



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 maijs

## Novērtējums par potenciālo dabisko sugu sastāvu prognozēto klimata izmaiņu kontekstā, ņemot vērā sugu migrācijas ātrumu

### KOPSAVILKUMS

Vērtējot izplatības areālu prognozes atsevišķām sugām, konstatēts, ka turpmākajās desmitgadēs klimats Latvijā un Baltijā varētu kļūt vēl piemērotāks dižskābardim, tomēr tā izplatību austrumu virzienā ierobežo kontinentalitāte un zemas temperatūras ziemā, kas limitē sējeņu izdzīvošanu. Austrijas ozols *Quercus cerris*, kura izplatības ziemeļu robeža pašlaik ir Lielbritānija, un pēdējās desmitgadēs sasniedz Vācijas ziemeļus un Poliju, ir komerciāli nozīmīga un ātraudzīga suga ar īsu rotācijas periodu, un potenciāli tas varētu būt piemērots audzēšanai Latvijā. Līdzīgi secinājumi izdarāmi par *Quercus rubra*, kas, atšķirībā no iepriekš aprakstītajām, ir Ziemeļamerikas koku suga, Eiropā ieviesusies tikai cilvēka darbības rezultātā. Modeļi liecina, ka vides apstākļi kļūs piemērotāki arī tādu vietējo koku sugu kā *Acer platanoides* un *Tilia cordata* augšanai.

Dižskābarža augšana un dabiskā atjaunošanās stādītajās audzēs un to tuvumā Latvijā ir sekmīga, paaugas koki ir ļoti ēncietīgi un esošajos apstākļos ir spējīgi konkurēt ar citām sugām. Dižskābarža audžu krāja vairākumā gadījumu pārsniedz egles un bērza audžu krāju līdzīgā vecumā un meža tipā, neatpaliekot no tā augšanas rādītājiem izplatības areāla centrālajā daļā. Īpaši tas sakāms par mežaudzēm otrajā paaudzē, kuru krāja pārsniedz pat par 30-50 gadiem vecāku pirmās paaudzes audžu krāju. Otrās paaudzes koku augstāko ražību, iespējams, ietekmē vairāku faktoru kombinācija, tai skaitā dabiskā izlase, pielāgojoties Latvijas klimatiskajiem apstākļiem (līdzīgi kā konstatēts pētījumos par Klinškalnu priedi). Iegūtie rezultāti liecina, ka lapegles augšanu ietekmē iepriekšējā gada vasaras beigu temperatūra, turklāt korelācija ir negatīva. Šādā gadījumā, klimatam kļūstot siltākam, lapegles augšana var tikt apgrūtināta.

Fenotipiskajai plasticitātei (spējai pielāgoties vides apstākļu izmaiņām, mainot fenotipu) ir nozīmīga loma visas sugas evolūcijā un tā tiek ģenētiski kontrolēta: individuālie pielāgojumi var tikt nodoti pēcnācējiem. Tātad ir iespējams selekcionēt augus ar augstāku fenotipisko plasticitāti, lai tiem būtu labāka noturība mainīgos vides apstākļos. Tas ir būtiski arī meža koku sugām, ņemot vērā samērā plašo klimata izmaiņu prognožu atšķirību un nenoteiktību

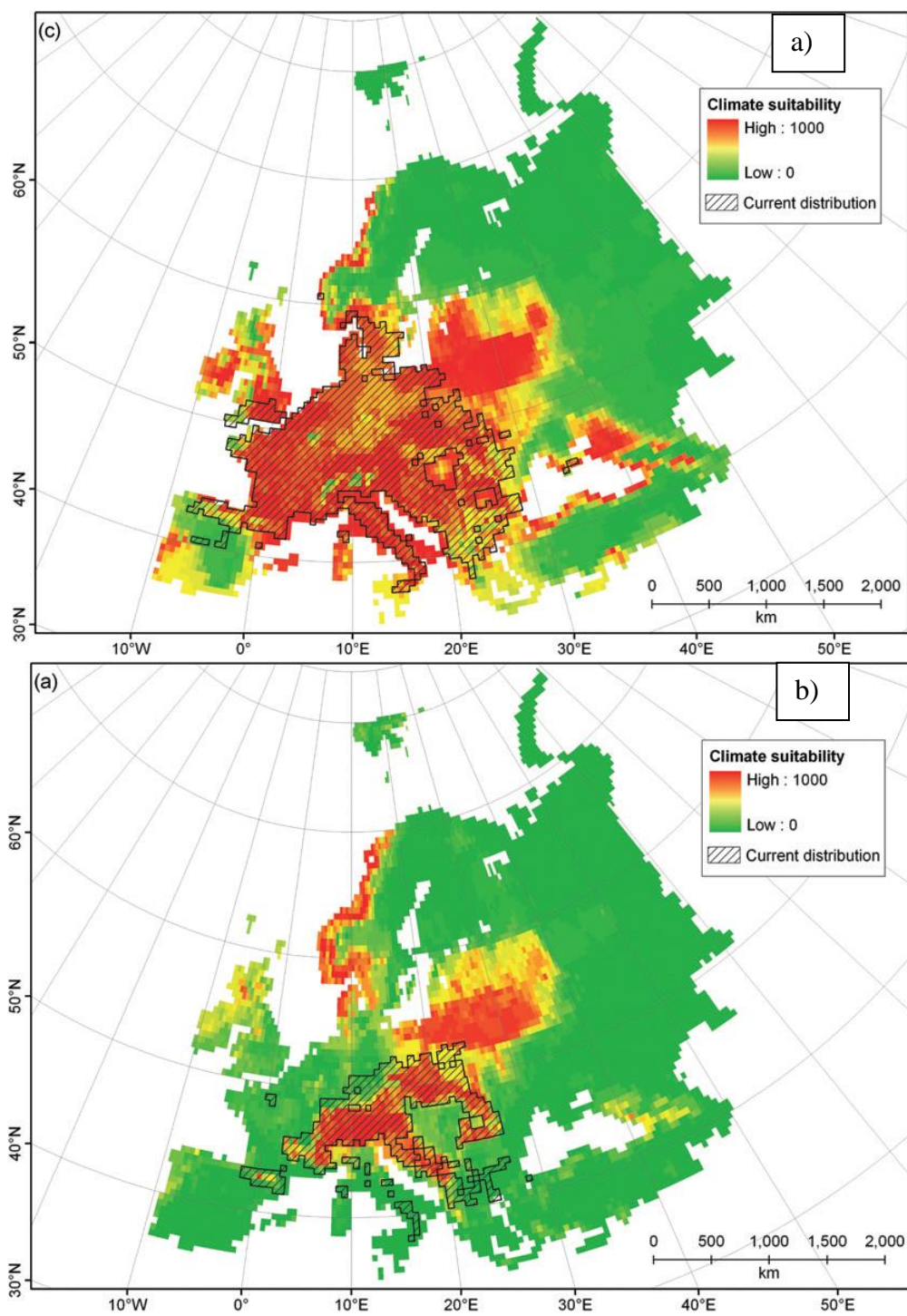
### SATURS

1. Meža koku sugu migrācija un dispersija.....	3
2. Introducēto koku sugu dabiskā atjaunošanās un augšana .....	14
3. Fenotipiskā plastiskuma nozīme meža koku adaptācijā .....	30
Izmantotie informācijas avoti.....	42

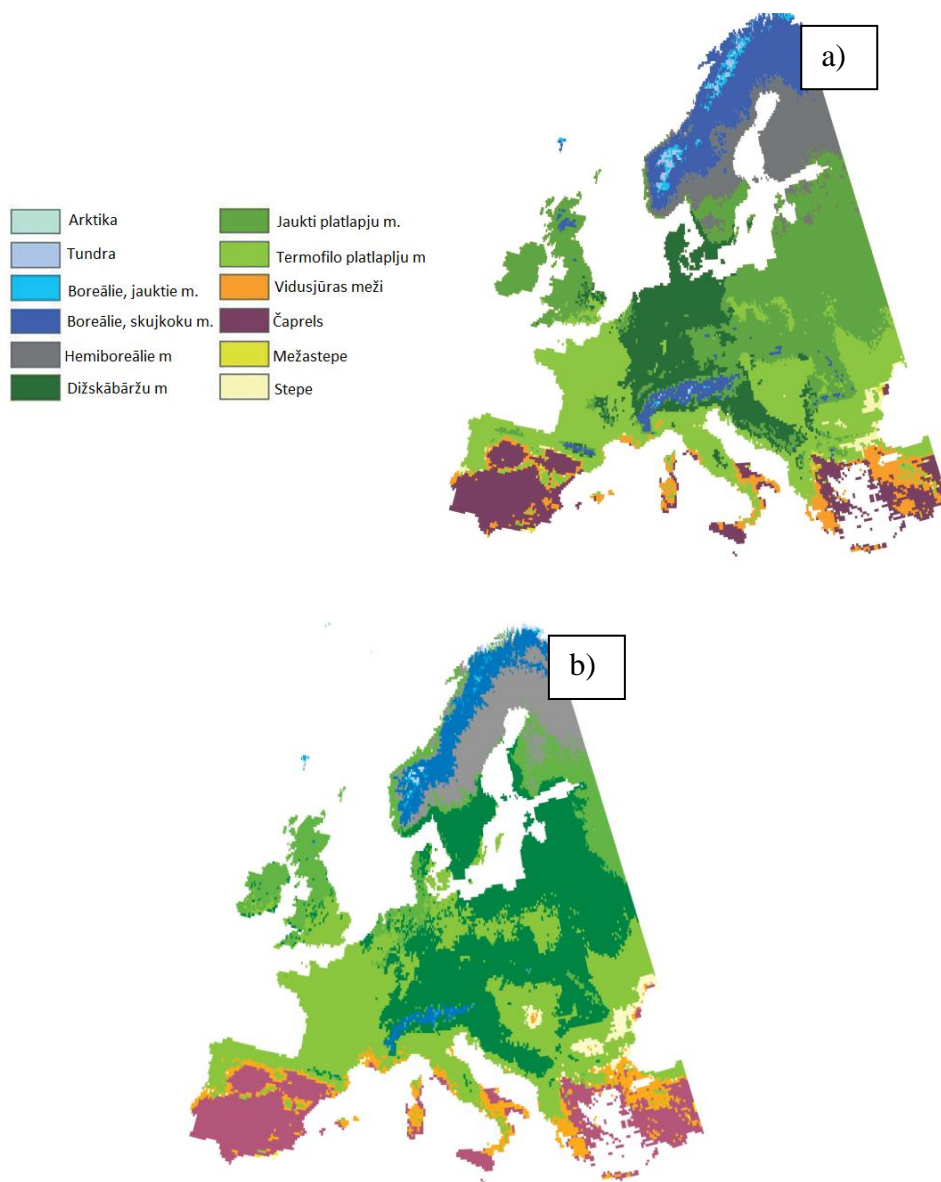
## 1. Meža koku sugu migrācija un dispersija

Mainoties vides apstākļiem, piemēram, klimatam, novērojamas sugu areālu izmaiņas: samazināšanās, palielināšanās vai pārbīde, kad sugas ir spiestas migrēt, lai saglabātu savu ekoloģisko nišu (Corlett, Westcott, 2013; Maiorano et al., 2013; Svenning, Sandel, 2013; Sykes et al., 1996). Lai prognozētu mežu izmaiņas klimata pārmaiņu dēļ, Eiropā ir izveidoti daudzi modeļi (Cheaib et al., 2012; Hanewinkel et al., 2012; Hickler et al., 2012; Lindner et al., 2010; Maiorano et al., 2013), un vairums no tiem paredz, ka tuvāko 60 gadu laikā nemorālo sugu izplatības areāli paplašināsies uz ziemeļiem (1.1.att., 1.2.att.), izspiežot ziemeļu sugas (piemēram, parasto priedi) (Reich, Oleksyn, 2008).

