.0	1.8	1.6	2.0	1.8	1.8	1.9	1.5	1.7	1.7	1.7	1.7	1.7	2.0	2.0	1.8	1.8	2.0	1.9	1.7	
Tuvā nāk.	17%	0.0	0.0	0.0	0.1	-0.1	0.0	0.1	-0.1	0.2	0.0	0.1	0.2	0.1	0.0	0.0	0.1	0.1	0.2	0.1	0.2	0.0	0.1	-0.1	0.1	0.0	0.0	
	50%	0.5	0.3	0.5	0.3	0.4	0.3	0.3	0.4	0.4	0.3	0.4	0.4	0.3	0.2	0.4	0.3	0.5	0.4	0.4	0.4	0.4	0.4	0.3	0.3	0.4	0.3	
	83%	0.8	0.6	1.0	0.8	0.8	0.6	0.7	0.9	0.7	0.7	0.9	0.8	0.8	0.6	0.7	0.8	0.8	0.8	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.8	0.8	0.9	
Tālā nāk.	17%	0.1	-0.2	-0.1	-0.1	-0.1	-0.2	-0.2	-0.4	0.1	-0.2	-0.2	-0.1	-0.4	-0.2	-0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	-0.2	-0.2	-0.2	-0.1	0.0	-0.2	-0.1
	50%	0.4	0.2	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.5	0.2	0.4	0.3	0.3	0.2	0.2	0.3	0.4	0.4	0.3	0.3	0.4	0.3	0.3	0.4	0.3	0.3	0.3	
	83%	0.9	0.8	0.9	0.7	0.9	0.9	1.1	0.6	0.8	0.8	1.0	0.8	0.9	0.8	0.8	0.7	0.9	0.7	1.1	0.7	0.9	0.8	0.7	0.9	0.7	0.9	

	LUBĀNA	MEŽOTNE	NERETA	PLAVIŅAS	PRAVIŅI	RENDA	AINAŽI	JELGAVA	MĒRSRAGS	PĀVILOSTA	PRIEKUĻI	SKULTE	VENTSPILS	RUCAVA	SIGULDA	SILI	VAIKULĀNI	VALMIERA	VARDAVA	VELĒNA	VENDZAVA	ZAKŪI	ZELĶI	AUCE	GAUJIENA	VIĻĀKA	MADONA	AIZPUTE
Ref.periods	1.7	2.2	1.9	1.9	1.9	2.0	1.7	1.8	1.9	2.0	1.6	1.7	1.8	2.3	1.7	1.8	1.8	1.7	2.1	1.8	1.8	2.1	2.0	2.0	1.6	1.8	1.6	1.9
Tuvā nāk.	17%	-0.1	0.2	0.1	0.1	0.0	0.0	0.1	0.0	0.1	0.1	0.1	0.1	-0.1	0.1	0.1	0.0	0.1	0.1	0.0	0.0	0.2	0.1	-0.1	0.0	0.0	0.0	0.0
	50%	0.2	0.4	0.3	0.2	0.4	0.4	0.4	0.4	0.5	0.4	0.4	0.4	0.5	0.3	0.4	0.2	0.3	0.4	0.2	0.5	0.4	0.3	0.3	0.3	0.3	0.2	0.4
	83%	0.7	0.7	0.8	0.7	1.0	0.8	1.0	0.8	0.9	1.0	0.7	0.8	1.0	0.8	0.7	0.8	0.8	0.9	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.7	0.9	0.7	0.8
Tālā nāk.	17%	-0.1	-0.2	-0.1	-0.1	-0.3	-0.3	0.1	-0.3	-0.1	-0.1	0.0	0.1	0.1	-0.1	0.1	0.0	-0.2	-0.2	-0.2	-0.1	-0.1	-0.1	-0.2	-0.2	0.0	-0.1	-0.2
	50%	0.2	0.3	0.3	0.3	0.4	0.3	0.5	0.3	0.3	0.4	0.1	0.4	0.4	0.3	0.3	0.3	0.1	0.5	0.1	0.3	0.3	0.3	0.1	0.2	0.3	0.2	0.3
	83%	0.8	0.9	1.0	0.8	0.7	0.8	0.9	0.7	0.9	1.0	0.8	0.9	0.8	0.9	0.8	0.7	0.9	0.9	0.8	0.8	0.7	0.8	0.8	0.9	0.8	0.7	0.8

2. Epigēnētiskais efekts

Augu sugu spēju adaptēties klimata pārmaiņu apstākļos nosaka dabiskā izlase, migrācija, kā arī fenotipiskā plasticitāte, t.i., katra individuālā genotipa spēja veidot fenotipiskos pielāgojumus vides apstākļiem (Nicotra et al., 2010). Plasticitāte raksturo noteiktas pazīmes reakciju uz noteiktu vides stimulu, bet neraksturo organismu kopumā. Daļa atbildes reakciju raksturo adaptīvo plasticitāti, kas nodrošina organismam priekšrocības kādos noteiktos apstākļos, kamēr citas ir nenovēršama reakcija uz fizikāliem procesiem vai resursu trūkumu (neadaptīvā plasticitāte). Gan adaptīvajai, gan neadaptīvajai plasticitātei būs nozīme augu reakcijās uz klimata izmaiņām.

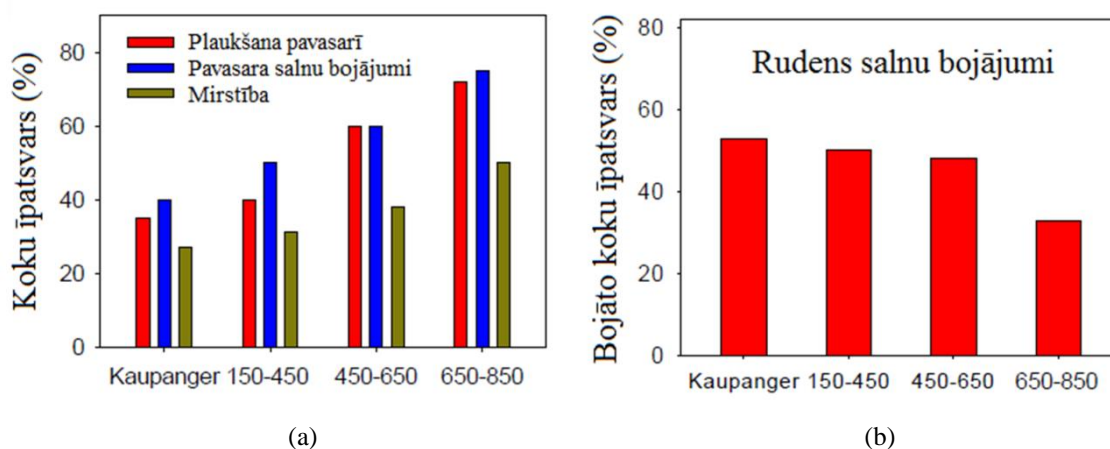
Epigēnētisko atmiņu var skaidrot kā adaptīvās fenotipiskās plasticitātes veidu, kura efekts saglabājas konkrētajā paaudzē un tiek īstenots ar specifiskām epigēnētiskajām izmaiņām embriogēneses laikā, un ietekmē DNS replikāciju, rekombināciju un gēnu ekspresiju nākamajām paaudzēm (Brautigam et al., 2013). Citiem vārdiem: epigēnētiskā atmiņa ir mitotiskas vai meiotiskas pārmantojamas gēnu funkciju izmaiņas, DNS nemainoties. Epigēnētiskas izmaiņas var izraisīt apkārtējās vides faktori. Dažos gadījumos epigēnētiskās izmaiņas var tikt pārmantotas nākamajās paaudzēs, pat ja šie pēcnācēji vairs nav pakļauti izmaiņas izraisījušo apstākļu ietekmei (Vandeghechuchte, Janssen, 2011).

Skuju kokiem (parastajai priedei, parastajai eglei) ir salīdzinoši ilgs mūžs un lēna paaudžu maiņa. Vienlaikus tiem raksturīgs arī ļoti plašs izplatības areāls – tātad spēja pielāgoties stipri atšķirīgiem klimatiskajiem apstākļiem. Šo spēju nodrošina fenotipiskā plasticitāte, t.sk., specifiski epigēnētiskā atmiņa. Parastajai eglei konstatēts, ka vides apstākļi sēklas nobriešanas laikā ietekmē augšanas „programmas” (ritma) izveidošanos, kā rezultātā rodas būtiskas un ilgnoturīgas izmaiņas pēcnācēju fenoloģijā. Šim fenomenam ir ne tikai svarīga loma evolūcijā, bet arī praktiska nozīme meža sēklu ražošanā un meža ģenētisko resursu saglabāšanā. Molekulārie mehānismi, kuri nodrošina epigēnētisko atmiņu, pagaidām nav atklāti, bet pašlaik tiek pētīti (Yakovlev et al., 2011; Yakovlev et al., 2012).

Epigēnētiskā efekta izpausmes meža kokiem vairāk pētītas parastajai eglei, it īpaši saistībā ar atšķirīgas temperatūras ietekmi uz pēcnācēju augšanas ritmu. Gaisa temperatūra parastās egles māteskoka sēklu veidošanās laikā var izmainīt tādas pēcnācēju pazīmes kā pumpuru plaukšana pavasarī, galotnes dzinuma augšanas ilgums vasarā, pumpuru nobriešana un salcietības veidošanās rudenī. Visi šie procesi notiek novēloti, ja sēklas ir veidojušās siltākos apstākļos nekā parasti, un otrādi – procesi notiek agrāk, ja sēklas veidojušās aukstākos apstākļos. Iespējams, ka adaptīvās pazīmes

ietekmē ne tikai temperatūru summa, bet arī fotoperioda ilgums sēklu veidošanās laikā (Johnsen et al., 2007; Johnsen, 2009). Norvēģijā veiktos pētījumos ar parasto egli noskaidrots, ka pēcnācēju adaptīvās īpašības neietekmē gaisa temperatūra un dienas garums putekšņu nobriešanas laikā, bet gaisa temperatūra sievišķās ziedēšanas laikā atstāj zināmu ietekmi uz šīm pazīmēm. Tomēr vislielākā ietekme ir temperatūru summai embrionālās attīstības un sēklu nobriešanas laikā: jo embrionālās nobriešanas laikā ir siltāks, jo vēlāk eglei nobriest pumpuri (Johnsen, 2009).

Pētījumā Norvēģijā analizēti fenoloģiskie procesi parastās egles pēcnācējiem no divām sēklu plantācijām, kurās pārstāvētie kloni pārvietoti no lielāka augstuma v.j.l. uz mazāku un no lielāka ģeogrāfiskā platuma uz mazāku. Sējeņiem no sēklu plantācijas (ar salīdzinoši mazu augstumu v.j.l.) sēklām konstatēta vēlāka salcietības izveidošanās (saistībā ar to – vairāk bojājumu rudens salnās), vēlāka pumpuru plaukšana (saistībā ar to – mazāk bojājumu pavasara salnās), kā arī – 12 gadu vecumā – lielāks koku augstums un labāka saglabāšanās nekā to pašu klonu sējeņiem, kuru izaudzēšanai sēklas ievāktas māteskoku izcelšanās vietās ar salīdzinoši lielu augstumu v.j.l. (2.1.att.). Līdzīgi rezultāti (saistībā ar sēklu iegūšanas vietas ģeogrāfiskā platuma atšķirībām) iegūti arī otrā – valsts dienvidos esošajā – sēklu plantācijā (Skrøppa et al., 2007).