Tādējādi tuvākajās desmitgadēs būs iespējams vērot dabisku sugu kompleksa nomaiņu. Eiropas dienvidu daļā izplatīsies Vidusjūras reģionam raksturīga veģetācija un koku sugas (Cheaib et al., 2012). Šie pieņēmumi ir balstīti uz klimata izmaiņu scenārijiem, kas paredz paaugstinātu temperatūru Eiropas ziemeļos un ilgstošākus sausuma periodus Eiropas centrālajā un dienvidu daļā, (IPCC 2007). Iepriekš minētajos modeļos izmantota ekoloģisko nišu (bioclimatic envelope) pieeja, kas parāda, kāda būs sugas augšanai piemēroto klimatisko faktoru kopu izplatība, balstoties uz pašreizējiem dabiskajiem limitējošajiem faktoriem (Pearson, Dawson, 2003). Tomēr sugu nomaiņai pastāv bioloģiskais (Huntley et al., 2010) un arī saimnieciskais aspekts, kas var kavēt vai arī sekmēt kādas sugas areāla maiņu atkarībā no sugu bioloģiskās un sociālekonomiskās vērtības (Hanewinkel et al., 2012). Sugas ārpus to areāla spēj pastāvēt, bet parasti nespēj vairoties un izplatīties (Cox, Moore, 2010). Mežu sastāva izmaiņas var nenotikt tik strauji, kā to pieļautu klimata izmaiņas, jo esošajai veģetācijai ir pielāgošanās spējas, kas var darboties kā „buferis”, nodrošinot to izdzīvošanu un kavējot jaunu sugu ienākšanu (Lenoir et al., 2013). Īpaši tas attiecas uz koku sugām ar garu dzīves ciklu. Bieži, lai suga ienāktu „jaunā” teritorijā, ir nepieciešams traucējums (Petit et al., 2004), tomēr par šādu traucējumu uzskata arī klimata pārmaiņas (Kullman, 2008; Lindner et al., 2010; Sykes, 2001). Vides apstākļu izmaiņu ātrums ir variabls, kā rezultātā sugas izplatīšanās ātrums var būt svarīgs sugas saglabāšanai (suga ar zemu izplatīšanās ātrumu var sastapties ar paaugstinātu konkurenci un pakāpeniski izzust) (Corlett, Westcott, 2013; Howe, Smallwood, 1982; Meier et al., 2012; Svenning, Sandel, 2013). Tomēr klimats var ietekmēt (palielināt) sugas izplatīšanās ātrumu (Meier et al., 2012). Tiek uzskatīts, ka sugas izplatīšanās spēja (ātrums un attālums paaudzes laikā) ir viens no faktoriem, kas nosaka dabisko augu sabiedrību (audžu) sastāvu un struktūru (Levin et al., 2003), tādējādi ietekmējot ainavu vai pat ekosistēmu.



1.1.attēls. *Fagus sylvatica* (a) un *Abies alba* (b) augšanai piemēroto klimatisko apstākļu prognoze uz 21. gs. beigām (no Maiorano et al., 2013).



Modelēšanā izmantots dinamiskais veģetācijas modelis, izmantojot HadCM3 klimata scenāriju (IPCC 2007). Attēlā uzskatāmi parādīts, ka vides faktori kļūs labvēlīgi lapu koku sugām.

1.2. attēls. Veģetācijas zonu izplatības prognozes Eiropai 21. (a) un 22. gadsimta (b) beigās (no Hickler et al., 2012).

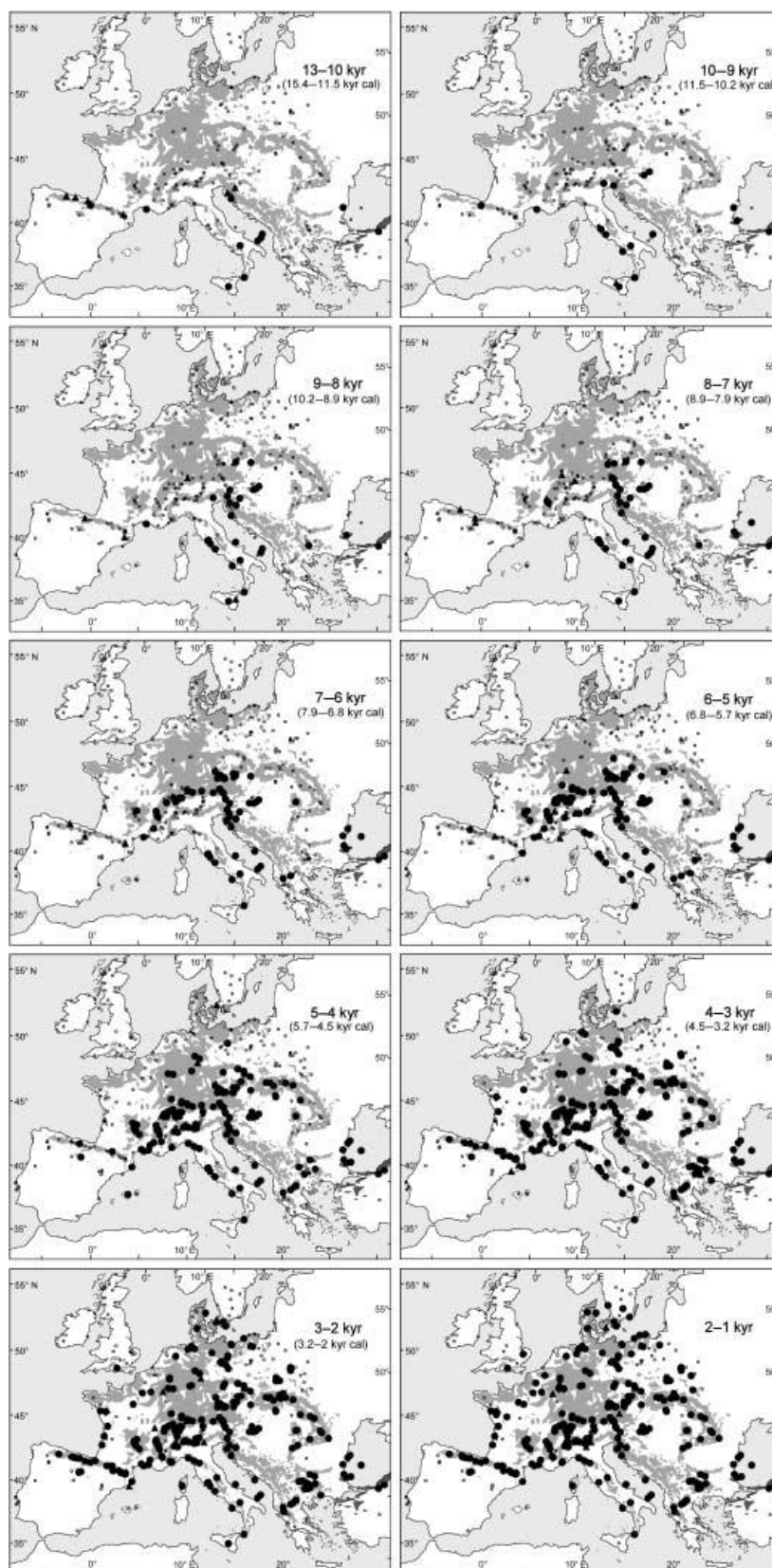
Sugas izplatīšanās spēja savukārt ir atkarīga no vairākiem faktoriem. Viens no nozīmīgākajiem ir sēkļu īpašības, kas atšķiras starp dažādām sugām (Ennos, 1994). Augiem ar mazām sēklām, kuras izplata vējš, raksturīga augsta izplatīšanās spēja (attālums), turpretim, sugas ar smagām sēklām, ko pārvieta dzīvnieki vai ūdeņi, izplatās relatīvi lēni (nelielos attālos) (Howe, Smallwood, 1982). Piemēram, pētījumi liecina, ka sugas, kuru sēklas izplata vējš, jau pēc dažiem gadiem sāka kolonizēt Sv. Helēnas kalnu, kur pilnīgi visa veģetācija bija iznīcināta vulkāna izvirduma laikā (Dale, 1989). Nokļūstot augšupejošajās (siltajās) gaisa masās, vieglās *Populus* un *Salix* ģinšu sugu sēklas var izplatīties pat simtiem kilometru attālumā; pat *Ulmus* un *Acer* ģinšu sugu sēklas šādā veidā var

pārvietoties vairākus kilometrus (Horn et al., 2001). Ņemot vērā meža koku sugām raksturīgo lielo kopējo producēto sēklu skaitu, minētais mehānisms nodrošina augstu varbūtību, ka arī sugas ar smagākām sēklām spēs migrēt ievērojamā attālumā (Clark, 1998; Petit et al., 2004). Lielais sēklu skaits nodrošina, ka dažas no tām pārvarēs ievērojamus attālumus arī „nestandarta” veidā, piemēram, sēklas, kuras izplata skudras, var tikt izplatītas lielā attālumā, ja tās apēd putns (Higgins et al., 2003). Ziņu un riekstu izplatīšanā arī lielos attālumos būtiska loma ir sīļiem (den Ouden et al., 2005; Johnson, Adkisson, 1985). Tomēr izplatīšanās vektors (aģents) nav strikti lietojams kā kritērijs sugas izplatības ātruma novērtējumam (Wilson et al., 2009), jo parasti sēklas tiek izplatītas, līdzdarbojoties vairākiem faktoriem (Levin et al., 2003; Nathan et al., 2008). Vēsturiski sugu izplatības ceļi ir bijuši cieši saistīti ar cilvēka izplatības (migrāciju) ceļiem, norādot uz cilvēka ietekmi un saistību ar sugu izplatīšanos (Lindbladh et al., 2000; Magri, 2008). Cilvēka darbībai mūsdienās ir pieaugoša loma sugu (kokaugu) izplatīšanā, un tā uzskatāma par neatņemamu (koku) izplatīšanās sastāvdaļu, it īpaši sugām ar lēnu izplatīšanās ātrumu (Petit et al., 2004; Wilson et al., 2009). Papildus koku sugu izplatīšanās spēju ietekmē tādi faktori kā laika periods, kurā sēklas saglabā dīgtspēju (Nathan et al., 2008; Petit et al., 2004), un vecums, kurā koks sāk ražot sēklas, respektīvi, kad jaunais indivīds sāk kalpot par sēklu (diasporu) avotu sugas turpmākai izplatībai (Howe, Smallwood, 1982).

Sēklu izplatīšanās ātrums atzīmējams arī kā gēnu plūsmas sastāvdaļa (lai gan daudz lēnāka nekā ar putekšņiem), kas nodrošina sugas ekoloģisko plastiskumu un spēju pielāgoties mainīgai videi, it īpaši areāla robežu tuvumā (Kremer et al., 2012). Šajā aspektā, lai uzlabotu mežaudžu ražību, ir veikti dažādi introdukcijas un provenienču eksperimenti (Burton, 2011). Tomēr jāņem vērā, ka introducētās sugas, kam piemīt augsta izplatīšanās spēja un daudzveidīgs genoms, var kļūt invazīvas un apdraudēt vietējo sugu vitalitāti vai pastāvēšanu (Despain, 2001), turklāt introducēto un vietējo sugu konkurence pastiprināstraucējumu (klimata izmaiņu) dēļ (Sykes, 2001). Šāda situācija ir novērojama Ziemeļamerikā, kur parastā kļava (*Acer platanoides*) plaši izplatās un izkonkurē vietējās kļavu sugas, radot ekonomiskus zaudējumus un samazinot bioloģisko daudzveidību (Martin, 1999). Tomēr pagaidām skujkoki nav uzskatāmi par invazīviem Eiropas ziemeļos (t.sk. Latvijā) (dati no NOBANIS, <http://www.nobanis.org>). Klimata izmaiņu kontekstā būtiski izvērtēt, kur vietējām koku sugām apstākļi kļūst mazāk piemēroti un to vitalitātes zudums ir dabisks process, kas saistīts ar areāla maiņu; citu sugu izmantošana meža atjaunošanā šādos apstākļos būtu attaisnojama ne tikai no ekonomiskā viedokļa.

Lai samazinātu iespējamo klimata pārmaiņu ietekmi uz mežsaimniecību, kā arī palielinātu mežu bioloģisko vērtību, Centrālajā un Rietumeiropā arvien biežāk tiek izmantota platlapju (dižskābarža vai ozola) paaugas izveidošana saimnieciskos mežos (Zerbe, 2002). Šāda prakse ir piemērota Centrāleiropai, kur vēsturiski notikusi dižskābaržu un skujkoku (*Abies* sp.) cikliska attīstība, kas saistīta ar cilvēka ietekmi (ganīšanu un medību saimniecību) (Vrška et al., 2009). Dižskābardis labi sadzīvo ar egli un spēj atjaunoties zem tās (Bradshaw, Lindbladh, 2005; Götmark et al., 2005b; Nagel et al., 2006). Dižskābarža sējeņiem zem skujkokiem ir raksturīgs grupveida izvietojums, kas galvenokārt saistīts ar izplatīšanās vektoru darbību, nevis mikroklimatiskajiem apstākļiem (Kunstler et al., 2004).

Dižskābarža ziemeļu izplatības robeža joprojām ir zinātnisku diskusiju tēma, tomēr klimata izmaiņu rezultātā dižskābardis varētu dabiski sasniegt Latviju (Bolte et al., 2007). Daži autori uzskata, ka dižskābardis turpina atgūt un paplašināt kādreizējo izplatību (1.3.att.) (Giesecke et al., 2007; Magri, 2008).



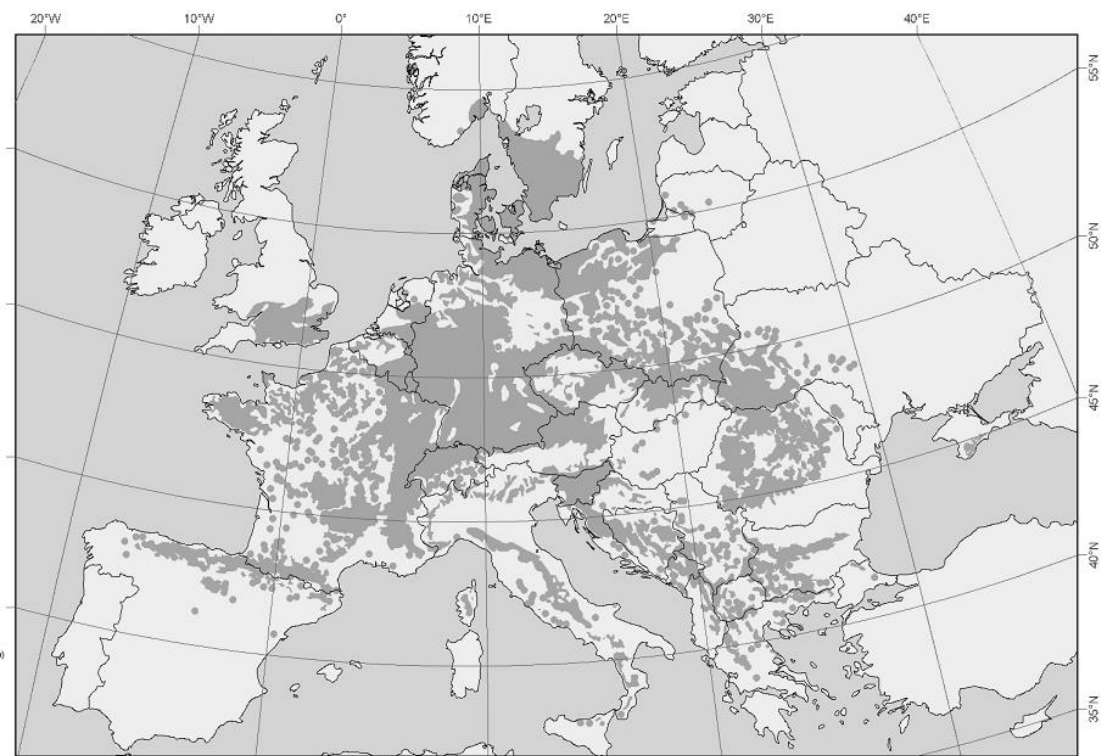
Pelēkais iekrāsojums norāda mūsdienu izplatību, melnie punkti norāda atradnes, kurās putekšņu īpatsvars > 2%  
 1.3.attēls. Dižskābarža izplatības vēsturiskās izmaiņas pēc ledus laikmeta (pēc Magri, 2008).

Pēdējo 2000 gadu laikā dižskābardis Zviedrijas dienvidos (izplatības areāla ziemeļu daļā) ir ieņēmis arvien plašākas teritorijas (Magri, 2008) un daudzviet pakāpeniski izkonkurējis ozolu (Niklasson et al., 2002); pēdējās desmitgadēs dižskābarža atjaunošanās ir intensificējusies (Götmark et al., 2005b). Dižskābarža ražas gadi, kas ir nozīmīgi dabiskajai atjaunošanai, paaugstinoties jūlija un septembra temperatūrai, Zviedrijā ir kļuvuši biežāki (Övergaard et al., 2007), liecinot par pieaugošu dižskābarža izplatīšanās potenciālu (Nilsson, Wästljung, 1987). Dabiskā dižskābarža izplatīšanās ir lēna (Götmark et al., 2005b), tā vēsturisko izplatību lielā mērā ir ietekmējusi cilvēka darbība (Bolte et al., 2007), tādēļ precīzu izplatīšanās (areāla izmaiņu) ātrumu ir grūti raksturot. Piemēram, no stādījumiem Latvijā – Šķēdē - dižskābardis izplatās blakus teritorijās ar ātrumu ap 4 m gadā, tomēr šis novērtējums ir stipri aptuvenš (Sabule L., 2009). Vēsturiskais izplatīšanās ātrums Eiropā ir bijis variabls (Magri, 2008) un svārstījies no 250 līdz 560 m gadā atkarībā no limitējošo faktoru kompleksa (mazākais ātrums bijis klimata limitētajā areāla ziemeļaustrumu daļā) (Saltre et al., 2013). Introducētajiem kokaugiem raksturīga atjaunošanās un izplatīšanās aizture (pat līdz 170 gadiem) pēc iestādīšanas (Petit et al., 2004), kas varētu izskaidrot lēno izplatīšanos Šķēdē.

Dižskābarža sēklas ir smagas un nav piemērotas izplatībai ar vēju. Dabisko dižskābarža izplatīšanos sekmē grauzēji un putni, kā arī sēklas var izplatīties ar ūdeņiem (den Ouden et al., 2005; Götmark et al., 2005b; Nilsson, Wästljung, 1987; Rackham, 2003). Gravitācijas ietekmē sēklas spēj izplatīties vien līdz 20 m attālumā no vainaga robežas (Oddou-Muratorio et al., 2010; Sagnard et al., 2007). Grauzēji izplata sēklas nedaudz lielākos attālumos: no dažiem desmitiem līdz dažiem simtiem metru (Jensen, 1985). Putni (sīļi) var izplatīt dižskābardis lielākos attālumos – līdz 4 km (Johnson, Adkisson, 1985). Liela ietekme uz izplatīšanos (iesēšanos un sekmīgu attīstību) ir riekstu ražas biežumam un intensitātei: lielas ražas gadījumā vairāk sēklu netiek apēstas un veido dīgļstus (Jensen, 1985; Nilsson, Wästljung, 1987). Citu koku sēklu ražas intensitāte var ietekmēt dižskābarža izplatīšanos, ietekmējot barības izvēli putniem, piemēram, ja vienlaicīgi ir ozolu un dižskābaržu sēklu ražas gads, sīlis var izvēlēties baroties ar ozolzīlēm (Johnson, Adkisson, 1985).

Pašlaik tiek uzskatīts, ka dižskābarža dabiskās izplatības areāla ziemeļu robeža ir Zviedrijas dienvidu daļa (1.4.att.), lai gan atsevišķi stādījumi sastopami Baltijas valstīs (Bolte et al., 2007). Zviedrijā dižskābardis gandrīz sasniedz 60. ziemeļu paralēli, kas pārsniedz Latvijas lielāko ģeogrāfisko platumu. Tomēr klimats Zviedrijas dienvidos ir mērenāks (gada vidējā temperatūra ir ap 7 °C, janvāra vidējā temperatūra ap -2 °C un jūlija vidējā temperatūra ap 16 °C, nokrišņi 600–1000 mm gadā, (Drobyshev et al., 2008), un okeāniskāks, ar salīdzinoši zemu ikgadējo temperatūras amplitūdu (Huntley, Prentice, 1993; van der Schrier et al., 2006), kāds ir uzskatāms par labvēlīgu dižskābarža augšanai (Bolte et al., 2007). Okeāniska un mērena klimata dēļ Zviedrijas dienvidos dabiski veidojas nemorālā tipa (platlapju) meži (Ellenberg, 1988; Sjors, 1963). Latvijā vidējā temperatūra janvārī ir no -3 līdz -7 °C un jūlijā no 16 līdz 17,5 °C, attiecīgi, jūras piekrastē un austrumu reģionā (LEGMC) tātad Latvijas teritorija daļēji atbilst norādītajām dižskābarža temperatūras prasībām (vidējā temperatūra no -1 līdz -4 °C janvārī un ap 18 °C jūlijā) (Huntley et al., 1989).



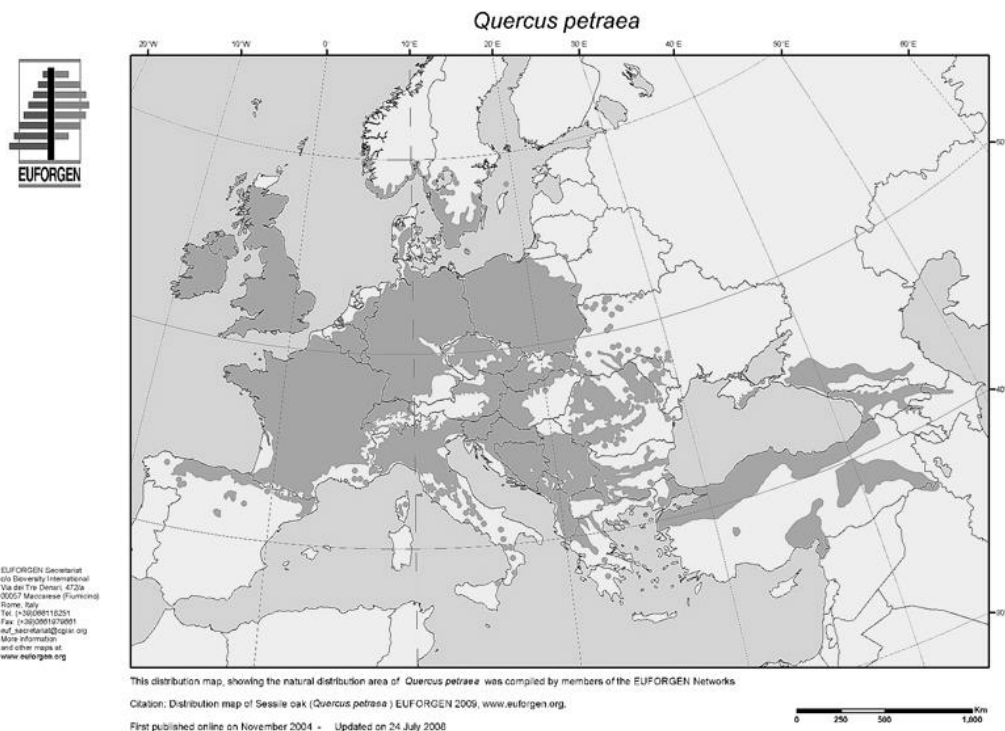


1.4.attēls. Pašreizējā dižskābarža izplatība Eiropā (pēc EUFORGEN 2009a).

Dižskābarža izplatīšanos ziemeļaustrumu virzienā galvenokārt ir noteicis klimats, nevis sēklu izplatīšanās (Saltre et al., 2013). Ir prognozēts, ka turpmākajās desmitgadēs klimats Latvijā un Baltijā varētu kļūt vēl piemērotāks dižskābardim (Maiorano et al., 2013). Tomēr, ņemot vērā dižskābarža augšanas gaitu (Dreimanis, 2005) un dabisku izplatīšanos (atjaunošanos) (Sabule L., 2009) stādījumā Šķēdē, var secināt, ka pašreizējie apstākļi Kurzemē ir dižskābarža augšanai labvēlīgi, ko gan arī varētu skaidrot ar dižskābarža pielāgošanās spējām (Kramer et al., 2010, Weber et al., 2013). Tādējādi var spriest, ka, klimatam paliekot siltākam (Lizuma et al., 2007) un ekstrēmi zemu temperatūru gadījumiem kļūstot retākiem (Avotniece et al., 2010), dižskābardim ir potenciāls iekļauties Latvijas florā un kļūt par saimnieciski nozīmīgu sugu nākotnē. Sagaidāms, ka nākamo divu gadsimtu laikā dižskābardis varētu kļūt par parastu sugu Latvijas (Baltijas) mežos (Hanewinkel et al., 2012). Lai gan dižskābarža ziemeļu robežu nelimitē kāds atsevišķs faktors, pastāv uzskats, ka nozīmīga loma ir ziemas temperatūrai (Bolte et al., 2007); Latvijā klimatiskajiem faktoriem nav strikti limitējoša ietekme uz augšanu (Sabule I., 2009). Ļoti iespējams, ka pašreizējās areāla ziemeļu robežas nosaka sugas izplatīšanās ātrums (Bolte et al., 2007; Götmark et al., 2005b). Dižskābarža izplatības austrumu robežu nosaka kontinentalitāte un zemas temperatūras ziemā (Babst et al., 2012; Bolte et al., 2007; Saltre et al., 2013); dižskābarža izplatīšanās varētu būt apgrūtināta Latvijas austrumu daļā, kur klimats ir kontinentālāks, ziemas aukstākas (Temņikova, 1975) un klimatiskie ekstrēmi izteiktāki (Avotniece et al., 2010). Lai gan suga ir jutīga pret sausumu (Dittmar et al., 2003), kas varētu kļūt par ietekmējošu faktoru Ziemeļeiropā nākotnē (IPCC 2007), tomēr dižskābardim piemīt augsts ekoloģiskais plastiskums (Bolte et al., 2007), ko nosaka ātras pielāgošanās spēja un ģenētiskā daudzveidība (Jump et al., 2006; Kramer et al., 2010). Tomēr sausuma ietekme uz augšanu potenciāli varētu būt izteiktāka Latvijas

austrumu reģionā, kā jau novērots parastajam ozolam (Matisons et al., 2012). Ziemas temperatūras potenciāli var limitēt sējeņu izdzīvošanu (Bolte et al., 2007).