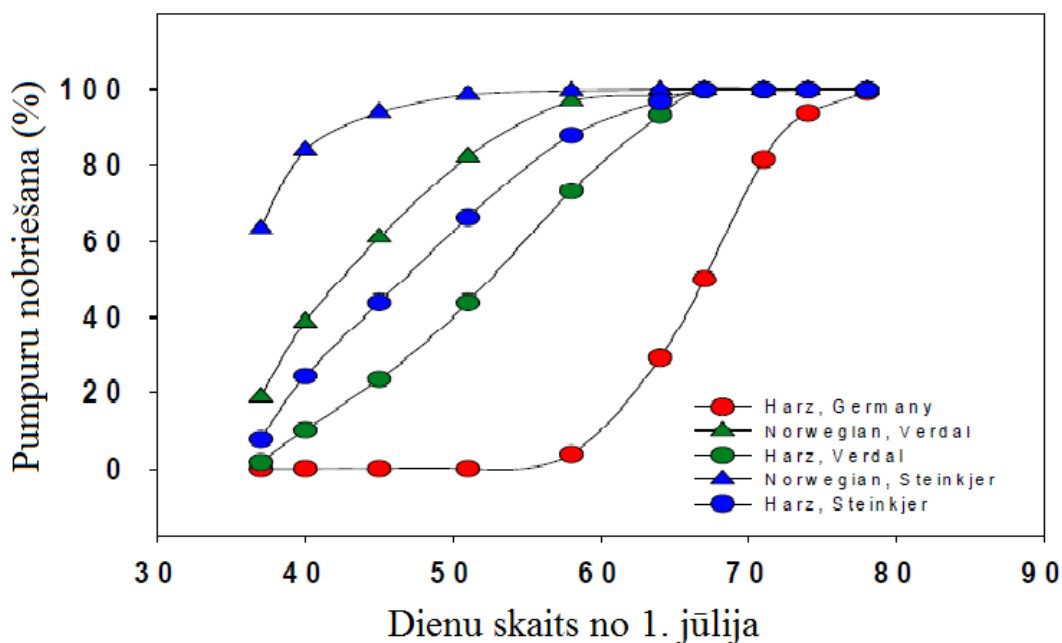


Attēlā parādīti dati no 5 eksperimentālo stādījumu vietām, kurās iekļautas brīvapputes ģimenes no sēklu plantācijas *Kaupanger* (61° Z pl., 25 m v.j.l.) un no atbilstošām proveniencēm trijās atšķirīgās augstuma zonās: (a) vidējās vērtības no 3 stādījumu vietām Norvēģijas dienviddaļā (640, 860 un 940 m v.j.l.), (b) vidējās vērtības no 2 stādījumu vietām Norvēģijas centrālajā daļā (450 un 650 m v.j.l.).

2.1.attēls. Fenoloģisko procesu atšķirības dažādā augstumā v.j.l. ievāktu sēklu pēcnācējiem (pēc Skrøppa et al., 2007).

Līdzīgi citā pētījumā Norvēģijā salīdzināts galotnes pumpura izveidošanās laiks parastās egles sējeņiem, kas izaudzēti no Norvēģijas un Centrāleiropas proveniencu sēklām, turklāt māteskoki auguši gan trijās vietās Norvēģijā, gan arī Centrāleiropā.

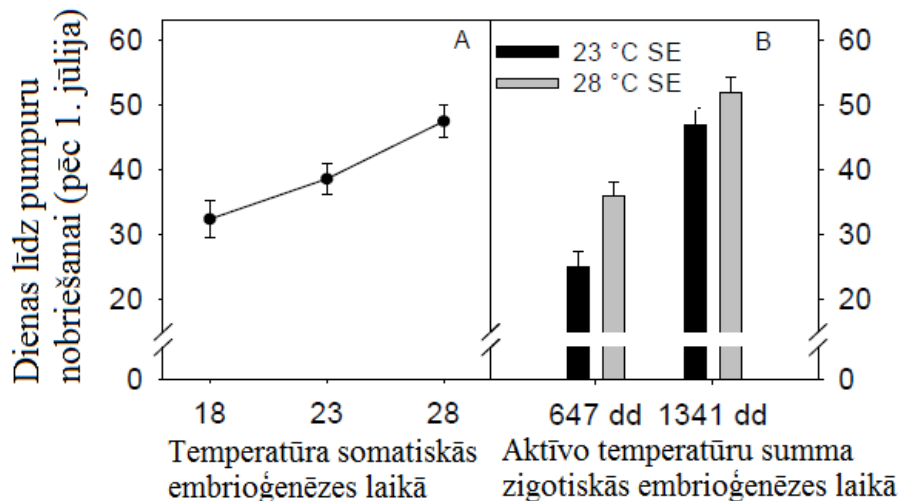
Eksperimentā izmantoti kopumā 40 sēkļu paraugi. Konstatētas nozīmīgas galotnes pumpura izveidošanās laika atšķirības sējeņiem, kas izaudzēti no sēklām ar atšķirīgu māteskoku atrašanās vietu (ģeogrāfisko platumu un augstumu v.j.l.), piemēram, 7. augustā 60% sējeņu no vietējās proveniencs (64° Z pl.) bija izveidojuši galotnes pumpuru. Šādu pašu sējeņu īpatsvaru proveniencēm ar mazāku ģeogrāfisko platumu – 60°, 51°40' un 47° Z pl.– konstatēja vēlāk – attiecīgi 29. augustā, 8. septembrī un 10. septembrī. Centrāleiropas proveniencēm (Vācija, Austrija), sējeņiem, kuru izaudzēšanai sēklas ievāktas no Norvēģijā augošiem māteskokiem, galotnes pumpuru nobriešanas laiks bija tuvāks vietējām (Norvēģijas) proveniencēm konstatētajam datumam un nozīmīgi atšķīrās no galotnes pumpuru nobriešanas laika šo proveniencu pēcnācējiem, kas izaudzēti no izcelsmes vietā (Centrāleiropā) augošu māteskoku sēklām. Vācijas proveniencs *Harz* Vācijā iegūtu sēkļu pēcnācējiem galotnes pumpura veidošanās sākās augusta beigās, kad šīs pašas proveniencs Norvēģijas centrālajā daļā iegūtu sēkļu pēcnācējiem koku īpatsvars ar izveidojušos galotnes pumpuru jau bija sasniedzis 74-88% (Skrøppa et al., 2010) (2.2.att.).



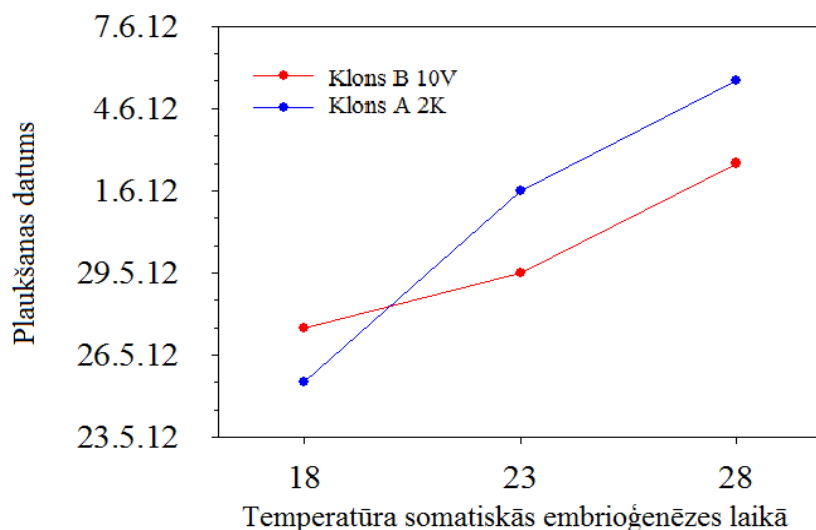
2.2.attēls. Galotnes pumpuru veidošanās vienas un tās pašas Vācijas proveniencs (*Harz*) pēcnācējiem, kas izaudzēti no atšķirīgos apstākļos iegūtām sēklām (pēc Skrøppa et al., 2010).

Konstatējot, ka parastajai eglei augstuma pieauguma dinamiku un pumpuru attīstības fenoloģiju ietekmē temperatūra zigotiskās embriogēneses laikā, tika veikts eksperiments, lai noskaidrotu, vai šāda ietekme (atšķirības) iespējama arī individuālu koku (genotipu) līmenī. Pētījumam tika izmantoti kloni, kas iegūti somatiskās embriogēneses ceļā. Sēklas tika iegūtas kontrolētā krustojumā gan vēsākos (āra), gan

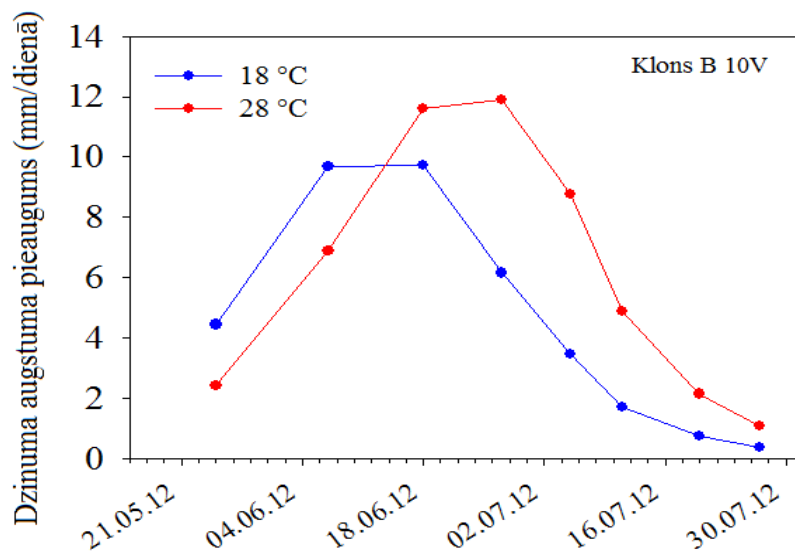
siltākos (siltumnīcas) apstākļos. Embriogēnētiskie kloni, kurus ieguva no nobriedušiem zigotiskajiem embrijiem (no abiem krustošanas apstākļiem), tika audzēti 18, 23 un 28°C temperatūrā. Pēc divām sezonām siltumnīcā kloni (sējeņi) no siltākā vidē iegūtām sēklām bija augstāki un tiem bija būtiski vēlāks pumpuru nobriešanas laiks. Turklāt sējeņu pazīmes ietekmēja arī *in vitro* temperatūra somatiskās embriogēnēzes laikā – jo augstāka bija šī temperatūra, jo vēlāk sējeņiem izveidojās galotnes pumpuri; atšķirības bija līdzvērtīgas starpībai starp tādu provenienču pēcnācējiem, kam izcelšanās vietas ģeogrāfiskais platums atšķiras par 4-6°C (Kvaalen, Johnsen, 2008) (2.3., 2.4., 2.5.att.).



2.3.attēls. Pumpuru nobriešana pēcnācējiem atkarībā no temperatūras somatiskās embriogēnēzes laikā (no lauka un siltumnīcas apstākļos iegūtām sēklām) (pēc Kvaalen, Johnsen, 2008).

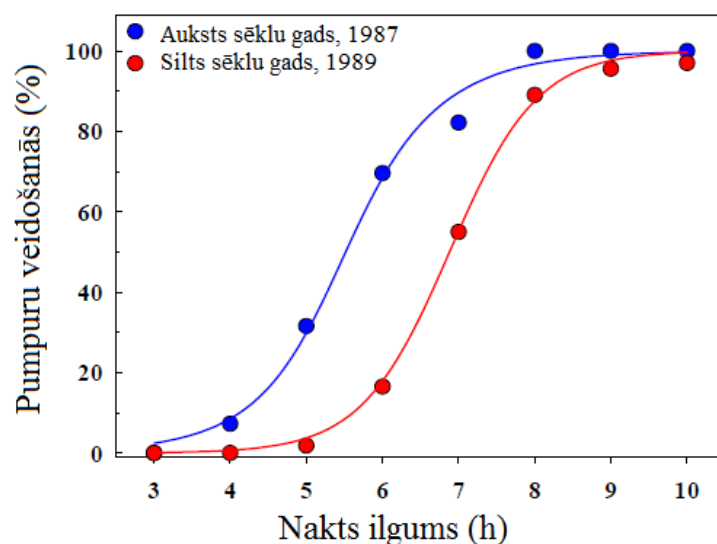


2.4.attēls. Pumpuru plaukšana pēcnācējiem atkarībā no temperatūras somatiskās embriogēnēzes laikā (pēc Kvaalen, Johnsen, 2008).



2.5.attēls. Augstuma pieauguma dinamika pēcnācējiem atkarībā no temperatūras somatiskās embriogēzes laikā (pēc Kvaalen, Johnsen, 2008).

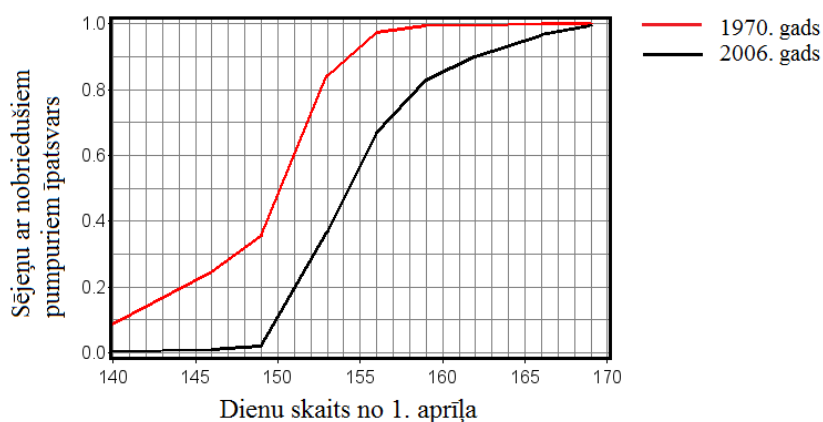
Salīdzinot sējeņus, kuri iegūti no sēklām, kas vāktas vienā un tajā pašā sēklu plantācijā dažādos gados ar atšķirīgu temperatūras režīmu vasarā (2.6.att.), vairākos pētījumos novērots, ka šo sējeņu pumpuru nobriešanas laiks atšķiras (Kohmann, Johnsen, 1994; Skrøppa et al., 2007).