Vēl viena lapu koku suga, kas varētu ienākt Latvijā, ir klinšu ozols *Quercus petraea*. Šī suga tiek uzskatīta par parastā ozola dvīņsugu (Scotti-Saintagne et al., 2004), kas nedaudz atšķiras ar ekoloģiju (Bréda et al., 1993; Sykes et al., 1996), bet kuras izplatības areāls ir centrālā un dienvidu Eiropa (1.5.att., EUFORGEN 2009b). Klimatiskās prasības klinšu ozolam ir ļoti līdzīgas kā dižskābardim: būtiski, lai ziemas aukstākā mēneša vidējā temperatūra būtu virs  $-3,5\text{ }^{\circ}\text{C}$  (Sykes et al., 1996), kas liek domāt, ka arī pašlaik suga varētu augt Latvijā. Šo faktu apliecina arī atsevišķi izplatības modeļi, kas parāda Latvijas rietumu daļu (Kurzemi) kā šīs sugas augšanai piemērotu jau mūsdienās un daudz plašāku sugas areālu tuvāko 80 gadu laikā (1.6.att.) (Thuiller, 2003).



1.5.attēls. Klinšu ozola (*Quercus petraea*) izplatība Eiropā (EUFORGEN 2009b).

Tomēr areālu robežu izmaiņa mainīgos vides apstākļos lēni augošām sugām ir problemātiska (Bolte et al., 2007). Ozola izplatīšanās spēja ir līdzīga kā dižskābardim (den Ouden et al., 2005; Götmark et al., 2005a; Nilsson, Wästljung, 1987; Rackham, 2003), bet ozolam nav vērojami tik izteikti sēklu ražas gadi (den Ouden et al., 2005). Ozolam, līdzīgi kā dižskābardim, novērojama atjaunošanās zem skujkokiem (Götmark et al., 2005b; Kunstler et al., 2004). Tomēr klinšu ozola izplatīšanās uz ziemeļiem un dabiska ienākšana Latvijā ir diskutabla, jo Zviedrijas dienvidos ozolu atjaunošanos būtiski ietekmē dzīvnieku izraisīti bojājumi (den Ouden et al., 2005; Götmark et al., 2005a) un limitē citu koku sugu konkurence (Niklasson et al., 2002).



Future distribution by GLM



Future distribution by GAM



Future distribution by CART



Future distribution by ANN

1.6.attēls. Klinšu ozola (*Quercus petraea*) prognozētā izplatība Ziemeļeiropā, balstoties uz dažādiem klimata izmaiņu scenārijiem (pēc Thuiller, 2003).

Ozolu suga, kas potenciāli varētu būt piemērota audzēšanai Latvijā, un kas Dienvidēiropā ir komerciāli nozīmīga un ātraudzīga suga ar īsu rotācijas periodu, ir Austrijas ozols *Quercus cerris* (Amorini et al., 1998). Tā izplatības ziemeļu robeža pašlaik sasniedz Vācijas ziemeļus un Lielbritāniju (1.7.att.). Pašlaik Polijā šī suga tiek uzskatīta par invazīvu (dati no NOBANIS), tādējādi liecinot par sugas augstu izplatīšanās potenciālu. Tomēr pašlaik *Q. cerris* Eiropā ir maz pētīts, un pieejama tikai fragmentāra informācija par tā ekoloģiskajām prasībām.



1.7.attēls. *Quercus cerris* izplatības areāls Eiropā  
(<http://luirig.altervista.org/flora/taxa/index1.php?scientific-name=quercus+cerris>).

Sarkanais ozols (*Quercus rubra*), kura izcelsme ir Ziemeļamerikā, ir piemērots Latvijas apstākļiem. Tā radiālais pieaugums jaunaudzēs vecumā var būt lielāks nekā parastajam ozolam (Dreimanis, Šulcs, 2006). Lai gan sarkanā ozola dabiskās izplatīšanās ātrums ir lielāks nekā parastajam ozolam (Riepšas, Straigyte, 2008), tas ir samērā mazs, salīdzinot ar sugām, kuras izplata vējš (Sork, 1984). Sarkanais ozols ir uzskatāms par invazīvu sugu Lietuvā (dati no NOBANIS, Riepšas, Straigyte 2008) un par potenciāli invazīvu sugu Latvijā (dati no NOBANIS), kas netieši norāda uz tā izplatīšanās ātruma pieaugumu.

Kļavai (*Acer platanoides*) un liepai (*Tilia cordata*), kuras Latvijā atrodas areāla izplatības ziemeļu daļā (Ellenberg, 1988), klimatam kļūstot siltākam (Lizuma et al., 2007), varētu palielināties īpatsvars mežaudzēs uz auglīgām augsnēm. Kļava Latvijā ir sastopama mistraudzēs auglīgos meža tipos un nogāžu mežos (Mauriņš, 2003). Pēdējo 30 gadu laikā ir novērota kļavas strauja izplatīšanās (Kullman, 2002; 2008; Martin, 1999; Modry et al., 2004) un bieža kļavas paaugas veidošanās dažādos meža tipos zem vaināgiem (Mauriņš, 2003), kā arī atvērumos (Bambe, 2009). Ņemot vērā, ka kļava ir samērā ēncietīga suga (Niinemets, 1998), tās pieaugošais īpatsvars paaugā varētu liecināt par kļavas augšanas un dabiskās atjaunošanās uzlabošanos, lai gan liela daļa no sējeņiem iet bojā briežu radīto bojājumu dēļ (Modry et al., 2004). Par potenciālu kļavas augšanas uzlabošanos liecina arī koksnes veidošanās saistības ar klimatiskajiem faktoriem. Latvijā nokrišņiem nav konstatēta būtiska ietekme uz kļavas augšanu, bet temperatūra augšanas periodā (vasaras vidus un beigas) pozitīvi ietekmē kļavas koksnes pieaugumu (Skuja, 2012), kas, ņemot vērā vidējo temperatūru paaugstināšanos, liecina par

iespējamu augšanas apstākļu uzlabošanos. Kļavas sēklas izplata vējš, kas nodrošina strauju sugas izplatīšanos (Mauriņš, Zvirgzds, 2006).

Liepai nav liela ekonomiskā nozīme, tā ir bieža satelītsuga auglīgākajos meža tipos (Priedītis, 1999), kur sastopama paaugā, jo ir ēncietīga juvenīlā vecumā (Mauriņš, Zvirgzds, 2006). Jaunākie pētījumi ir parādījuši, ka dabiski liepa aizstāj ozolu auglīgās augsnēs un var kļūt par valdaudzes sugu auglīgos meža tipos vēlās sukcesijas stadijās (Brūmelis et al., 2011; Ellenberg, 1988; Ikauniece et al., 2012). Ņemot vērā liepas un kļavas dabiskās atjaunošanās intensificēšanos un to izplatības paplašināšanos, šo koku sugu iekļaušana turpmākajos mežsaimniecības modeļos varētu būt perspektīvs jautājums mežaudžu struktūru daudzveidības palielināšanai.

Kopumā zinātniskās literatūras analīze liecina: lai prognozētu mežu izmaiņas klimata pārmaiņu ietekmē, Eiropā ir izstrādāts ievērojams skaits modeļu, kas izmanto ekoloģisko nišu (bioclimatic envelope) pieeju, t.i., parāda, kāda būs sugas augšanai piemēroto klimatisko faktoru kopas izplatība un līdz ar to arī vērtētās sugas izplatība, ņemot vērā tās areālu šobrīd limitējošos faktorus. Tomēr šīs pieejas kritiska analīze koku sugām (ar ilgu dzīves ciklu – tātad spēju pielāgoties vides apstākļu svārstībām – un plašu izplatības areālu) liecina, ka valdošo koku sugu sastāva nomaiņa, visticamāk, nenotiks tik strauji, kā prognozē modeļi. To nosaka gan sugas izplatības ātruma, gan dažādu citu faktoru (tai skaitā cilvēku saimnieciskās darbības) ietekme, piemēram, esošās veģetācijas pielāgošanās un pret-darbošanās (konkurence) jauno sugu ienākšanai (īpaši jutīgākajā koku dzīves cikla daļā – pirmajos augšanas gados), kā arī putekšņu nodrošinātā gēnu plūsma starp populācijām ar dažādiem adaptīviem pielāgojumiem. Būtiski vērtēt šo adaptīvo variāciju sugas ietvaros, nosakot provenienču reģionu iespējamās robežu izmaiņas, ko iespējams darīt, kompleksi analizējot vairākās valstīs esošu provenienču eksperimentu rezultātus.

Vērtējot izplatības areālu prognozes atsevišķām sugām, konstatēts, ka turpmākajās desmitgadēs klimats Latvijā un Baltijā varētu kļūt vēl piemērotāks dižskābardim, tomēr tā izplatību austrumu virzienā ierobežo kontinentalitāte un zemas temperatūras ziemā, kas limitē sējeņu izdzīvošanu. Austrijas ozols *Quercus cerris*, kura izplatības ziemeļu robeža pašlaik ir Lielbritānija, un pēdējās desmitgadēs sasniedz Vācijas ziemeļus un Poliju, ir komerciāli nozīmīga un ātraudzīga suga ar īsu rotācijas periodu, un potenciāli tas varētu būt piemērots audzēšanai Latvijā. Līdzīgi secinājumi izdarāmi par *Quercus rubra*, kas, atšķirībā no iepriekš aprakstītajām, ir Ziemeļamerikas koku suga, Eiropā ieviesusies tikai cilvēka darbības rezultātā. Modeļi liecina, ka vides apstākļi kļūs piemērotāki arī tādu vietējo koku sugu kā *Acer platanoides* un *Tilia cordata* augšanai.

## 2. Introducēto koku sugu dabiskā atjaunošanās un augšana

Vispārīgās sakarības, kas aprakstītas šī pārskata nodaļā par sugu dabisko migrāciju, liecina, ka mainoties klimatam, mainās arī sugu izplatības areālu robežas (Corlett, Westcott, 2013; Sykes et al., 1996). Klimatam Eiropas austrumu un ziemeļu daļā kļūstot siltākam (IPCC 2007), ir prognozēta nemorālo sugu izplatība ziemeļu virzienā (Hickler et al., 2012; Maiorano et al., 2013). Viena no sugām, kurai Eiropā ir augsta saimnieciskā nozīme un kuras augšanai Latvijā varētu būt potenciāls, ir dižskābardis *Fagus sylvatica* (Hanewinkel et al., 2012). Pēc pašreizējās informācijas dižskābarža izplatības robeža sasniedz Lietuvu un Zviedrijas dienvidu daļu, tādējādi Latvijā tas atrodas ārpus pašreiz pieņemtā dabiskās izplatības areāla.

Latvijā dižskābardis stādītās audzēs pašreiz ir sastopams Kurzemē: Talsu novadā pie Šķēdes un Priekules novadā pie Kalētiem (Bolte et al., 2007). Zināms, ka dižskābardis Šķēdē ir spējīgs dabiski atjaunoties, tomēr tā jaunu platību kolonizācijas ātrums ir zems (Sabule L., 2009). Koku radiālais pieaugums Šķēdē galvenokārt ir atkarīgs no vasaras nokrišņiem (Sabule I., 2009). Tomēr nav informācijas par dižskābarža augšanu un atjaunošanos pie Kalētiem, kur klimatiskie apstākļi varētu būt piemērotāki šīs koku sugas augšanai – Latvijas Vides, Ģeoloģijas un Meteoroloģijas centra (LVĢMC) dati liecina, ka klimats ir okeānisks, gada vidējā temperatūra ir ap +6 °C un nokrišņu summa 700–750 mm gadā. Skuju koki, kam augšanai piemēroto klimatisko apstākļu iestāšanos Latvijā var prognozēt 21. gs. laikā, ir lapegles (*Larix L.*) (Larsson-Stern, 2003). Lapegļu izplatības ziemeļu robeža ir saistāma ar salcietību (cold-hardiness), kuras iegūšanai nepieciešama temperatūru pakāpeniska samazināšanās rudenī un ziemas sākumā, kas ziemeļu reģionos ir pārāk strauja (Jonsson, 1978, pēc Larsson-Stern, 2003). Lapeglēm (piemēram, hibrīdajai) raksturīgs ilgāks augšanas periods (salīdzinājumā ar priedi un egli); tādēļ arī lielāka varbūtība ciest pavasara un rudens salnās (Jonsson, 1978, pēc Larsson-Stern, 2003). Tomēr, balstoties uz Zviedrijā veiktajiem pētījumiem, var spriest, ka klimatisko faktoru kopums Kurzemē pašreiz var tikt uzskatīts par lapeglei piemērotu (Kiellander, 1958, pēc Larsson-Stern, 2003). Pētījumi Šķēdē ir parādījuši, ka lapegle ir ātraudzīga (Dreimanis, 2005), tomēr nepieciešama informācija par augšanas gaitu un tās saistību ar klimatiskajiem faktoriem.

Lapegļu izmēģinājuma stādījumi ir veikti arī Latvijas kaimiņvalstīs. Lietuvā par piemērotu mežsaimniecībai uzskata Eiropas lapegli *L. decidua* (Žiogas et al., 2006); kā piemērotākā mežsaimniecībai Zviedrijā ir minēta hibrīdā lapegle *L. x eurolepis* (Larsson-Stern, 2003). Lai arī lapegle ir mazāk pakļauta slimībām, tomēr tā var būt vairāk pakļauta kaitēkļu bojājumiem, salīdzinot ar vietējām sugām (Gammel, 1988; Žiogas et al., 2006). Augšanai nepieciešamie apstākļi ir līdzīgi kā eglei (pietiekams mitrums, vidēji auglīga augsne), tomēr lapegle ir gaismas prasīga suga (Larsson-Stern, 2003). Lapegles atbilstība vietējai florai ir diskutējama, jo ir atsevišķi pierādījumi, ka lapegle vēsturiski ir bijusi sastopama Baltijas jūras reģionā atlantiskā perioda laikā (Kullman, 1998).

Eiropas dižskābarža un Eiropas lapegles mežaudzes Latvijā pašreiz aizņem attiecīgi 42,8 ha un 1138,9 ha (Dreimanis, 1995). Lai arī, atbilstoši prognozētajām izmaiņām klimatam kļūstot siltākam, palielināsies vides apstākļu piemērotība šo sugu sekmīgai augšanai Latvijā (Hickler et al., 2012), tomēr klimatisko faktoru mainības amplitūdas limitējošā ietekme saglabāsies (Fritts, 2001). Noskaidrojot

klimatisko faktoru ietekmi uz gadskārtu platumu Latvijā augošiem kokiem, iespējams identificēt dižskābarža un lapegles augšanu būtiski ietekmējošos faktoros noteiktos veģetācijas sezonas periodos un tādējādi iegūt informāciju par šo sugu potenciālajām audzēšanas iespējām Latvijā. Detalizētu informāciju par klimata ietekmi uz kokaugu augšanu sniedz dendrohroloģiskā analīze (Fritts, 2001; Vetaas, 2002).

#### Apsekotās audzes un ievāktu datu apstrāde

Klimatisko faktoru ietekme uz pieaugumu vērtēta, ievācot pieaugumu urbumus valdaudzes kokiem divās mežaudzēs (2.1. tab.). Dižskābarža audze atrodas Kalētu pagastā, Priekules novadā, tās apkārtnē teritoriju klāj auglīgi lapu koku meži (vēris un gārša), valdošās sugas – liepa, apse, ozols, egle un dižskābardis; struktūra mozaīkveida. Reljefs līdzens, mitruma apstākļi normāli (automorfās augsnes). Saskaņā ar LVĢMC datiem, klimats okeānisks, nokrišņu daudzums paaugstināts, salīdzinot ar Latvijas vidējo vērtību. Eiropas lapegles audze atrodas MPS Auces meža novadā, novietota uz līdzena reljefa, auglīgas minerālaugsnes (vēris). Pirmo stāvu veido lapegle, pamežā dominē lazda, paaugā nelielā skaitā sastopama egle. Pētījuma teritorijā, salīdzinot ar Latvijas vidējām vērtībām, ir ilgāka augšanas sezona un zemāks nokrišņu daudzums (LVĢMC).

Valdaudzes kokiem ar Preslera svārpstu krūšu augstumā ievāca divus (dižskābaržiem) vai vienu (lapeglēm) pieauguma urbumu (koksnes paraugu). Paraugus ievāca tā, lai izvairītos no reakcijas koksnes. Koksnes paraugus apstrādāja pēc Sabule I. (2009) dotās metodikas. Veica urbumu slīpēšanu un gadskārtu platumu mērīšanu ar LINTAB 5 (RinnTECH) iekārtu ar precizitāti 0,01 mm.

Visām iegūtajām augstuma pieaugumu sērijām veikta kvalitātes pārbaude, izmantojot grafiskās un statistiskās šķērsdatēšanas metodes. Statistiskajai šķērsdatēšanai izmantota COFECHA programma (Grissino-Mayer, 2001). Mērījumu sērijas, kuras savstarpēji parādīja zemu līdžību, kā arī zemu sinhronitāti, pārmērīja, un to kvalitāti pārbaudīja atkārtoti. Kvalitātei atbilstošo datu kopu raksturošanai izmantoja vidējo starpsēriju korelāciju indeksētām sērijām (IC), sinhronitāti (GLK) (Fritts, 2001), kā arī populācijas signāla (EPS) (Wigley et al., 1984) indeksu. Aprēķini tika veikti programmā R (R Core Team, 2013), izmantojot moduli dplR (Bunn, 2008). Analīzē izmantotas detrendētas augstuma pieauguma vērtības, iegūtas ar programmu ARSTAN. Korelācijas un atbildes reakcijas vērtēšanai starp koku augstuma detrendētajām vērtībām un meteoroloģiskajiem faktoriem izmantota programma DendroClim2002 (Biondi, Waikul, 2004). Analīzes veiktas visam novērojumu periodam, kā arī 40 gadu vidējām vērtībām, lai raksturotu konstatēto sakarību noturību (izmaiņas) novērojumu periodā.

Klimatiskie dati ņemti no Rīgas meteostacijas, laika periodam no 1900.līdz 2009.gadam. Dižskābarža mežaudžu produktivitātes (ražības) raksturošanai dati ievākti, veicot atkārtotus mērījumus prof. A. Dreimaņa ierīkotajos ilglaicīgajos parauglaukumos MPS Šķēdes meža novadā (6 audzes vecumā no 58 līdz 125 gadiem), bet lapeglu audžu produktivitātes raksturošanai – ierīkojot parauglaukumus to audzēs MPS Auces mežu novadā (19 parauglaukumi audzēs ar vecumu no 37 līdz 82 gadiem).

Analizētos paraugus raksturojošie parametri

Parametrs	Dižskābardis	Eiropas lapegle
Analizētais laika periods	1949–2012	1911–2012
Vidējais koku augstums, m	28,3	32,2
Vidējais stumbra caurmērs, cm	41,5	48,7
Minimālais gadskārtas platums, mm	0,30	0,23
Maksimālais gadskārtas platums, mm	6,63	13,22
Vidējais gadskārtas platums, mm	2,80	2,40
Starpsēriju korelācija	0,69	0,60
Sinhronitāte (GLK)	0,70	0,64
Populācijas signāla indekss (EPS)	0,88	0,91

Dižskābarža dabiskās atjaunošanās raksturošanai pētāmajā mežaudzē Kalētos izveidoja 34 aplveida parauglaukumus ( $S = 400 \text{ m}^2$ ), kuri atradās stādītājā dižskābarža audzē un tās tuvumā. Katrā parauglaukumā visiem pirmā un otrā stāva kokiem nomērīja caurmēru krūšaugstumā, kā arī pa sugām uzskaitīja paaugas un pameža kokus (individuus) divās augstuma klasēs ( $H \leq 1 \text{ m}$  un  $1 < H < 5 \text{ m}$ ). Sakarību starp paaugas dižskābaržu jaunaudzēs biezumu un pirmā stāva koku šķērslaukumu raksturoja ar Pīrsona korelācijas koeficientu. Apgaismojuma apstākļu ietekmes uz dižskābarža atjaunošanos novērtējumam dižskābaržu audzē tika ievietotas transektes, kas šķērsoja dižskābarža paaugas grupas un vietas ar atšķirīgu vainaga atsegumu. Uz katras transektes ik pēc diviem metriem ar WinScanopy sistēmu (Regent Instruments) uzņēma vainaga attēlus. Paaugas raksturošanai uz transektes visā tās garumā tika izvietoti  $2 \times 2 \text{ m}$  lieli parauglaukumi, kuros visiem paaugas (t. sk. pameža) kokiem noteikts augstums ( $\pm 0,05 \text{ m}$ ). Dižskābarža atjaunošanās (paaugas koku skaits un augstums) un apgaismojuma parametru saistības, kā arī paaugas konkurence analizēta, izmantojot Pīrsona korelācijas analīzi.

#### Klimata ietekme uz radiālo pieaugumu

Šķērsdatēšanas un kvalitātes kontroles ietvaros neviena dižskābarža gadskārtu platuma mērījumu sērija netika atmesta. Koki parādīja augstu augšanas gaitas līdzību (mean interseries correlation = 0,689, EPS > 0,868) un augšanas jutību (mean sensitivity = 0,219). Līdz ar to var apgalvot, ka augšanas gaita ir objektīvi atspoguļota izveidotajā hronoloģijā (Wigley et al., 1984). Pārbaudītās gadskārtu rindas aptvēra periodu no 1948. līdz 2013. gadam. Hronoloģijas uzrādīja būtisku korelāciju (atbildes funkciju) ar klimatiskajiem faktoriem (2.2.tab.). Iepriekšējā gada augusta temperatūra parādīja ciešāko korelāciju ar gadskārtu platumu ( $r = -0,36$ ). Šāda cieša negatīva korelācija liecina par iespējamu ūdens deficīta ietekmi uz augšanu, līdzīgi kā novērots citos pētījumos centrālajā un dienvidu Eiropā (Lebourgeois et al., 2005; Rozas, 2001). Pozitīvā gadskārtu platuma saistība ar iepriekšējā oktobra temperatūru liecina par augšanas sezonas garuma ietekmi uz augšanu (līdzīgi kā ozolam) (Matisons, Brūmelis, 2012). Pozitīvās saistības ar maija un jūnija temperatūru norāda, ka temperatūrai augšanas sezonas sākumā ir ietekme uz augšanu, bet šī ietekme nav izteikta. Tomēr, ņemot vērā modelētās klimata pārmaiņas (pasiltināšanos), šis faktors varētu zaudēt ietekmi, koku radiālajam pieaugumam kopumā palielinoties. Negatīvo pieauguma saikni ar nokrišņu daudzumu janvārī un jūnijā ir grūti izskaidrot, bet tā varētu būt saistīta ar patogēnu pastiprinātu attīstību paaugstināta mitruma apstākļos vai arī ar samazinātu saules



radiācijas daudzumu mākoņainības dēļ. Klimatisko faktoru ietekme references periodā nav bijusi konstanta. Jūlija temperatūras pozitīva ietekme nav novērojama analizētā perioda sākumā, bet augusta temperatūras negatīva ietekme pastiprinājusies perioda vidū. Līdzīgas sakarības (to izmaiņas) starp dižskābarža augšanu un klimatiskajiem faktoriem novērotas arī citviet (Piovesan et al., 2008). Tās arī liecina, ka kopumā klimatiskie apstākļi kļūst piemērotāki dižskābarža augšanai. Janvāra nokrišņiem negatīvs efekts ir bijis būtisks visu references periodu, tomēr saistību ciešums samazinās pēdējo desmitgažu laikā.