2.6.attēls. Galotnes pumpuru veidošanās sējeņiem, kas izaudzēti no dažādos gados vienā un tajā pašā plantācijā ievāktām sēklām (pēc Kohmann, Johnsen, 1994).

Līdzīgi arī no dažādos gados mežaudzēs ievāktām sēklām (1970. – vēss gads, 2006. – silts gads) izaudzētiem sējeņiem, salīdzinot to augšanas dinamiku, konstatēts, ka otrajā augšanas gadā 2006. gada sēklu sējeņiem gan pumpuru plaukšana, gan nobriešana

(2.7.att.) bija vēlāka, salīdzinot ar 1970. gada sēklu sējeņiem, bet augstuma pieauguma apstāšanās visiem kokiem notika vienā laikā.



2.7.attēls. Galotnes pumpuru veidošanās sējeņiem, kas izaudzēti no dažādos gados mežaudzēs ievāktām sēklām (pēc Steffenrem, Kvaalen, 2012).

Vērtējot sala bojājumu sastopamību, tātad – salcietības veidošanos – saistībā ar vides apstākļiem sēklu izcelsmes vietā, salīdzināta salcietība stādiem, kas izaudzēti no 30 parastās egles provenienču un 3 plantāciju sēklām. Konstatēts, ka 87% salcietības variācijas skaidrojama ar sēklu izcelsmes vietu – ģeogrāfisko platumu un augstumu v.j.l. Arī vienas un tās pašas sēklu plantācijas atšķirīgu ražas gadu sēklu pēcnācējiem konstatētas salcietības atšķirības, kas skaidrotas ar dažādiem meteoroloģiskajiem apstākļiem sēklu veidošanās laikā – aukstāka ražas gada sēklu pēcnācējiem salcietība bija augstāka. Norādīts, ka vides apstākļu sēklu veidošanās laikā ietekme ir konstatējama vismaz 10 gadus (Dæhlen et al., 1995). Līdzīgi arī pluskoku pēcnācēji, kas izaudzēti no sēklu plantācijā ievāktām brīvapputes sēklām (58° Z pl.) salīdzinājumā ar pēcnācējiem no šo pluskoku augšanas vietā (65-66° Z pl.) ievāktām sēklām, pirmajā augšanas sezonā ne vien uzrādīja lielāku augstumu un vēlāk veidoja galotnes pumpuru, bet tiem bija arī zemāka salcietība (Johnsen, Østreng, 1994).

Amerikā veikts pētījums ar *Pinus echinata*, kur 13 kontrolēto krustojumu sēklas (iesaistīti 22 kloni) ievāktas 2 sēklu plantācijās dažādos platumu grādos un iegūtie sējeņi no abām plantācijām iestādīti abu plantāciju atrašanās vietās. Arī šajā gadījumā konstatēts, ka temperatūra sēklu veidošanās laikā būtiski ietekmēja sējeņu augstumu (5 gadu vecumā), būtiska bija arī sēklu iegūšanas vietas un ģimenes faktoru mijiedarbības ietekme. Tomēr 9 gadu vecumā augstuma atšķirība starp dažādās ģeogrāfiskās

izcelsmes sēklu sējeņiem vairs nebija statistiski būtiska, kas tiek daļēji skaidrots ar lielo stādījumu biezumu un koku savstarpējās konkurences ietekmi. Šai sugai temperatūra sēklu veidošanās laikā neietekmēja sējeņu pumpuru plaukšanas laiku pavasarī, kas bija sagaidāms, jo pat dažādām šīs sugas ģeogrāfiskajām rasēm provenienču stādījumos konstatētas tikai nelielas fenoloģijas atšķirības (Schmigting, Hipkins, 2004).

Epigēnētiskās variācijas ietekmes uz fenotipisko plasticitāti izpēte palīdzēs izprast augu adaptīvās atbildes reakcijas un izvērtēt riskus, kādam pakļautas daudzgadīgas augu sugas, izmainoties vides apstākļiem īstermiņa vai ilgākā laika periodā.

3. Nokrišņu sadalījuma izmaiņu ietekme uz stādu augšanu

Saskaņā ar klimata izmaiņu prognozēm (skat. 1. nodaļu) nākotnē palielināsies relatīvi garu beznokrišņu periodu biežums. Biežāks sausums var mazināt jaunaudzū, it īpaši parastās egles (*Picea abies* (L.) H. Karst.) stādījumu ražību. Tāpat garāku un siltāku beznokrišņu periodu iestāšanās veģetācijas sezonas aktīvās augšanas fāzē (Vegis, 1964) var mazināt jauno stādījumu saglabāšanos, jo paaugstinātas evapotranspirācijas dēļ var palielināties augiem pieejamā ūdens deficīts (Xu et al., 2010). Kā norāda Haase un Rose (1993), augsnes mitruma pieejamība ir viens no svarīgākajiem vides faktoriem, kas nodrošina stādmateriāla saglabāšanos un augšanu, it īpaši pirmajā sezonā pēc iestādīšanas (Dinger, Rose, 2009; Rolando, Little, 2008; Thomas, 2009). Izmainīts nokrišņu sadalījums veģetācijas sezonā var būt nozīmīgs Latvijas mežsaimniecībai, jo vairāku pētījumu dati liecina, ka ar ūdens deficītu saistāmie klimatiskie faktori ietekmē koku augšanu gan Latvijā (Jansons et al., 2013; Matisons et al., 2012), gan visā Ziemeļaustrumeiropas reģionā (Latva- Karjanmaa et al., 2003; Possen et al., 2011).

Ūdens deficīts izraisa gan koksnes šūnu dalīšanās, gan augšanas hormonu un ogļhidrātu sintēzes un pārvietošanas palēnināšanos vai pat izbeigšanos (Hall, Milburn, 1972; Jyske et al., 2009). Iestājoties piespiedu miera periodam, augu meristēmas ilgu laiku var saglabāt dalīšanās īpašības, tomēr ekstrēma sausuma apstākļos veidotājaužu šūnas var iet bojā (Mäkinen et al., 2003). Parastā egle, kas Latvijai ekonomiski ir nozīmīga koku suga un saskaņā ar Meža statistiskās inventarizācijas datiem aizņem 17 % no mūsu mežu platības, ir pret ūdens deficītu nenoturīga (Mäkinen et al., 2003). Sausumā eglei izbeidzas virszemes daļu un lielo sakņu augšana, bet tajā pašā laikā, lai palielinātu uzsūcošās virsmas laukumu, aktivizējas smalko, mikorizālo sakņu veidošanās (Puhe, 2003). Fenoskandijā un Centrāleiropā veiktie parastās egles sausuma noturības pētījumi (Ditmarová et al., 2009; Jyske et al., 2009; Mäkinen et al., 2003) liecina, ka nākotnē sagaidāmo klimatisko apstākļu ietekmē var samazināties parastās egles audžu produktivitāte un saglabāšanās. Mūsu pētījuma mērķis ir noskaidrot Latvijas mežu atjaunošanai izmantotā egļu stādmateriāla (ietvarstādi un kailsakņu stādi ar uzlabotu sakņu sistēmu) piemērotību nākotnē prognozētajām vasaras nokrišņu sadalījuma izmaiņām.

Kontinentalitāte Latvijā pieaug virzienā no dienvidrietumiem uz ziemeļaustrumiem, nosakot reģionālas veģetācijas perioda garuma atšķirības (Draveniece, 2007; Klavins, Rodinov, 2010), kam ilgstošā laika periodā pielāgojušies arī koki. Ievērojot eksperimentāli konstatētās atšķirības starp proveniencēm no dažādām Latvijas daļām, izdalīti provenienču reģioni, kas jāņem vērā, izvēloties konkrētam

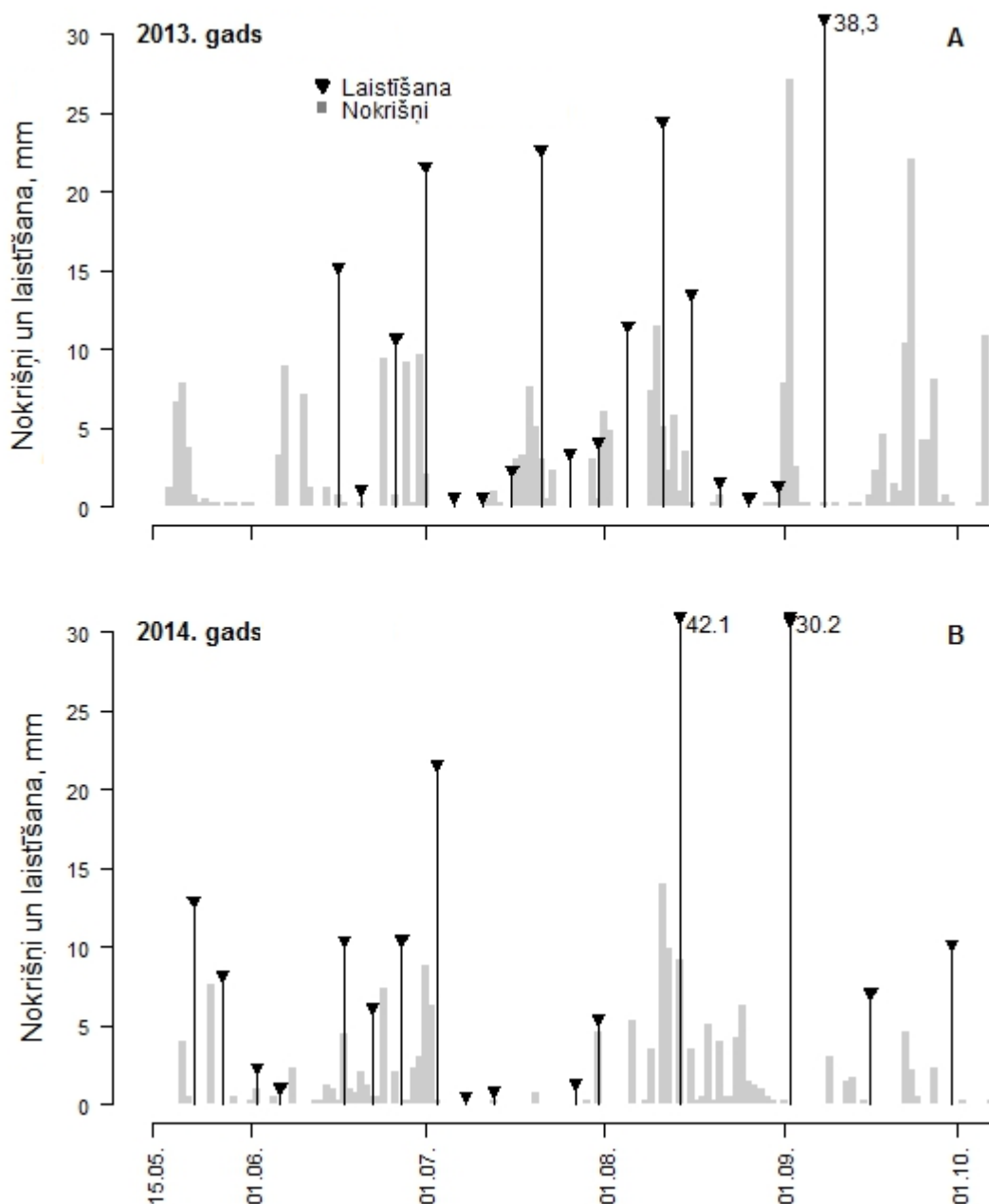
reģionam piemērotu meža atjaunošanai pielietojamu stādmateriālu. Pētījuma vieta ir izvēlēta Latvijas centrālajā daļā – Vecumniekos (56°37'Z p., 24°29'A g.), kur gada vidējā gaisa temperatūra un nokrišņu summa tuva Latvijā vidēji konstatētajai: attiecīgi +6,2 °C un 595 mm (LVĢMC).