2.2.tabula

Būtiskās ( $p = 0,05$ ) Pīrsona korelācijas un atbildes funkcijas koeficientu vērtības starp klimatiskajiem faktoriem un dižskābarža gadskārtu hronoloģiju

Faktors	Korelācijas koeficients, r	Atbildes funkcijas koeficienti
Iepriekšējā jūnija temperatūra	0	0,20
Iepriekšējā augusta temperatūra	-0,36	-0,23
Iepriekšējā oktobra temperatūra	0,24	0
Maija temperatūra	0	0,29
Jūlija temperatūra	0,23	0
Janvāra nokrišņi	-0,28	-0,27
Jūnija nokrišņi	-0,21	-0,22

Lapegles gadskārtu platumu rindu šķērsdatēšanas laikā tika atmestas divas mērījumu rindas, norādot, ka augšanas gaita kopumā audzē ir līdzīga. Atlasītās un šķērsdatētās gadskārtu platuma rindas parādīja augstu augstas frekvences mainības līdzību starp kokiem ( $IC = 0,598$ ,  $mean\ sensitivity = 0,289$ ,  $EPS = 0,891$ ), norādot, ka izveidotās hronoloģijas adekvāti reprezentē lapegles augšanas gaitu pētītajā audzē un ka ievāktais materiāla apjoms ir pietiekams (Wigley et al., 1984). Pārbaudītās gadskārtu platuma rindas ietvēra laika periodu no 1911. līdz 2012. gadam.

Izveidotās lapegles gadskārtu hronoloģijas parādīja būtiskas saistības (korelācija un atbildes funkcija) ar klimatiskajiem faktoriem (2.3.tab.). Spriežot pēc korelācijas koeficientu vērtības ( $r < 0,28$ ), pārbaudītajiem faktoriem visā references periodā nav izteikti limitējoša ietekme uz lapegles augšanu. No pārbaudītajiem klimatiskajiem faktoriem iepriekšējā septembra temperatūra parādīja izteiktāko ietekmi uz lapegles gadskārtu platumu (gan korelācijas, gan atbildes funkcijas koeficienti bija būtiski). Ņemot vērā, ka lapeglei augšanas sezona ir ilgāka, salīdzinot ar vietējām sugām (Jonsson, 1978, pēc Larsson-Stern, 2003), paaugstināta temperatūra sezonas beigās var radīt ūdens deficītu, tādējādi samazinot barības vielu rezervju uzkrāšanos (Barbaroux, Breda, 2002) un augšanu nākamajā sezonā. Šāds mehānisms izskaidro arī negatīvo iepriekšējā augusta temperatūras ietekmi. Paaugstināta temperatūra augšanas sezonas beigās var paildzināt salcietības veidošanos, palielinot koku jutību pret agrām salnām (Morin et al., 2007). Negatīva jūnija temperatūras ietekme uz pieaugumu ir skaidrojama ar iztvaikošanas intensificēšanos, kas var radīt ūdens deficītu. Nokrišņu daudzums miera periodā parādīja būtiskas saistības ar gadskārtu platumu, tomēr šādas saistības ir grūti izskaidrojamas.

Iepriekšējā novembra nokrišņu daudzuma ietekme varētu būt skaidrojama ar ciklonu darbību, kas vienlaikus atnes nokrišņus, kā arī paaugstina temperatūru un samazina tās svārstības (LVGMC).

2.3.tabula

Būtiskās ( $p = 0,05$ ) Pīrsona korelācijas un atbildes funkcijas koeficientu vērtības starp lapegles gadskārtu hronoloģiju un klimatiskajiem faktoriem

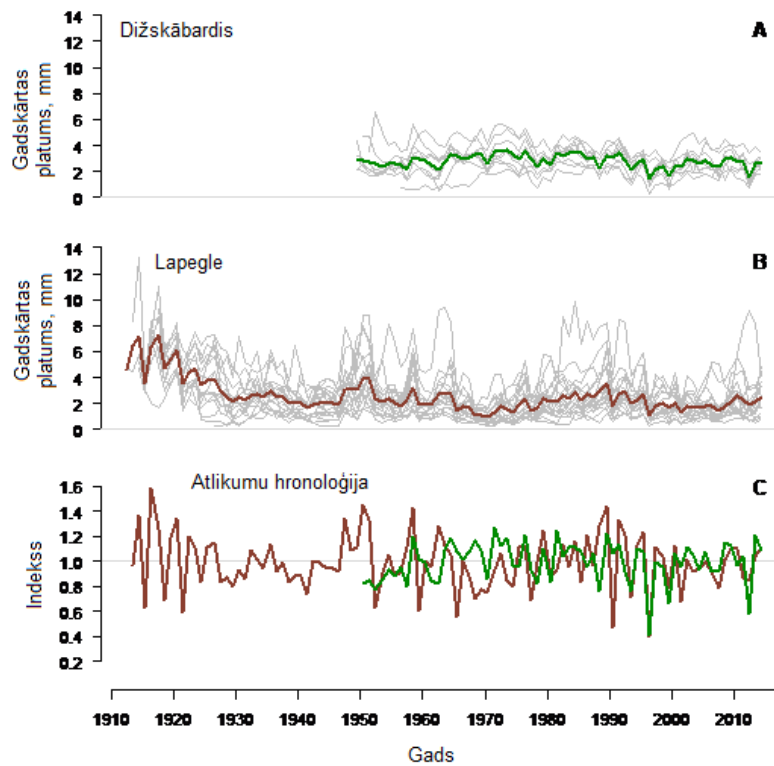
Klimatiskais faktors	Korelācijas koeficients, r	Atbildes funkcijas koeficienti
Iepriekšējā augusta temperatūra	-0,22	0
Iepriekšējā septembra temperatūra	-0,28	-0,22
Jūnija temperatūra	-0,22	0
Iepriekšējā februāra nokrišņi	-0,21	0
Iepriekšējā novembra nokrišņi	0,22	0

Klimatisko faktoru ietekme un augšanai būtiskie klimatiskie faktori ir mainījušies. Kopš 20. gs. vidus iepriekšējā gada jūlija–septembra temperatūras ietekme (korelācija) ir intensificējusies ( $r$  sasniedz 0,48, analizējot 50 gadus garus periodus). Tajā pašā laikā arī jūlija un iepriekšējā novembra nokrišņu daudzuma ietekme (pozitīva korelācija) ir kļuvusi būtiska lapegles radiālajai augšanai. Pozitīvā jūlija nokrišņu ietekme norāda uz sausuma un ūdens deficīta ietekmi uz lapegles gadskārtu platumu variēšanu, līdzīgi kā novērots eglei (Dzenis, 2013). Par iespējamo ūdens deficīta ietekmi uz pētīto lapegļu augšanu liecina arī audzes atrašanās reģionā ar relatīvi zemu nokrišņu daudzumu (LVGMC).

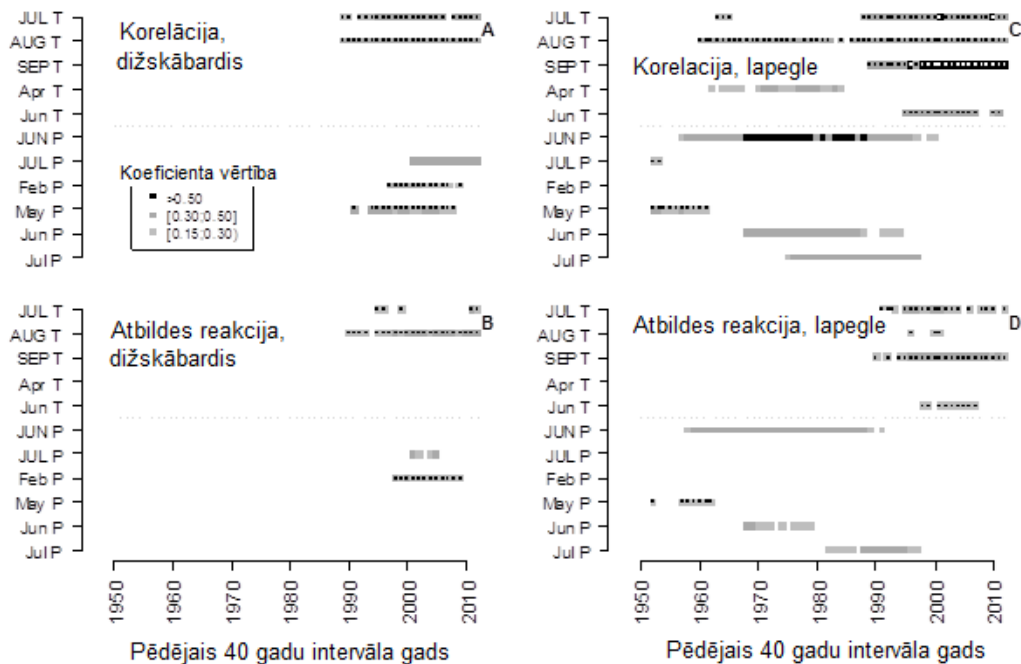
Gadskārtu platumu analīze liecina par atsevišķām abām sugām kopīgām iezīmēm: šaurām gadskārtām 1979., 1992., 1995., 1998., 2006. un 2008. gadā un platām 1957., 1978. un 1994. gadā (2.1. att.). Statistiski būtiskās korelācijas un atbildes reakcijas starp gadskārtu platumu un meteoroloģiskajiem faktoriem 40 gadu intervālos abām sugām parādītas 2.2.attēlā.

Relatīvi zemās korelācijas koeficientu vērtības liecina, ka klimatiskajiem faktoriem nav izteiktas ietekmes uz gadskārtu platumu analizētajām koku sugām, kas atrodas uz sava līdzšinējā izplatības areāla robežas (Bolte et al. 2007; EUFORGEN 2009).

Konstatēts, ka nozīmīgākie ietekmējošie meteoroloģiskie faktori abām sugām ir līdzīgi, turklāt gadi ar augstiem vai zemiem gadskārtu platumiem sakrīt ar mežaudzēs Lietuvā dižskābardīm fiksētajiem (Vitas, Žeimavičius, 2010), apliecinot, ka tendences ir reģionam raksturīgas. Līdzīgi kā mežaudzēs Eiropas centrālajā daļā (Dittmar et al., 2003; Oleksyn, Fritts, 1991), gadskārtu platums galvenokārt saistīts ar sausumu raksturojošajiem meteoroloģiskajiem faktoriem iepriekšējā gadā – negatīvi ar vasaras mēnešu temperatūru un pozitīvi ar nokrišņu summu. Pētījumos citās valstīs pierādīts, ka koku pieaugumu būtiski ietekmē iepriekšējā gadā uzkrāto barības vielu apjoms (Barbaroux, Breda, 2002; Sudachkova et al., 2004). Konstatēts, ka ziemas un pavasara temperatūrām vairs nav nozīmīgas ietekmes uz lapegles un dižskābarža gadskārtu platumu Latvijas rietumu daļā. Meteoroloģiskie faktori gadskārtu platumu šīm sugām ietekmēja līdzīgā mērā, kā, piemēram, priedei un eglei, liecinot, ka klimatiskie apstākļi ir piemēroti to plašākai izmantošanai.



2.1. attēls. Gadskārtu platumi un to indeksu vērtības analizētajai paraugkopai (Jansons u.c., pieņemts publicēšanai).



2.2. attēls. Statistiski būtiskās korelācijas un atbildes reakcijas starp gadskārtu platumu (detrendētās vērtības) un meteoroloģiskajiem faktoriem 40 gadu intervālos dižskābardim (A, B) un lapeglei (C, D) (Jansons u.c., pieņemts publicēšanai).

### Audžu ražību raksturojošie rādītāji

Dižskābarža mežaudžu produktivitātes (ražības) raksturošanai dati tika ievākti, veicot atkārtotus mērījumus prof. A. Dreimaņa ierīkotajos ilglaicīgajos parauglaukumos MPS Šķēdes meža novadā (2.3.tab.). Konstatēts, ka gan vidējais valdaudzes koku augstums (2.3.att.), gan krāja (2.4.att.) ir līdzīgi kā šīs koku sugas izplatības areāla centrālajā daļā (Vācijā).