Pētījumā izmantots stādmateriāls no a/s “Latvijas valsts meži” Strenču kokaudzētavas (egļu ietvarstādi un kailsakņu stādi ar uzlabotu sakņu sistēmu), kas randomizēti izvietots sešos pēc augsnes substrāta (pārvests no atbilstoša meža tipa) un nokrišņu režīma atšķirīgos, 10 m² lielos blokos: 1) auglīga minerālaugsne no damakšņa - kontrole (nokrišņu režīms nemainīts, DmK) un eksperiments (nokrišņu režīms izmainīts, DmE), 2) nabadzīga minerālaugsne no sila - kontrole (SIK) un eksperiments (SIE), 3) kūdras augsne no šaurlapju kūdreņa - kontrole (KsK) un eksperiments (KsE). Lai novērstu sakņu bojājumus, stādus rudenī izrokot, stādīšana veikta 10 l tilpuma polipropilēna ģeotekstila maisos; attālums starp stādiem katrā blokā – 30 cm. Bloki atradās 0,5 m attālumā viens no otra, un ūdens horizontālās pārvietošanās novēršanai katra bloka perimetram tika izveidota hidroizolācija. Izmainītu nokrišņu režīmu nodrošināja, izmantojot 8 mm bieza polikarbonāta seguma nojumi ar 81 % gaismas caurlaidību, kas aizturēja nokrišņus un nemainīja temperatūru. Nojume bija aprīkota ar nokrišņu sensoru, un, sākoties nokrišņiem, tā tika pārvilkta stādījumam, bet tiem beidzoties, atkal atvilkta nost.

Laika apstākļu monitoringam izmantota automātiska meteoroloģisko novērojumu stacija Wireless Vantage Pro2 (*Davis Instruments*). Automātiskus augsnes ūdens potenciāla (AUP) un temperatūras mērījumus 0,4 un 0,6 m dziļumā nodrošināja tensiometri T8 (*UMS GmbH*), kuru mērījumu dati uzkrājās reģistratorā DL6 (*Delta – T Devices*). Gruntsūdens līmeņa un temperatūras mērījumiem tika pielietots sensors ar automātisku datu ielasīšanu Mini-Diver (*Schlumberger Ltd.*). Izmainīta nokrišņu režīma blokos, vidēji reizi 10 dienās, veikta laistīšana, ar attiecīgā perioda nokrišņu summai identisku ūdens daudzumu (3.1.att.). Laistīts vakarā, laikā no 18:00 līdz 20:00, lai novērstu pastiprinātu pievadāmā ūdens iztvaikošanu no augsnes virskārtas un nodrošinātu tā maksimālu infiltrāciju. Lai kompleksi raksturotu temperatūras un mitruma ietekmi uz augiem, noteikta diennakts vidējā evapotranspirācija (ET_o, mm). Tās aprēķināšanai izmantota Pasaules pārtikas un lauksaimniecības organizācijas (FAO) izstrādātā “ET_o Calculator” programmatūra (Monteith, 1965).

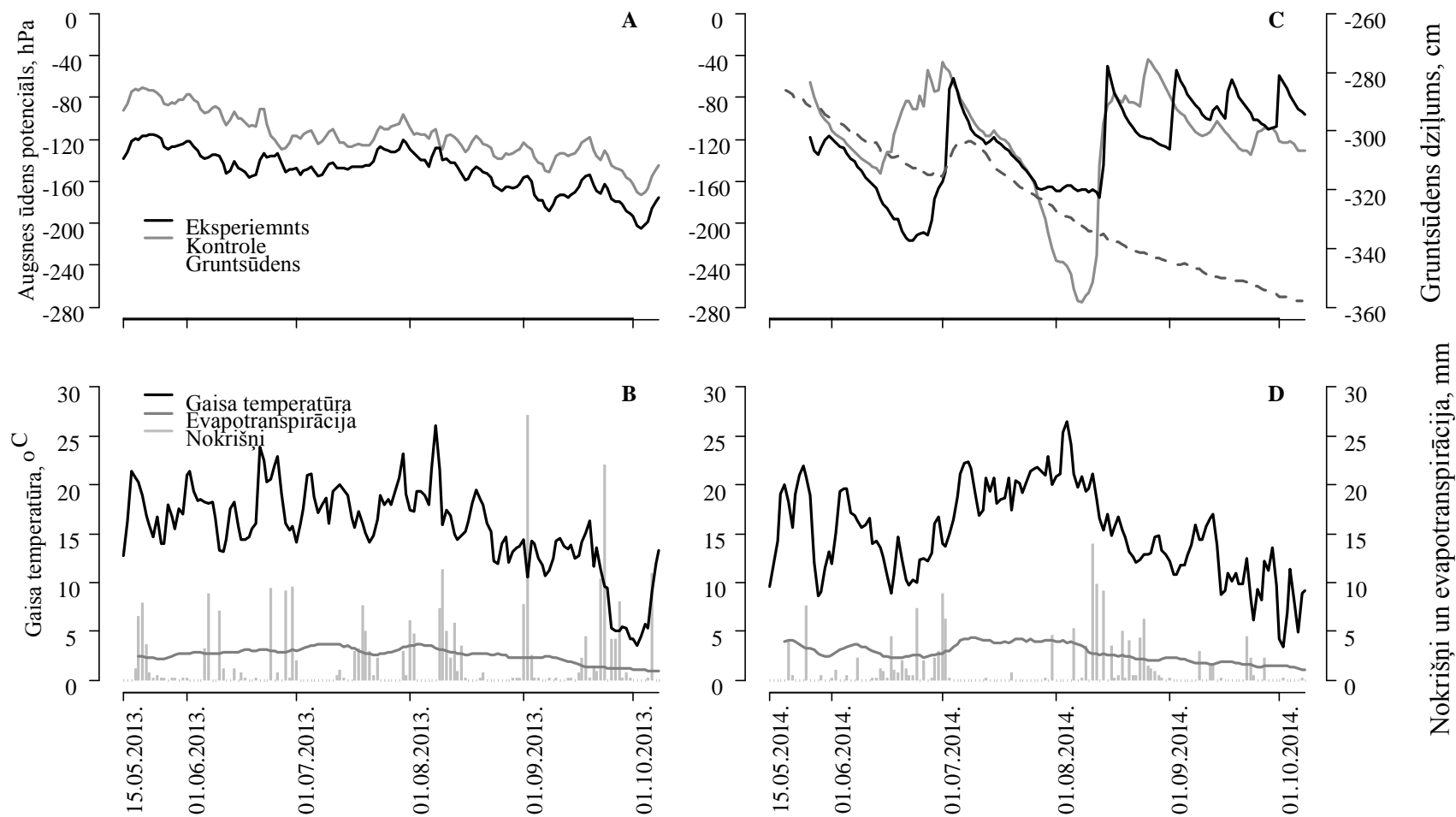
Katram stādam reizi nedēļā izmērīts augstuma pieaugums, sākot no stādīšanas dienas aprīļa beigās līdz izrakšanai oktobra beigās. Laboratorijā tiem atdalītas virszemes un sakņu daļas; sakņu daļa izskalota un skenēta garuma (pa dažādām diametra grupām) aprēķināšanai ar programmu WinRHIZO (*Regent Instruments Inc.*). Virszemes un

sakņu biomasa noteikta pēc 48 stundu žāvēšanas 105 °C temperatūrā, un šo daļu biomasas attiecību (SRR) atšķirības vērtētas, izmantojot dispersijas analīzi.



3.1. attēls. Diennakts nokrišņu summas un laistīšanas apjomi 2013. (A) un 2014. (B) g.

Abos novērojumu periodos augstākās mēneša vidējās gaisa temperatūras (attiecīgi 17,9 un 19,4 °C 2013. un 2014. gadā) un mazākās nokrišņu summas (attiecīgi 32,2 un 21,3 mm 2013. un 2014. gadā) ir fiksētas jūlijā (3.2.att.). 2014. gada vasaras mēnešos laiks bija sausāks nekā 2013. gadā; ET_0 pārsniedza mēneša vidējo nokrišņu summu attiecīgi par 1,8 mm un 1,5 mm. Abos novērojumu periodos visvairāk dienu bez nokrišņiem bija jūlijā (17 un 24 attiecīgi 2013. un 2014. gadā.), savukārt garākie nepārtrauktie periodi bez nokrišņiem abos gados bija līdzīgi - 10 un 9 dienas.

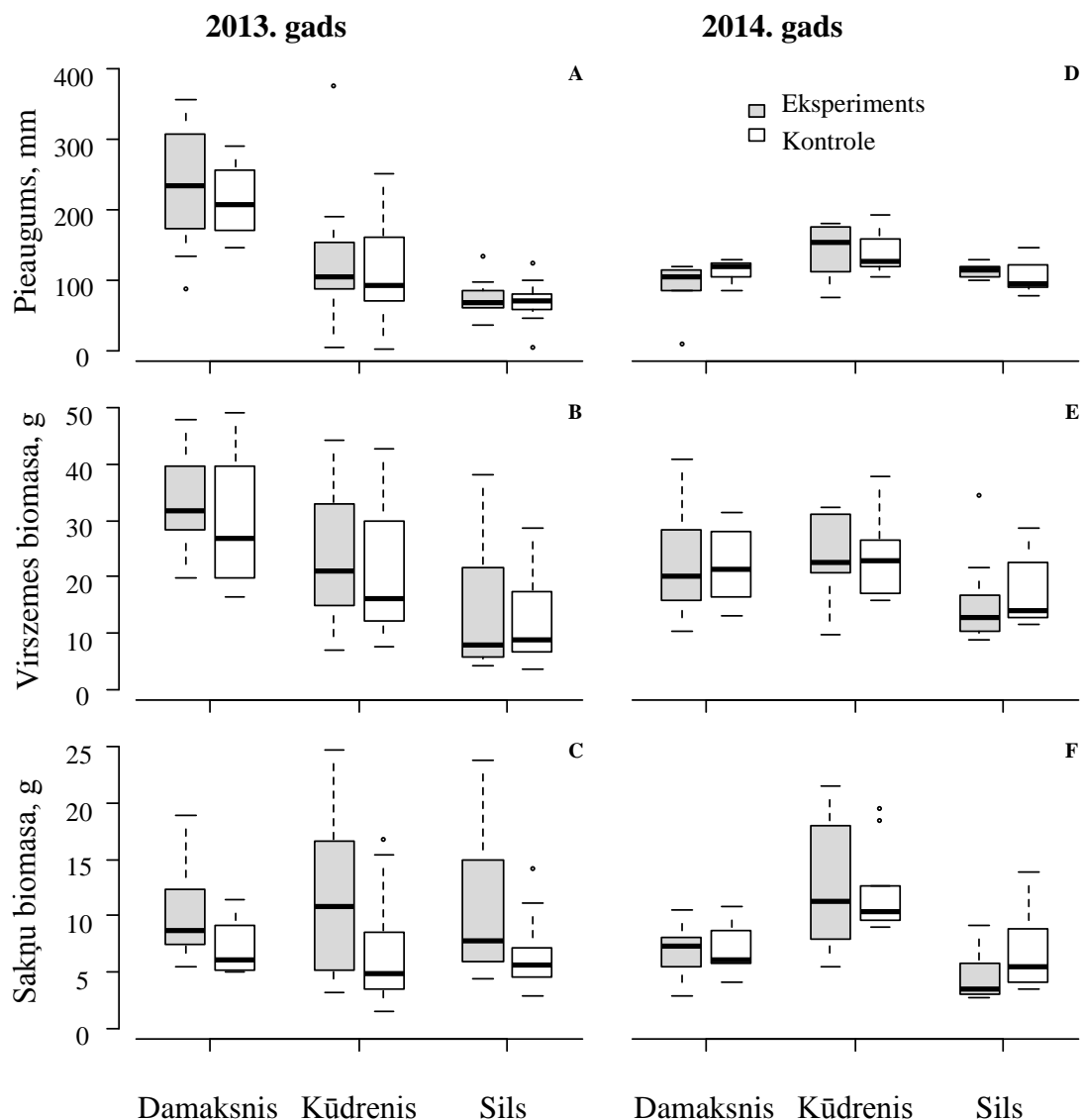


3.2. attēls. Diennakts vidējais augsnes ūdens potenciāls (vidējais starp 0,6 m un 0,4 m dziļumu) (A, C), gruntsūdens līmenis (C), diennakts vidējā gaisa temperatūra, evapotranspirācija un diennakts nokrišņu summa (B, D) 2013. un 2014. gadā.