2.3.tabula

Atkārtoti pārmērīto dižskābaržu audžu taksācijas rādītāji Šķēdes MN

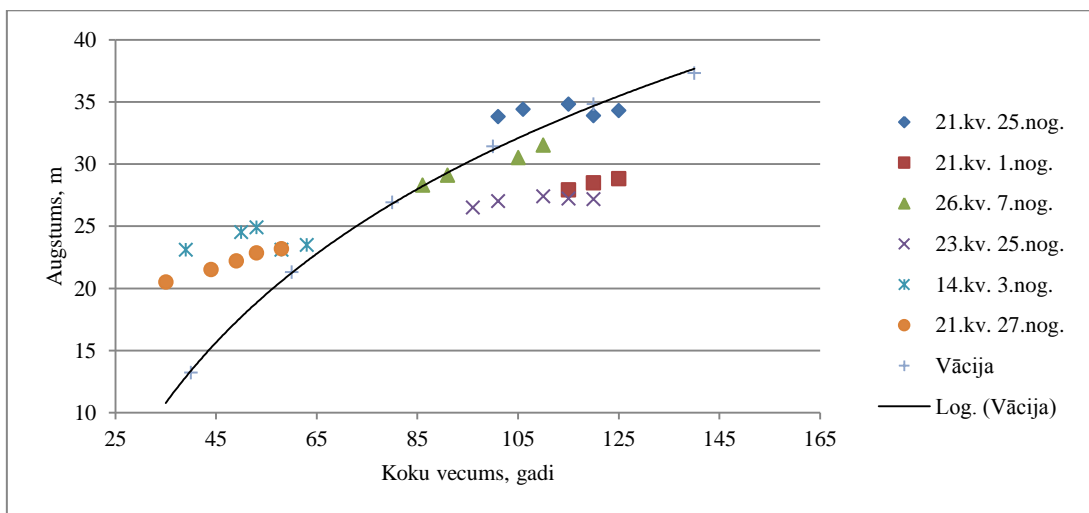
Kvartāls, nogabals	Kokaudzes daļa	Uzmērīšanas gads	Koku vecums	Koku suga	Biezums	G	M	V	D <sub>g</sub>	H <sub>g</sub>
					ha <sup>-1</sup>	m <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup>	m <sup>3</sup> ha <sup>-1</sup>	m <sup>3</sup>	cm	m
21.kv. 27.nog.	Valdaudze	1989	35	Ds	1560.0	33.8	344.6	0.2	16.6	20.5
	Starpaudze			Ds	810.0	4.1	34.6	0.0	8.1	15.6
	Kopā				2370.0	37.9	379.2			
	Valdaudze	1994	44	Ds	1320.0	37.4	393.8	0.3	19.0	21.5
	Starpaudze			Ds	600.0	3.2	26.9	0.0	8.2	15.8
	Kopā				1920.0	40.6	420.7			
	Valdaudze	2003	49	Ds	1290.0	45.4	491.7	0.4	21.2	22.2
	Starpaudze			Ds	540.0	3.2	27.9	0.1	8.7	16.2
	Kopā				1830.0	48.6	519.6			
	Valdaudze	2008	53	Ds	1280.0	49.9	572.4	0.4	22.0	22.8
	Starpaudze			Ds	550.0	3.6	31.0	0.1	9.2	16.1
	Kopā				1830.0	53.5	603.4			
	Valdaudze	2013	58	Ds	1270.0	54.5	636.5	0.5	23.0	23.2
	Starpaudze			Ds	480.0	3.7	31.7	0.1	9.6	16.2
	Kopā				1750.0	58.2	668.2			
14.kv.3.nog.	Valdaudze	1989	39	Ds	720.0	20.0	229.2	0.3	18.8	23.1
	Oz			30.0	1.5	21.9	0.7	25.3	25.1	
	Starpaudze			Ds	850.0	5.3	51.0	0.0	8.9	18.0
	Kopā				1600.0	26.8	302.1			
	Valdaudze	2000	50	Ds	710.0	30.3	361.5	0.5	23.3	24.5
	Oz			20.0	1.5	22.2	1.1	31.1	26.5	
	Starpaudze			Ds	660.0	4.5	42.8	0.1	9.3	18.2
	Kopā				1390.0	36.3	426.5			
	Valdaudze	2003	53	Ds	630.0	29.6	358.1	0.6	24.5	24.9
	Oz			10.0	1.3	19.4	1.9	41.0	28.4	
Starpaudze			Ds	490.0	3.4	32.4	0.1	9.4	18.3	

	Kopā				1130.0	34.3	409.9				
	Valdaudze	2013	58	Ds	650.0	32.7	374.4	0.6	24.8	23.1	
	Starpaudze			Ds	490.0	3.9	33.7	0.1	10.0	16.7	
	Kopā				1140.0	36.6	408.1				
	Valdaudze	2013	63	Ds	680.0	39.0	454.0	0.7	26.3	23.5	
	Starpaudze			Ds	460.0	4.0	35.9	0.1	10.3	16.7	
	Kopā				1140.0	43.0	489.9				
23.kv. 25.nog.	Valdaudze	1989	96	Ds	424.0	27.9	357.7	0.8	28.9	26.5	
				B	62.0	4.0	59.6	1.0	27.9	26.1	
				Oz	19.0	0.9	12.8	0.7	24.5	24.9	
	Starpaudze			Ds	357.0	3.0	26.6	0.1	10.4	16.7	
				E	29.0	0.5	5.6	0.2	14.6	20.0	
	Kopā				891.0	36.3	462.3				
	Valdaudze	1994	101	Ds	424.0	31.3	408.0	1.0	30.7	27.0	
				B	48.0	3.7	55.2	1.2	28.9	26.5	
				Oz	14.0	0.8	11.5	0.8	26.7	25.7	
	Starpaudze			Ds	329.0	3.4	31.7	0.1	11.6	17.7	
				E	29.0	0.5	6.3	0.2	15.4	20.5	
	Kopā				844.0	39.7	512.7				
	Valdaudze	2003	110	Ds	414.0	33.0	434.5	1.0	31.9	27.4	
				B	24.0	2.4	35.8	1.5	32.3	27.6	
				Oz	14.0	0.8	11.7	0.8	26.9	25.8	
	Starpaudze			Ds	238.0	2.8	26.7	0.1	12.3	18.3	
				E	10.0	0.2	2.2	0.2	15.9	20.8	
	Kopā				700.0	39.2	510.9				
	Valdaudze	2008	115	Ds	395.0	34.3	456.3	1.1	32.2	27.2	
	-	Starpaudze			Ds	224.0	2.9	27.6	0.1	12.8	18.7
					E	14.0	0.2	22.8	1.6	14.3	19.7
					Oz	10.0	0.6	25.4	0.7	27.1	25.9
				B	24.0	2.2	26.2	1.2	34.4	28.2	
	Kopā				667.0	40.1	558.4				
Valdaudze	2013	120	Ds	400.0	36.1	485.1	1.2	32.0	27.1		
-	Starpaudze			Ds	219.0	3.8	40.4	0.2	7.2	10.6	
				E	10.0	2.3	2.3	0.2	17.1	21.5	
				Oz	5.0	0.3	4.3	0.9	30.0	26.8	
			B	24.0	2.2	26.2	1.3	35.1	28.3		
Kopā				658.0	40.5	562.7					
26.kv. 7.nog.	Valdaudze	1989	86	Ds	276.0	36.9	490.9	1.8	41.3	28.3	
				E	44.0	4.3	52.1	1.2	35.3	26.3	

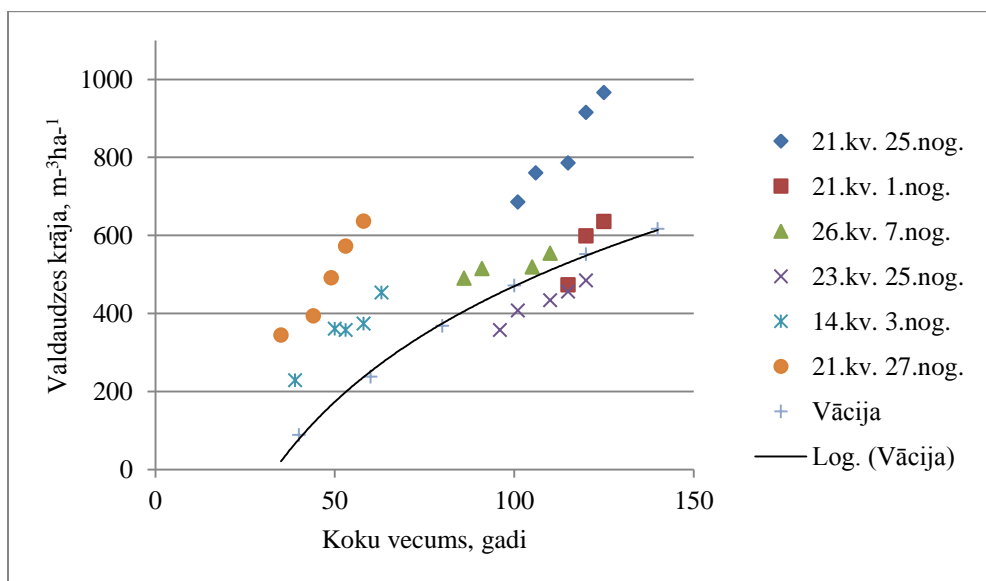
			Oz	9.0	0.5	5.0	0.6	25.6	22.3	
			Ds	64.0	1.5	13.1	0.2	17.2	17.4	
				393.0	43.2	561.1				
	1994	91	Ds	247.0	37.9	515.4	2.1	44.2	29.1	
			E	22.0	2.4	29.0	1.3	37.0	26.9	
			Ds	56.0	1.4	13.0	0.2	18.1	18.0	
				325.0	41.7	557.4				
	2008	105	Ds	222.0	222.0	519.6	2.3	45.9	30.5	
			E	36.0	4.4	59.7	1.7	39.7	28.8	
			Ds	47.0	1.6	16.9	0.4	20.9	21.3	
				305.0	228.0	596.2				
	2013	110	Ds	193.0	38.2	554.7	2.9	50.2	31.5	
			E	36.0	4.4	59.7	1.7	39.7	28.8	
			Ds	44.0	1.8	20.4	0.5	23.0	22.4	
				273.0	44.4	634.8				
21.kv. 1.nog.		2003	115	Ds	280.0	35.7	473.8	1.7	40.3	27.9
				Ds	107.0	1.7	15.8	0.2	14.3	16.6
					387.0	37.4	489.6			
		2008	120	Ds	280.0	38.8	598.8	2.1	40.7	28.5
				Ds	97.0	1.3	13.3	0.1	13.0	14.8
					377.0	40.1	612.1			
		2013	125	Ds	280.0	41.0	635.7	2.3	41.8	28.8
				Ds	87.0	1.1	11.4	0.1	12.8	14.6
					367.0	42.1	647.1			
21.kv. 25.nog.		1989	101	Ds	364.0	42.8	686.3	1.887	38.7	33.8
				Ds	112.0	2.9	34.4	0.306	17.7	22.9
					476.0	45.7	720.7			
		1994	106	Ds	355.0	45.4	760.6	2.2	40.4	34.4
				Ds	106.0	2.9	32.5	0.4	18.3	23.3
					461.0	48.3	793.1			
		2003	115	Ds	352.0	47.9	786.2	2.2	41.7	34.8
				Ds	88.0	2.6	31.8	0.4	19.5	24.6
					440.0	50.5	818.0			
		2008	120	Ds	358.0	50.8	915.9	2.6	41.7	33.9
					85.0	2.6	37.3	0.4	19.5	23.2
					443.0	53.4	953.2			
		2013	125	Ds	352.0	53.3	966.8	2.8	43.0	34.3
					85.0	3.3	50.0	0.4	22.1	25.2
					437	56.6	1016.8			

Tas apstiprina dendrohronoloģiskās analīzes secinājumu, ka konkrētās Latvijas vietas apstākļi ir piemēroti dižskābarža audzēšanai un, ņemot vērā klimata izmaiņu prognozes, jau tuvākajā nākotnē visa Latvijas teritorija būs uzskatāma par piemērotu šīs koku sugas audzēšanai. Tāpat rezultāti liecina, ka dižskābarža mežaudzēm otrajā paaudzē Latvijā vērojams straujš valdaudzes krājas pieaugums, pārsniedzot pat par 30-50 gadiem vecāku pirmās paaudzes mežaudžu krāju. To, iespējams, ietekmē vairāku faktoru kombinācija:

- 1) jauno mežaudžu samērā augstais biežums un lēnā koku diferenciācija un atmiršana;
- 2) dabiskā izlase, kā rezultātā izdzīvo un nākamās paaudzes veidošanos nodrošina tikai Latvijas apstākļiem piemēroti genotipi. Lai precīzāk novērtētu šī faktora potenciālo ietekmi, līdz ar to rekomendējot piemērotu pieeju dižskābarža sēklu ieguvei plašākai izmantošanai, nepieciešamas ģenētiskās analīzes.