2014. gadā, pēc sausuma perioda jūlijā, AUP kontrolē nokritās līdz sezonas zemākajam līmenim. Šajā laikā AUP 0,4 m dziļumā bija ciešāka saikne ar nokrišņu režīmu nekā 0,6 m dziļumā, piemēram, eksperimentā jūlija AUP 0,4 m un 0,6 m dziļumā korelācija ar iepriekšējā dienā veikto laistīšanu bija attiecīgi $r = 0,53$ un $r = 0,44$ ($p < 0,01$; būtiskums pārbaudīts ar *Bootstrap* metodi). Jūlija beigas ir vienīgais novērojumu sezonas periods, kad AUP 0,6 m dziļumā bija zemāks nekā 0,4 m dziļumā. Gruntsūdens līmenis novērojumu perioda sākumā (līdz jūlija sākumam) pazeminājās, pēc nokrišņiem bagātā jūnija paaugstinājās, bet vasaras vidus beznokrišņu periodā atkal pazeminājās, sasniedzot 360 cm dziļumu novērojumu perioda beigās.

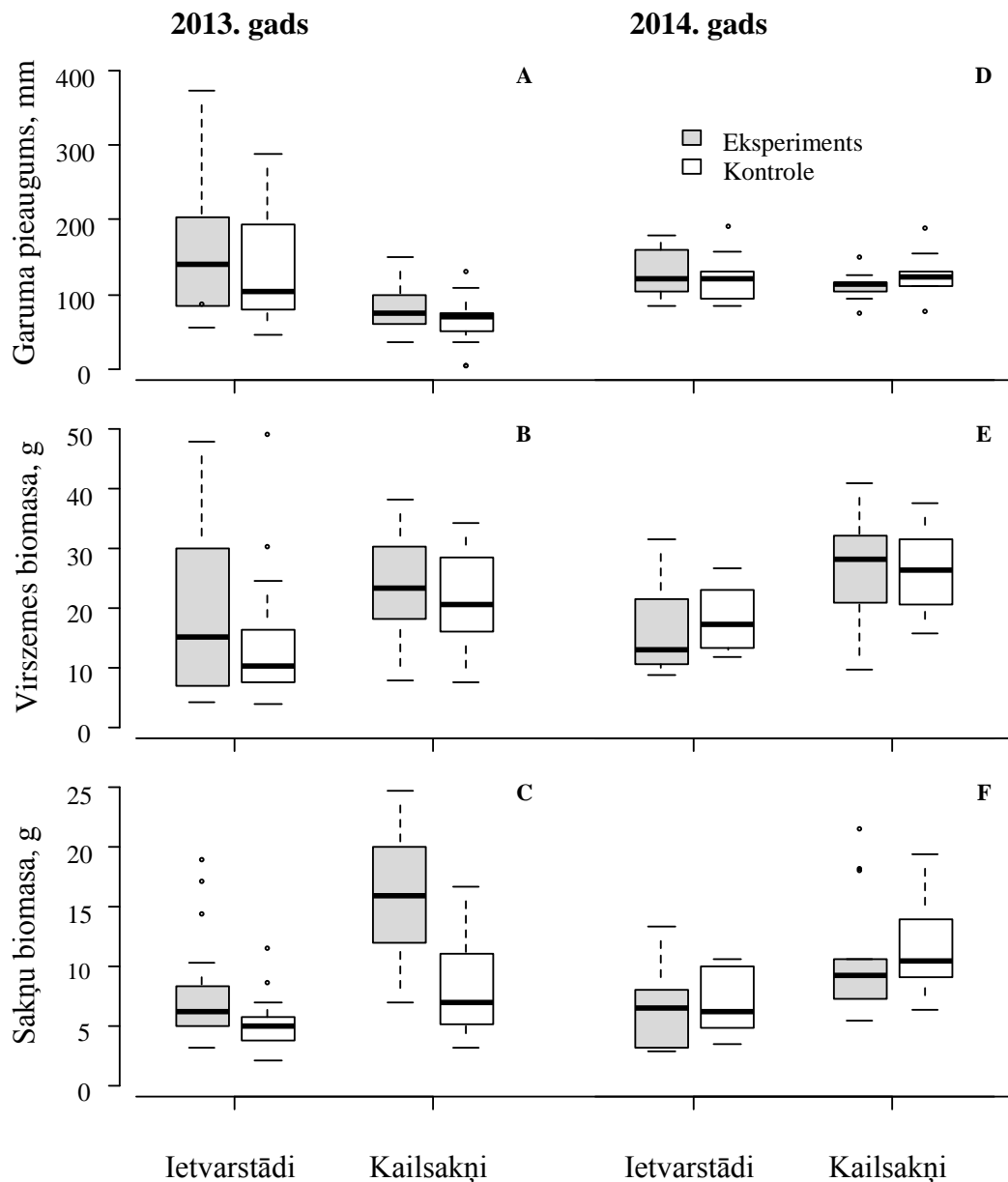
Konstatēts, ka diennakts vidējās gaisa temperatūras paaugstināšanās negatīvi ietekmējusi nākamās dienas AUP abos mitruma režīmos un dziļumos (izmainītā nokrišņu režīmā 0,4 m un 0,6 m dziļumā attiecīgi $r = -0,36$ un $r = -0,46$, bet dabisku nokrišņu režīmā $r = -0,30$ un $-0,41$, $p < 0,01$) visas 2014. gada novērojumu sezonas laikā.

Nevienā no novērojumu periodiem nav konstatētas būtiskas ($p > 0,05$) augstuma pieaugumu un virszemes biomasu atšķirības starp abiem mitruma režīmiem vienam un tam pašam stādmateriāla veidam vienā meža tipā (3.3. un 3.4. att.). Lielākā virszemes biomasu un augstuma pieaugums abiem stādmateriāla veidiem 2013. gadā fiksēts damaksnim un 2014. gadā – šaurlapju kūdrenim atbilstošās augsnēs, bet mazākās šo parametru vērtības abās sezonās un abiem stādmateriāla veidiem novērotas silam atbilstošā augsnē.



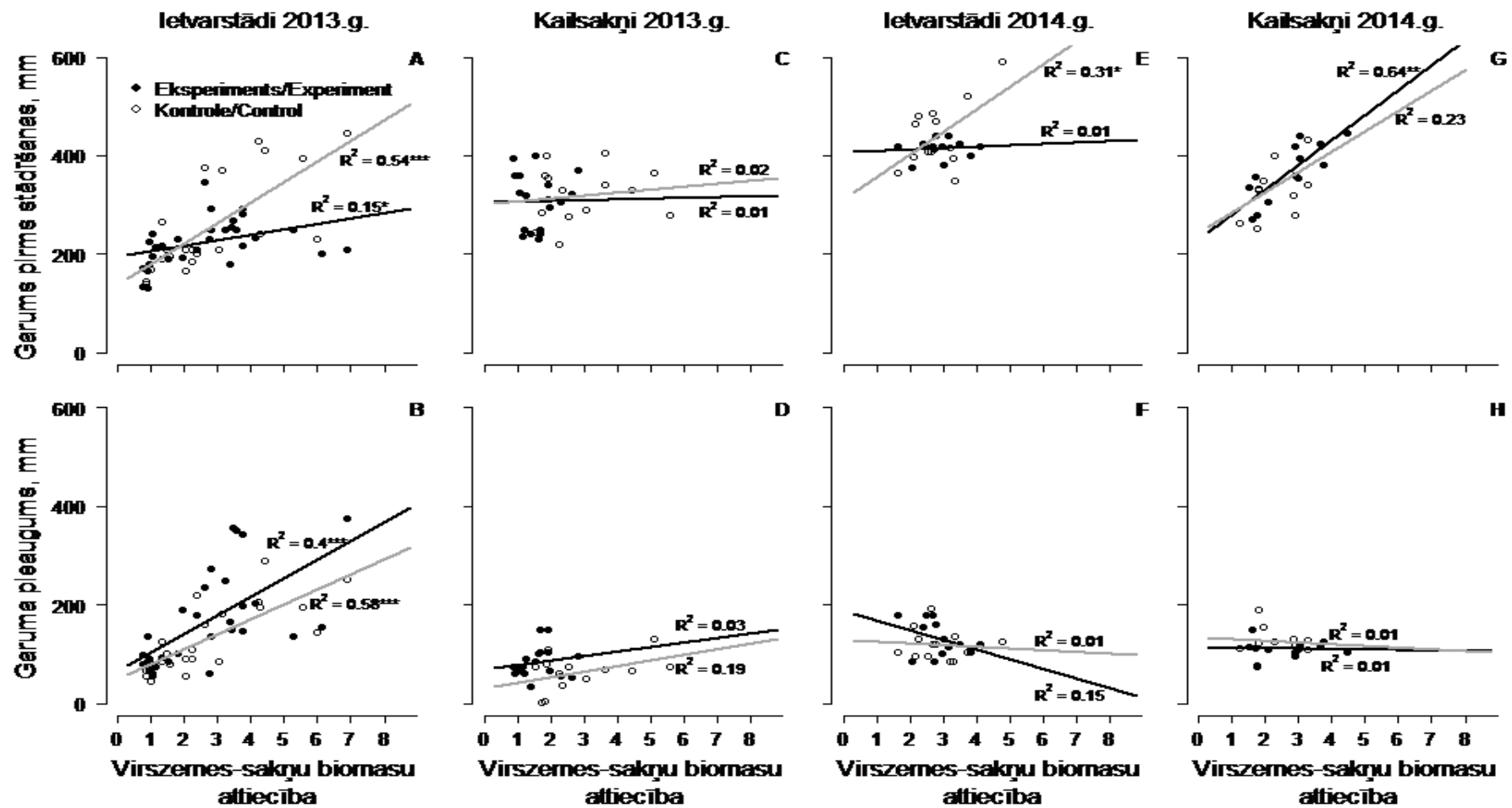
3.3. attēls. Stādu augstuma pieaugums (A, D), virszemes (B, E) un sakņu biomasa (C, F) izmainītā (eksperiments) un dabiskā (kontrolē) nokrišņu režīmā atšķirīgiem meža tipiem atbilstošā augsnē 2013. un 2014. gadā.

Gan 2013., gan 2014. gadā augstuma pieauguma attiecība pret sākotnējo stāda augstumu ietvarstādiem bija lielāka (attiecīgi 38 % un 30 % 2013. un 2014. gadā) nekā kailsakņiem (18,5 % un 29 %), lai gan kailsakņu stādu virszemes biomasa abos novērojumu periodos bija lielāka (2013. gadā būtiski: $p < 0,01$) nekā ietvarstādiem (3.4.att.). Sakņu biomasa izmainīta mitruma režīmā viena meža tipa un stādmateriāla veida ietvaros 2013. gadā bija lielāka nekā kontroles variantā, kailsakņu stādiem šī atšķirība bija statistiski būtiska ($p < 0,05$). Pretēja tendence novērota 2014. gadā, kad, piemēram, silam atbilstošā augsnē abiem stādmateriāla veidiem lielāka sakņu biomasa bija nemainītā mitruma režīmā.



3.4. attēls. Ietvarstādu un kailsakņu augstuma pieaugums (A, D), virszemes (B, E), un sakņu biomasa (C, F) izmainītā (eksperiments) un dabiskā (kontrolē) nokrišņu režīmā 2013. un 2014. gadā.

Abos novērojumu periodos lielākās vidējās virszemes/sakņu biomasas attiecības (SRR) vērtības bija ietvarstādiem: 2013. gadā 2,8 un 2014. gadā – 2,9, bet mazākās kailsakņu stādiem – attiecīgi 2 un 2,6 (3.5.att.). Ciešākās būtiskās korelācijas starp SRR un stādu augstumu pirms iestādīšanas bija ietvarstādiem kontrolē gan 2013. ($R^2 = 0,54$, $p < 0,001$), gan 2014. gadā ($R^2 = 0,31$, $p < 0,05$). Kailsakņu SRR cieša un būtiska korelācija ($R^2 = 0,64$, $p < 0,01$) ar stādu augstumu pirms iestādīšanas bija tikai 2014. gadā izmainītā mitruma režīmā. Ciešas un būtiskas korelācijas starp SRR un augstuma pieaugumu bija tikai ietvarstādiem 2013. gadā - $R^2 = 0,58$ ($p < 0,001$) kontrolē un $R^2 = 0,40$ ($p < 0,001$) eksperimentā.



3.5. attēls. Egļu ietvarstādu (A, B, E, F) un kailsakņu stādu (C, D, G, H) virszemes/sakņu biomasas attiecība pret to augstumu pirms iestādīšanas un augstuma pieaugumu izmainītā (eksperiments) un dabiskā (kontrole) nokrišņu režīmā 2013. un 2014. gadā (korelācijas koeficientu būtiskums – p – vērt. <0,05 (*), <0,01 (**), <0,001 (***)).

Pētījumā pielietotais izmainītais mitruma režīms neradīja ūdens deficītu, kas būtiski ietekmētu stādu augšanu vai pat saglabāšanos, jo AUP nenokritās zemāk par literatūrā minēto augsnes kapilārā ūdens ietilpību – ūdens daudzumu, kas paliek augsnē pēc brīvā ūdens aizplūšanas (Lambers et al., 2008; Parr, Bertrand, 1960). Eksperimentā izmantotajām minerālajām un kūdras augsnēm augsnes kapilārā ūdens ietilpības AUP bija no -100 līdz -330 hPa (Ritchie, 1981).

Visas 2013. gada sezonas laikā, kad novēroti regulāri nokrišņi un fiksēta lielāka to summa vasaras vidū, salīdzinājumā ar 2014. gadu, AUP kontrolē bija augstāks nekā izmainītā mitruma režīmā. Savukārt 2014. gadā AUP abos mitruma režīmos bijis svārstīgs, lielākos kritumus uzrādot jūlijā – siltākajā un sausākajā periodā. Šī perioda zemais AUP kontrolē, salīdzinājumā ar izmainītā mitruma režīmu, skaidrojams ar dabisko nokrišņu iztvaikošanu infiltrācijas laikā. Regulārā laistīšana, ar nedēļas nokrišņu summai atbilstošu ūdens daudzumu, samazināja iztvaikošanu no augsnes virsējiem horizontiem, nodrošinot dziļāku infiltrāciju (Beven, Germann, 1982; Monteith et al., 1989; Parr, Bertrand, 1960). Par to liecināja arī fakts, ka abos mitruma režīmos 0,4 m dziļumā AUP bija augstāks nekā 0,6 m dziļumā. Eksperimenta laikā netika kontrolēta veģetācija, kas konkurēja ar stādiem par nepieciešamo ūdens daudzumu.

Ūdens deficīta apstākļos, lai palielinātu uzsūcošo sakņu virsmas laukumu efektīvākai augsnes mitruma absorbcijai, augi samazina virszemes biomasas veidošanu, pārvietojot augšanas resursus uz saknēm (Lambers et al., 2008). Saskaņā ar literatūras datiem (Grossnickle, Blake, 1987), egļu stādi, jo īpaši to kailsakņi, jutīgāk reaģē uz sausumu nekā ietvarstādi, un garāku beznokrišņu periodu gadījumā šāds stādmateriāls meža atjaunošanai nav piemērots. Tas izskaidro 2013. gadā novērotās stādu sakņu biomasas atšķirības starp mitruma režīmiem, kas izteiktākas bija kailsakņu stādiem (4. att.).

Stādmateriāla jutību pret sausumu var ietekmēt sakņu izšūšana stādīšanas brīdī, tādēļ kokaudzētavās sagatavotā stādmateriāla pārstādīšana mežā var būt kritiska jaunā koka turpmākai attīstībai. Saknēm atrodies ārpus augsnes, iestājas oksidatīvais stress, bojājot smalkās uzsūcošās saknes (Pallardy, 2008). Stādmateriāla sausuma adaptācijas potenciālu raksturo tā virszemes orgānu transpirējošo un sakņu uzsūcošo virsmu laukumu atšķirības, kas izsakāmas kā virszemes un sakņu biomasas attiecība (SRR). Šī rādītāja salīdzināšana ar stāda augstumu pirms iestādīšanas un augstuma pieaugumu ļauj novērtēt stāda biomasas sadalījuma „stratēģiju” (Bernier et al., 1995).

Potenciāli sausumizturīgāki ir stādi ar zemu SRR (Maass et al., 1989; Bernier et al., 1995), kuriem ūdeni absorbējošā daļa apjomā ir vismaz līdzvērtīga ar transpirējošo, nodrošinot transpirācijas procesa nepārtrauktību. Savukārt augsts SRR var izraisīt ūdens

deficītu auga virszemes orgānos, jo mazs sakņu virsmas laukums, iespējams, nenodrošinās pietiekamu ūdens absorbciju. Sausuma stresa izraisīto fizioloģisko bojājumu ietekmes mazināšana ir tieši saistīta ar stāda spēju apkārtējā augsnē ātri attīstīt jaunas saknes; augsta SSR gadījumā, pirmajā augšanas sezonā uz lauka, stādi var tikt pakļauti sausuma stresam arī relatīvi mitros apstākļos. Sakņu bojājumu rezultātā var būt palielināts SRR, ietekmējot kārtējā gada augšanu, un šādi bojājumi ir potenciāli bīstamāki stādiem ar lielu virszemes biomasu stādīšanas brīdī. Pietiekams augsnes mitrums un labi attīstīta sakņu sistēma var mazināt pārstādīšanas negatīvo ietekmi (Bernier et al., 1995).

Kontroles ietvarstādu SRR abos novērojumu gados bija cieša un būtiska korelācija ar stādu augstumu pirms iestādīšanas (5. att.). Tas nozīmē, ka arī dabiskā nokrišņu režīmā lielāka virszemes biomas attiecībā pret saknēm sezonas beigās bija sākotnēji lielākiem ietvarstādiem; izmainīta mitruma režīma apstākļos vērojama līdzīga tendence, tomēr, stādu sākotnējam garumam pieaugot, virszemes/sakņu biomasas attiecības palielināšanās nenotika tik strauji kā kontroles variantā. Savukārt kailsakņu stādiem šajā aspektā atšķirības starp izmainītiem un kontroles apstākļiem praktiski netika konstatētas. Ietvarstādiem izmainītā režīmā aktīvāk veidojās sakņu biomas, un garāku beznokrišņu periodu ietekmē samazinājās garuma pieaugums.

4. Genotīpu introdukcija

Mainoties klimatam, novēro izmaiņas meža ekosistēmās – mainās gan esošo koku sugu produktivitāte, gan mežaudžu sugu sastāvs. Nesen izstrādātie bioklimatiskie modeļi paredz, ka, klimatam kļūstot siltākam, Eiropā būs vērojama sugu migrācija – nemorālās sugas izplatīsies hemiboreālajā un boreālajā mežu zonā (Hickler et al., 2012; Maiorano et al., 2013), boreālā kompleksa sugas atspiežot tālāk uz ziemeļiem (Reich, Oleksyn, 2008). Lai mainīgā klimata apstākļos saglabātu mežaudžu produktivitāti un stabilitāti, nepieciešami ne vien pētījumi saistībā ar tādu koku sugu introdukciju Latvijā, kuru dabiskās izplatības areāls pašreiz atrodas nedaudz uz dienvidiem, bet arī pašreiz Latvijā nozīmīgāko vietējo koku sugu ārvalstu provenienču potenciālo augšanas iespēju novērtējums mūsu apstākļos, kā arī Latvijas provenienču raksturojums citu valstu teritorijās ierīkotos provenienču izmēģinājumos. Sugu un provenienču, kuras ir potenciāli vispiemērotākās augšanai nākotnes klimatiskajos apstākļos, izmantošana nodrošinās iespēju saglabāt un paaugstināt mežaudžu produktivitāti un vērtību (Bright et al., 2014; Burton, 2011).

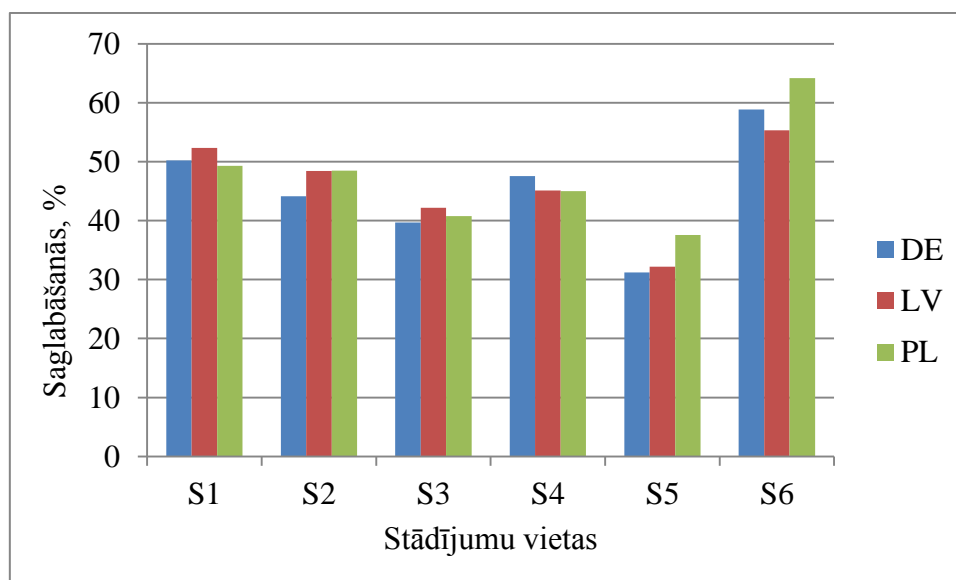
Parastās priedes provenienču stādījumi, kuros ietvertas arī sešas Latvijas priežu proveniencas (Tukums, Tērvete, Andrupene, Misa, Smiltene, Jaunkalsnava), Vācijā – reģionā, kura klimats mūsdienās atbilst Latvijā nākotnē prognozētajam – ierīkoti 1975. gadā sešās vietās (4.1. att.). Šo stādījumu dati iegūti sadarbībā ar Meža ģenētikas institūta (Eberswalde) vadošo pētnieku Volker Schneck.



4.1. attēls. Priežu provenienču stādījumu izvietojums Vācijā (<https://maps.google.com>).

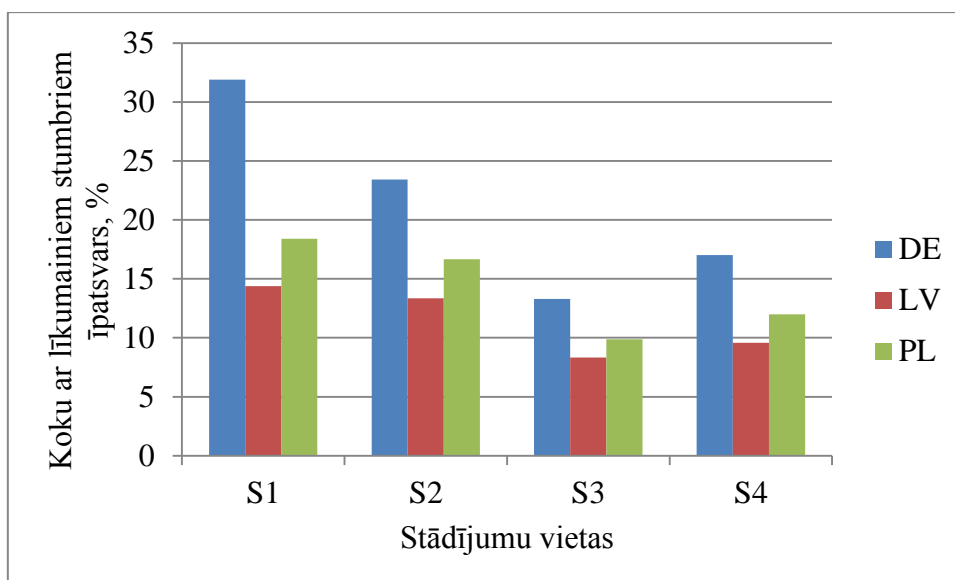
Visi eksperimenti ierīkoti uz smilšainām, priedei piemērotām, augsnēm, ar viengadīgiem stādiem 100 koku bloku parcelēs četros atkārtojumos, stādīšanas attālums 2x0,5 m. Retināšana veikta 1995. gadā, pēc uzmērīšanas, izcērtot 15-25% priežu (pa eksperimentiem atšķirīgi). Stādījumos ne vairāk kā 25 priedēm no katras parces 30 gadu vecumā uzmērīts caurmērs, augstums un novērtēta stumbra forma 3 ballu skalā, kur 1 – taisns, 3 – stumbram ir vismaz divi līkumi.

Vērtējot koku saglabāšanos 20 gadu vecumā, konstatēta statistiski būtiska stādījuma vietas un proveniENCES ietekme, tomēr redzams, ka proveniENCĀ saglabāšanās atšķirības starp dažādām valstīm ir nenozīmīgas (4.2. att.). Vācijas proveniENCĒM (kopumā 36) saglabāšanās bija robežas no 35% līdz 54%, Latvijas – no 43% līdz 48%; proveniENCES no Latvijas saglabājušās labāk nekā gandrīz 40% vietējo priežu proveniENCĒ. Kopumā zemie saglabāšanās rādītāji saistīti ar augstu stādījumu sākotnējo biežumu un ilgu to augšanas laiku bez retināšanas.



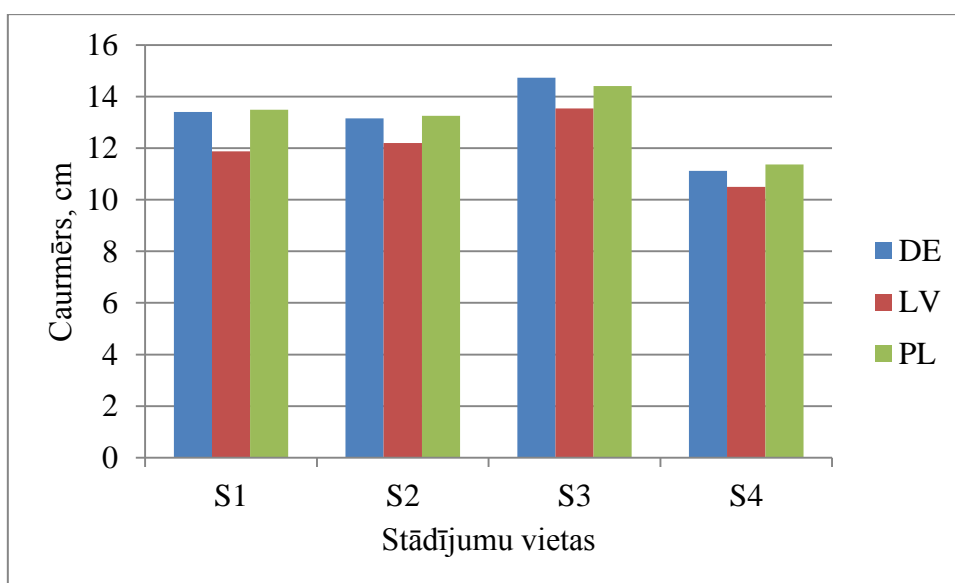
4.2. attēls. Priežu no dažādām valstīm (DE-Vācija, LV-Latvija, PL-Polija) vidējā saglabāšanās stādījumos Vācijā 20 gadu vecumā.

Konstatēta statistiski būtiska stādījuma vietas un proveniENCES ietekme uz koku ar līkumainiem stumbriem īpatsvaru (4.3. att.). Latvijas priežu kvalitāte, līdzīgi kā citās analizētās starptautisku eksperimentu sērijās, bija augstākā: vidējais koku ar līkumainiem stumbriem īpatsvars gandrīz divreiz mazāks nekā Vācijas priedēm (attiecīgi 11,4% un 21,4%). Atsevišķos stādījumos atsevišķām Latvijas priežu proveniENCĒM nav konstatēti koki ar līkumainiem stumbriem, bet vidējais šādu līkumainu koku īpatsvars ir tikai 9-14%, kas liecina par augstāku kvalitāti nekā 80% Vācijas priežu proveniENCĒ.



4.3. attēls. Priežu no dažādām valstīm (DE-Vācija, LV-Latvija, PL-Polija) vidējais koku ar līkumainiem stumbriem (3 balles) īpatsvars stādījumos Vācijā 30 gadu vecumā.

Koku caurmērs (4.4. att.) un augstums Latvijas priedēm stādījumos Vācijā 30 gadu vecumā vidēji ir 92% no vietējām priedēm konstatētā (atšķirība statistiski būtiska), starpība saglabājusies līdzīga kā iepriekšējā uzmērīšanas reizē (20 gadu vecumā). Atšķirība starp Latvijas un vietējo priežu caurmēru (un augstumu) saglabājas gandrīz konstanta dažādos stādījumos, lai gan vidējais koku caurmērs starp tiem, galvenokārt augsnes atšķirību ietekmē, mainās nozīmīgi, piemēram, koku caurmērs ceturtajā stādījumā ir tikai $\frac{3}{4}$ no trešajā stādījumā konstatētā.

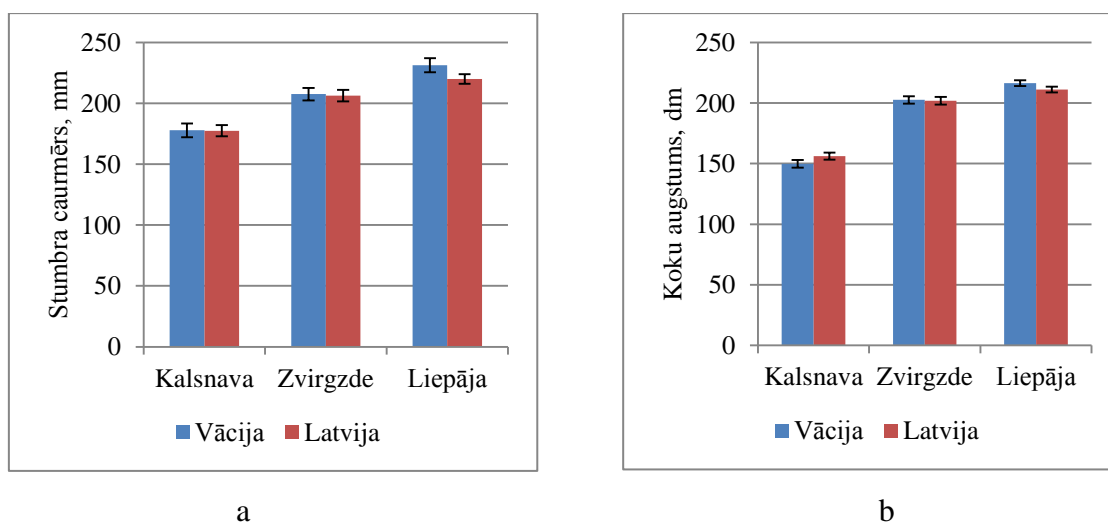


4.4. attēls. Priežu no dažādām valstīm (DE-Vācija, LV-Latvija, PL-Polija) vidējais koku caurmērs stādījumos Vācijā 30 gadu vecumā.

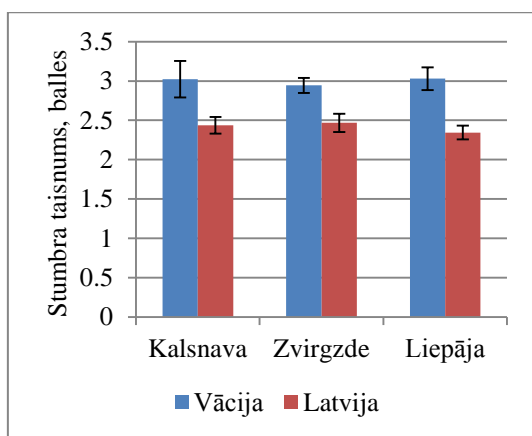
Kopumā var secināt, ka, klimatam Latvijā kļūstot līdzīgam pašreiz Vācijā esošajam, vietējās priežu proveniencas nespēs pilnībā izmantot augšanas apstākļu uzlabojumu, līdz ar to nenodrošinās maksimālo pieauguma palielināšanos. Tomēr jāņem vērā, ka šajos eksperimentos iegūto rezultātu ietekmē ne tikai klimats, bet arī izmaiņas fotoperiodā.

Latvijas un Vācijas priežu provenienču salīdzināšana veikta arī Latvijā – lielākajā provenienču pārbaužu eksperimentā, kas 1975. gadā ierīkots trijās vietās (Kalsnava, Zvirgzde, Liepāja, pašreiz attiecīgi MPS Kalsnavas meža novads, LVM Vecumnieku iecirknis, LVM Nīcas iecirknis) ar atšķirīgiem klimatiskajiem un līdzīgiem edafiskajiem apstākļiem. No Vācijas šajā eksperimentā iekļautas 27 proveniencas, bet no Latvijas – 18. Koku uzmērīšana un saglabāšanās uzskaitē veikta vairākkārt 6-21 gada vecumā (pēc 21 gada sasniegšanas veikta retināšana). Pēdējā uzmērīšana eksperimentā veikta 37 gadu vecumā (Kalsnavas stādījumā – 36 gadu vecumā).

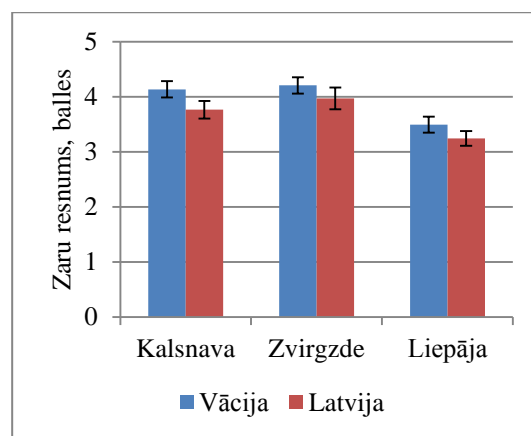
Katrai proveniencēi vērtējot 3 augstākos kokus no katra atkārtojuma, konstatēts, ka 37 gadu vecumā Vācijas proveniencēm ir nedaudz lielāks vidējais stumbra caurmērs un koku augstums nekā mežaudžu pēcnācējiem no Latvijas (izņemot koku augstumu Kalsnavas stādījumā), tomēr jāatzīmē, ka atšķirības ir statistiski būtiskas ($p < 0,05$) tikai atsevišķos gadījumos (Kalsnavas stādījumā koku augstums Latvijas proveniencēm būtiski lielāks nekā Vācijas proveniencēm, Liepājas stādījumā abām augšanas pazīmēm būtiski lielākas vērtības Vācijas proveniencēm) (4.5.att.). Latvijas proveniencēs uzrādījušas ievērojami augstāku kvalitāti nekā Vācijas gan stumbra taisnuma, gan zaru resnuma ziņā (abas pazīmes vērtētas ballēs, lielāku balli piešķirot sliktākas kvalitātes gadījumā); atšķirības statistiski būtiskas ($p < 0,05$) (4.6.att.).



4.5.attēls. Vācijas un Latvijas provenienču stumbra caurmērs (a) un koku augstums (b) dažādās eksperimenta vietās Latvijā 37 gadu vecumā.



a



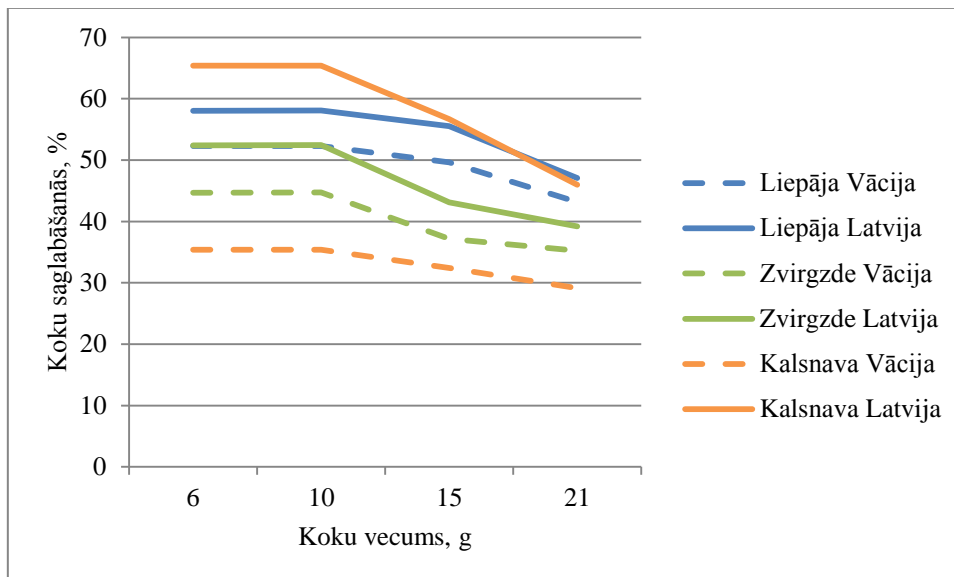
b

4.6.attēls. Vācijas un Latvijas provenienču stumbra taisnums (a) un zaru resnums (b) dažādās eksperimenta vietās Latvijā 37 gadu vecumā.

Ievestajām proveniencēm viens no galvenajiem rādītājiem ir saglabāšanās, kas liecina par provenienču piemērotību jauniem vides apstākļiem. Saglabāšanās analīze veikta 6-21 gada periodā (līdz pirmajai retināšanai). Konstatētas nozīmīgas atšķirības starp izmēģinājumu vietām, sēklu izcelsmes reģioniem un atsevišķām proveniencēm.

Sešu gadu vecumā lielākais saglabājušos koku skaits ir Liepājā, bet mazākais – ievestajām proveniencēm Kalsnavā un Zvirgzdē, kas daļēji izskaidrojams ar to, ka Kalsnavā un Zvirgzdē izmēģinājumi tika iekārtoti svaigos izcirtumos un tie cieta no priežu smecernieka bojājumiem. Kokiem šajās eksperimenta vietās novēroti sala bojājumi, kā arī tie intensīvāk inficējušies ar skujbiri un sakņu trupi. Lielākais koku izkritums novērots juvenīlā vecumā (līdz 6 gadiem). Visā periodā un visos trīs objektos labāk saglabājušās vietējās proveniences.

Vācijas proveniencēm Liepājā un Zvirgzdē, kur klimatiskie apstākļi ir mērenāki, koku saglabāšanās 21 gada vecumā ir tikai par 4% zemāka nekā vietējām proveniencēm, bet Kalsnavā – par 17% zemāka (4.7.att.).



4.7.attēls. Vācijas un Latvijas provenienču pēcnācēju saglabāšanās dažādās eksperimenta vietās Latvijā 6-21 gada vecumā.

Lai salīdzinoši novērtētu Vācijas un Latvijas provenienču krāju uz platības vienību, katrā eksperimenta vietā atsevišķi atlasīto koku (katrai proveniencī 3 augstākie koki no katra atkārtojuma) vidējais stumbra tilpums reizināts ar saglabājušos koku īpatsvaru. Konstatēts, ka Kalsnavā Vācijas provenienču nosacītā krāja ir tikai 61% no Latvijas provenienču rādītāja, Zvirgzdē – 91%, bet Liepājā Vācijas provenienču krāja par 3% pārsniedz vietējo provenienču krāju. Rezultāti apliecina, ka Latvijā konstatējamajām it kā nelielajām klimatiskajām atšķirībām dažādos valsts reģionos ir nozīmīga ietekme uz koku augšanu un ievestās (Vācijas) priežu proveniencī būtiski labāk aug klimatā, kas it tuvākais to izcelsmes vietas klimatam.

Izmantotā literatūra

- Bernier P.Y., Lamhamedi M.S., Simpson D. (1995). Shoot: Root ratio is of limited use in evaluating the quality of container conifer stock. *Tree Planter's Notes*, 46 (3), 102–106.
- Beven K., Germann P. (1982). Macropores and water flow in soils. *Water Resources Research*, 18 (5), 1311–1325.
- Brautigam K., Vining K.J., Lafon-Placette C., Fossdal C.G., Mirouze M., Marcos J.G., Fluch S., Fraga M.F., Guevara M.A., Abarca D., Johnsen Ø., Maury S., Strauss S.H., Campbell M.M., Rohde A., Diaz-Sala C., Cervera M.T. (2013). Epigenetic regulation of adaptive responses of forest tree species to the environment. *Ecology and Evolution*, 3, 399-415.
- Bright R.M., Antón-Fernández C., Astrup R., Cherubini F., Kvalevåg M., Strømman A.H. (2014). Climate change implications of shifting forest management strategy in a boreal forest ecosystem of Norway. *Global Change Biology*, 20, 607–621.
- Burton L.D. (2011). *Introduction to forestry science*, 3rd ed. Clifton Park. Delmar, 544 p.
- Dæhlen A.G., Johnsen Ø., Kohmann K. (1995). Høstfrosterdighet hos unge granplanter fra norske provenienser og frøplantasjer. Rapport fra Skogforsk 1/95, 24 p.
- Dinger E.J., Rose R. (2009). Integration of soil moisture, xylem water potential, and fall–spring herbicide treatments to achieve the maximum growth response in newly planted Douglas-fir seedlings. *Canadian Journal of Forest Research*, 39 (7), 1401–1414.
- Ditmarová L., Kurjak D., Palmroth S., Kmet J., Střelcová, K. (2009). Physiological responses of Norway spruce (*Picea abies*) seedlings to drought stress. *Tree Physiology*, 30 (2), 205–213.
- Draveniece A. (2007). Oceanic and continental air masses over Latvia. *Latvijas Veģetācija*, 14, 1.–135. lpp.
- Grossnickle S.C., Blake T.J. (1987). Water relation patterns of bare-root and container jack pine and black spruce seedlings planted on boreal cut-over sites. *New Forests*, 1 (2), 101–116.
- Haase D.L., Rose R. (1993). Soil moisture stress induces transplant shock in stored and unstored 2+ 0 Douglas-fir seedlings of varying root volumes. *Forest Science*, 39 (2), 275–294.

- Hall S.M., Milburn J.A. (1972). Phloem transport in *Ricinus*: Its dependence on the water balance of the tissues. *Planta*, 109 (1), 1-10.
- Hickler T., Vohland K., Feehan J., Miller P.A., Smith B., Costa L., Giesecke T., Fronzek S., Carter T.R, Cramer W., Kühn I., Sykes M. T. (2012). Projecting the future distribution of European potential natural vegetation zones with a generalized, tree species-based dynamic vegetation model. *Global Ecology and Biogeography*, 21 (1), 50-63.
- IPCC. 2013. *Climate Change 2013: The Physical Science Basis*
- Jansons Ā., Matisons R., Baumanis I., Puriņa L. (2013). Effect of climatic factors on height increment of Scots pine in experimental plantation in Kalsnava, Latvia. *Forest Ecology and Management*, 306, 185–191.
- Johnsen Ø. (2009). Norway spruce adapts to climate change faster than expected! [skatīts 2015.gada 2.jūnijā]. Pieejams: http://www.nordgen.org/ngdoc/forest/Konferanser/2009_Johnsen.pdf
- Johnsen Ø., Kvaalen H., Yakovlev I., Dæhlen A.G., Fossdal C.G., Skrøppa T. (2007). An epigenetic memory from time of embryo development affects climatic adaptation in Norway spruce. The 8th international plant cold hardiness seminar, Saskatchewan, Canada, 3-9 August 2007, abstarct.
- Johnsen Ø., Østreg G. (1994). Effects of plus tree selection and seed orchard environment on progenies of *Picea abies*. *Canadian Journal of Forest Research*, 24, 32–38.
- Jyske T., Hölttä T., Mäkinen H., Nöjd P., Lumme I., Spiecker H. (2009). The effect of artificially induced drought on radial increment and wood properties of Norway spruce. *Tree Physiology*, 30 (1), 103–115.
- Klavins M., Rodinov V. (2010). Influence of large-scale atmospheric circulation on climate in Latvia. *Boreal Environment Research*, 15, 533–543.
- Kohmann K., Johnsen Ø. (1994). The timing of bud set in seedlings of *Picea abies* from seed crops of a cool versus a warm spring and summer. *Silvae Genetica* 43, 5/6, 329–333.
- Kvaalen H., Johnsen Ø. (2008). Timing of bud set in *Picea abies* is regulated by a memory of temperature during zygotic and somatic embryogenesis. *New Phytologist*, 177 (1), 49–59.
- Lambers H., Chapin III, F.S., Pons T.L. (2008). *Plant Physiological Ecology. Plant water relations*. Springer, New York, 163223.

- Latva-Karjanmaa T., Suvanto L., Leinonen K., Rita H. (2003). Emergence and survival of *Populus tremula* seedlings under varying moisture conditions. *Canadian Journal of Forest Research*, 33 (11), 2081–2088.
- Maass D.I., Colgan A.N., Cochran N.L., Haag C.L., Hatch J.A. (1989). Field performance of five species in four different containers in Maine. *Northern Journal of Applied Forestry*, 6 (4), 183–185.
- Maiorano L., Cheddadi R., Zimmermann N.E., Pellissier L., Petitpierre B., Pottier J., Laborde H., Hurdu B.I., Pearman P.B., Psomas A., Singarayer J.S., Broennimann O., Vittoz P., Dubuis A., Edwards M.E., Binney H.A., Guisan A. (2013). Building the niche through time: using 13,000 years of data to predict the effects of climate change on three tree species in Europe. *Global Ecology and Biogeography*, 22, 302–317.
- Mäkinen H., Nöjd P., Saranpää P. (2003). Seasonal changes in stem radius and production of new tracheids in Norway spruce. *Tree Physiology*, 23 (14), 959–968.
- Matisons R., Elferts D., Brūmelis G. (2012). Changes in climatic signals of English oak tree-ring width and cross-section area of earlywood vessels in Latvia during the period 1900–2009. *Forest Ecology and Management*, 279, 34–44.
- Monteith J.L. (1965). Evaporation and environment. *Symposia of the Society for Experimental Biology*, 19, 205–234.
- Nicotra A.B., Atkin O.K., Bonser, S.P., Davidson A.M., Finnegan E.J., Mathesius U., Poot P., Purugganan M.D., Richards C.L., Valladares F., van Kleunen M. (2010). Plant phenotypic plasticity in a changing climate. *Trends Plant Science*, 15, 684–692.
- Ohlemüller R., Gritti E.S., Sykes M.T., Thomas C.D. (2006). Towards European climate risk surfaces: the extent and distribution of analogous and non-analogous climates 1931–2100. *Global Ecology and Biogeography*, 15 (4), 395–405.
- Pallardy S.G. (2008). *Physiology of Woody Plants (Third Edition)*. Academic Press, San Diego, 454 pp.
- Palmer W.C. (1965). *Meteorological drought*. U.S. Department of Commerce, Weather Bureau, Washington DC, 58 pp.
- Parr J.F., Bertrand A.R. (1960). Water infiltration into soils. *Advances in Agronomy*, 12, 311–363.
- Possen B.J.H.M., Oksanen E., Rousi M., Ruhanen H., Ahonen V., Tervahauta A., Heinonen J., Heiskanen J., Kärenlampi S., Vapaavuori E. (2011). Adaptability of birch (*Betula pendula* Roth) and aspen (*Populus tremula* L.) genotypes to

- different soil moisture conditions. *Forest Ecology and Management*, 262, 1387 – 1399.
- Puhe J. (2003). Growth and development of the root system of Norway spruce (*Picea abies*) in forest stands—a review. *Forest Ecology and Management*, 175 (1), 253–273.
- Reich P.B., Oleksyn J. (2008). Climate warming will reduce growth and survival of Scots pine except in the far north. *Ecology Letters*, 11, 588–597.
- Ritchie J.T. (1981). Soil water availability. *Plant and Soil*, 58 (1), 327–338.
- Rolando C.A., Little K.M. (2008). Measuring water stress in *Eucalyptus grandis* Hill ex Maiden seedlings planted into pots. *South African Journal of Botany*, 74, 133–138.
- Schmidting R.C., Hipkins V. (2004). The after-effects of reproductive environment in shortleaf pine. *Forestry*, 77, 287–295.
- Skrøppa T., Kohmann K., Johnsen Ø., Steffenrem A., Edvardsen Ø.M. (2007). Field performance and early test results of offspring from two Norway spruce seed orchards containing clones transferred to warmer climates. *Canadian Journal of Forest Research*, 37, 515–522.
- Skrøppa T., Tollefsrud M.M., Sperisen C., Johnsen Ø. (2010). Rapid change in adaptive performance from one generation to the next in *Picea abies* – Central European trees in a Nordic environment. *Tree Genetics & Genomes*, 6, 93–99.
- Steffenrem A., Kvaalen H. (2012). Epigenetics in the forest – practical observations and considerations. Special issue of scientific proceedings *Mežzinātne*, 25 „Abstracts of international conferences organised by LSFRI Silava in cooperation with Nordic Forest Research Co-operation Committee (SNS) and International Union of Forest Research Organisations (IUFRO), p.159.
- Thomas D.S. (2009). Survival and growth of drought hardened *Eucalyptus pilularis* Sm. seedlings and vegetative cuttings. *New Forests*, 38, 245–259.
- Vandegheuchte M.B., Janssen C.R. (2011). Epigenetics and its implications for ecotoxicology. *Ecotoxicology*, 20, 607–624.
- Vegis A. (1964). Dormancy in higher plants. *Annual Review of Plant Physiology*, 15, 185–224.
- Xu Z., Zhou G., Shimizu H. (2010). Plant responses to drought and rewatering. *Plant Signaling & Behavior*, 5 (6), 649–654.
- Yakovlev I., Fossdal C.G., Skrøppa T., Olsen J.E., Jahren A.H., Johnsen Ø. (2012). An adaptive epigenetic memory in conifers with important implications for seed production. *Seed Science Research*, 22 (2), 63-76.

Yakovlev I., Lee Y.K., Rotter B., Skrøppa T., Olsen J.E., Johnsen Ø. (2011). Molecular dissection of an adaptive epigenetic memory mechanism in Norway spruce. IUFRO Tree biotechnological conference 2011: From genomes to integration and delivery, June 26 –July 2, 2011, Bahia, Brazil, Meeting Abstracts, 38–39.