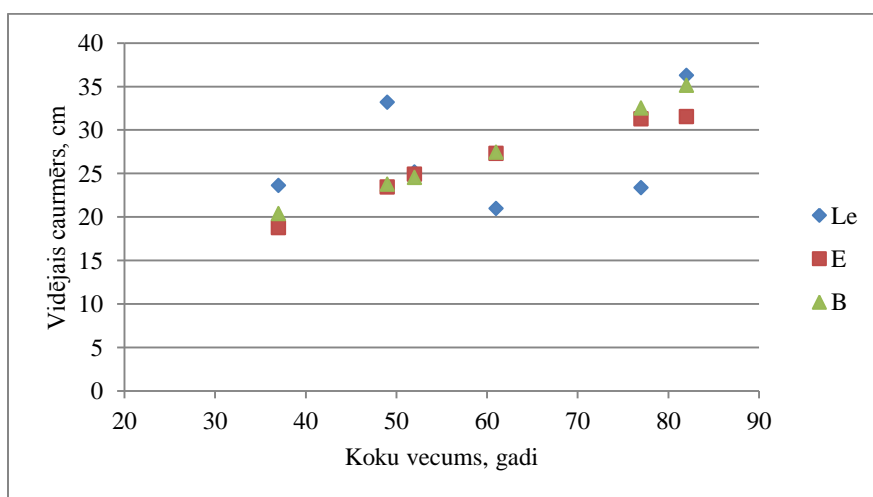


2.3.attēls. Valdaudzes koku vidējā augstuma dinamika mežaudzēs MPS Šķēdes MN un šīs koku sugas izplatības areāla centrālajā daļā (Vācijā).



2.4.attēls. Valdaduzes koku krājas dinamika mežaudzēs MPS Šķēdes MN un šīs koku sugas izplatības areāla centrālajā daļā (Vācijā).

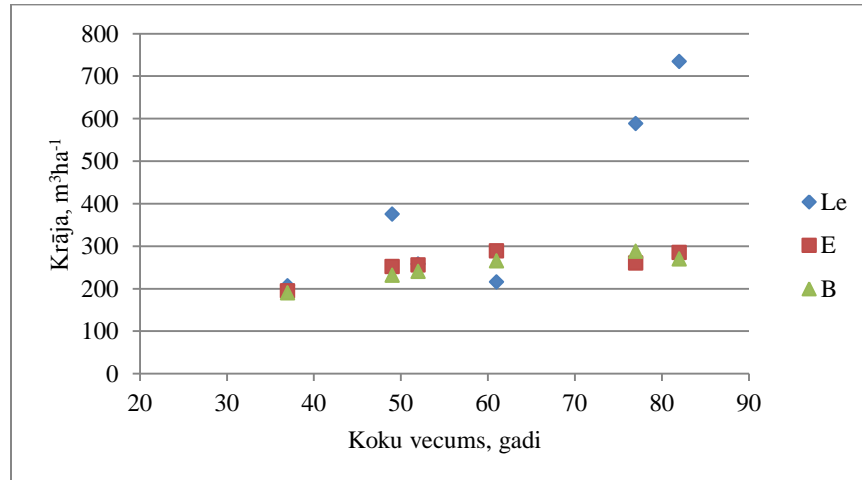
Vērī augošo lapegles audžu taksācijas rādītāji salīdzināti ar vidējiem tāda paša vecuma egles un bērza audžu rādītājiem šajā meža tipā (MSI dati). Konstatēts, ka gan koku vidējais caurmērs (2.5.att.), gan augstums šo koku sugu audzēs ir līdzīgi. Lapegļu audzēs vidējo caurmēru daudz nozīmīgāk nekā koku vecuma atšķirības ietekmē audzes biežums – piemēram, audzē ar biežumu 340 koki ha<sup>-1</sup> 49 gadu vecumā vidējais koku caurmērs sasniedz 33,2 cm, bet audzē ar biežumu 840 koki ha<sup>-1</sup> 77 gadu vecumā – tikai 23,4 cm. Iegūtie rezultāti apliecina lapegles nozīmīgo ātraudzību jaunaudzes un vidējā vecumā, taču analīzē iekļauto mežaudžu skaits nav pietiekams, lai nodrošinātu iespēju rekomendēt optimālu stādīšanas biežumu. Tāpat konstatēta nozīmīga meža tipa ietekme: lapegļu audzēm damaksnī gan koku vidējais caurmērs, gan augstums nozīmīgi zemāks nekā vērī.



2.5.attēls. Lapegļu vidējais caurmērs dažāda vecuma audzēs salīdzinājumā ar citu koku sugu vidējo caurmēru.



Ievērojamākās krājas starpības, salīdzinot lapegļu audzes ar bērzu un egļu audzēm, konstatētas 70-80 gadu vecumā (2.6.att.). Rezultāts var būt saistīts gan ar atšķirībām kopšanas režīmā audžu rotācijas periodā, gan audžu biežumu. Tomēr jāņem vērā, ka vērtētās lapegļu audzes šajā vecumā pārsniedz ne tikai vidējo egļu audžu krāju, bet par 100 m<sup>3</sup> ha<sup>-1</sup> arī P. Zāliša definēto mērķtiecīgi apsaimniekoto egļu audžu krāju.

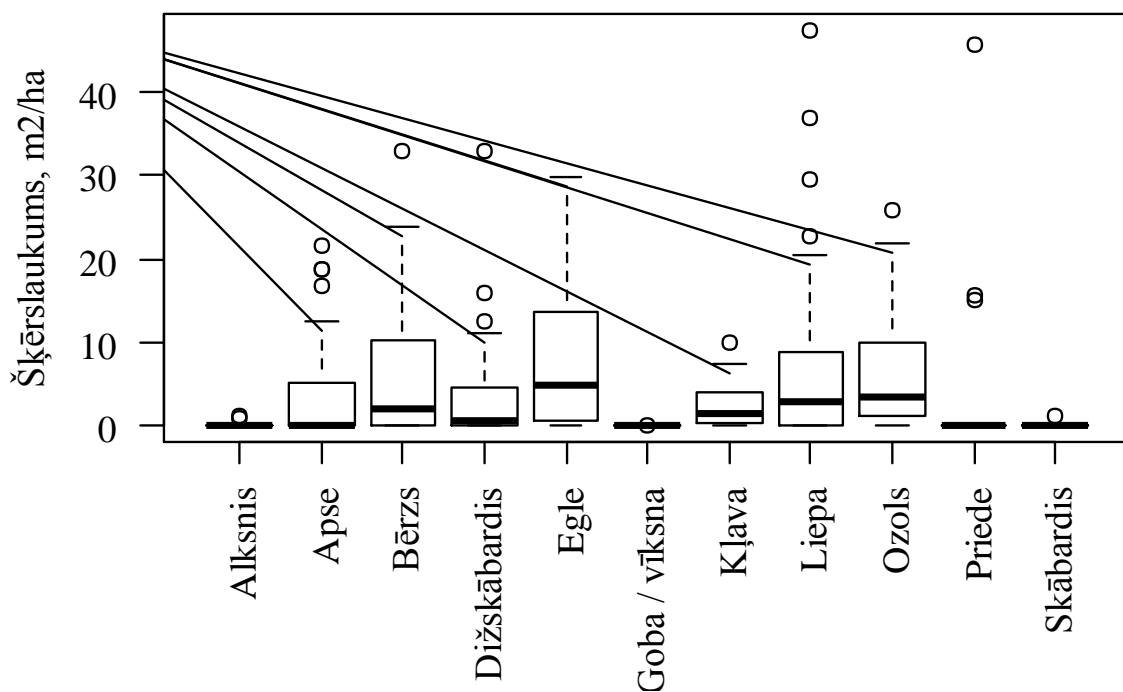


2.6.attēls. Lapegļu audžu vidējā krāja dažāda vecuma audzēs salīdzinājumā ar citu koku sugu vidējo krāju.

#### Dižskābarža dabiskā atjaunošanās

Dižskābarža dabiskās atjaunošanās vērtēšanai izveidotajos parauglaukumos pirmo stāvu veidoja lapu koki un egles (parauglaukumu dati atspoguļoti 2.7.attēlā).

Izveidotajos parauglaukumos novērota dižskābaržu dabiska atjaunošanās (sējeņi). Paaugas sastāvs parauglaukumos parādīts 2.3.tabulā. Paaugu augstuma klasē līdz vienam metram veidoja galvenokārt kļavas sējeņi, kuru biežums pārsniedza pārējās sugas par kārtu. Augstuma klasē līdz pieciem metriem novērota līdzīga situācija, tomēr kļavas īpatņu skaits bija ievērojami mazāks, turpretim dižskābarža biežums bija līdzīgs kā pirmajā stāvā. Šāda situācija liecina par konkurenci starp dižskābardi un kļavu, kuru dižskābardi spēj veiksmīgi izturēt.



2.7.attēls. Apsekoto parauglaukumu pirmo stāvu veidojošo koku stumbru vidējais šķērslaukums ( $\text{m}^2 \text{ha}^{-1}$ ).

2.3.tabula

Mežaudzes parauglaukumos sastopamo paaugas un pameža koku vidējais biežums ( $\text{koki ha}^{-1}$ ) pa augstuma klasēm (Jansons u.c., 2013)

Suga	Augstuma klases	
	H < 1 m	1 m < H < 5 m
Dižskābardis	756,61	622,79
Kļava	23405,15	1764,70
Lazda	4,41	9,55
Ozols	7,35	0,00
Liepa	5643,38	3116,92
Egļe	319,85	129,41

Paaugas dižskābaržu īpatņu skaits (biežums) uzrādīja savstarpējas korelācijas (2.4. tabula), norādot, ka dižskābardis spēj veiksmīgi attīstīties un ka starp dažāda izmēra dižskābarža īpatņiem paaugā nav izteiktas konkurences. Pozitīva korelācija starp dižskābarža paaugas biežumu un liepas paaugas biežumu varētu liecināt par to, ka dižskābarža atjaunošanās notiek paralēli ar citām sugām, iespējams, vietās ar auglīgāku augsnes virskārtu. Pozitīva korelācija ar I un II stāva kļavas šķērslaukumu ir grūti izskaidrojama, jo kļavas vainagam raksturīga liela noēnošana (Mauriņš, Zvirgzds, 2006). Iespējams, ka šāda sakarība ir netieši saistīta ar samazināto paaugas konkurenci trūcīgos

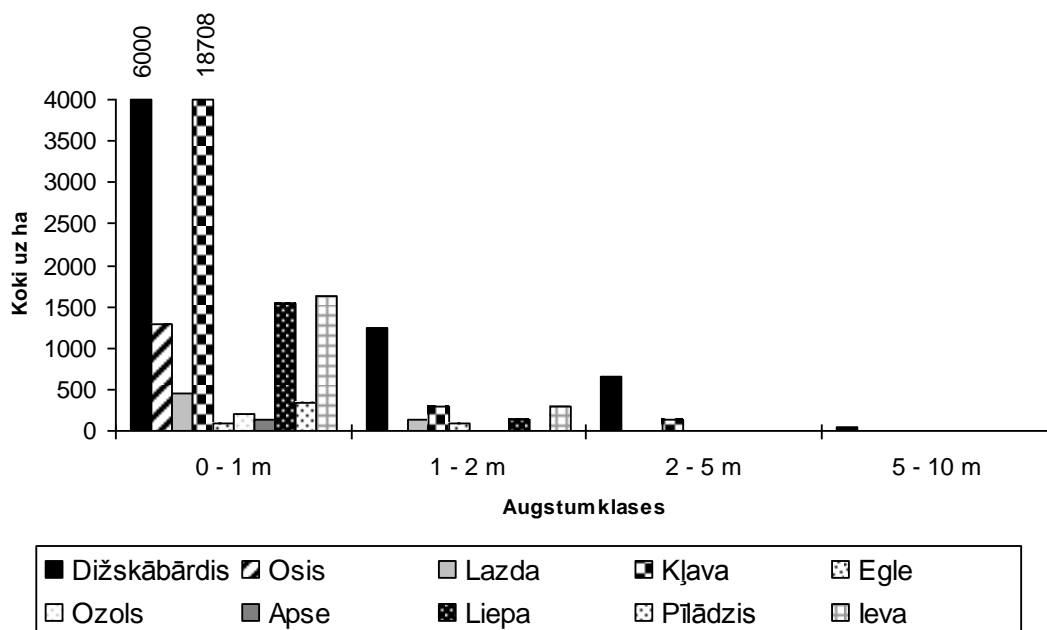
apgaismojuma apstākļos zem kļavas vainaga. Tomēr, lai precīzāk raksturotu dižskābaržu sējeņu ekoloģiskās prasības un atjaunošanos, nepieciešamas veikt padziļinātu analīzi stratificēti izdalot parauglaukumus ar atšķirīgu mežaudzes struktūru.

2.4.tabula

Statistiski būtiskie Pīrsona korelācijas koeficienti starp dižskābarža biezumu dažādās augstuma klasēs un citu sugu paaugas biezumu un I un II stāva koku šķērslaukumu  
(p-vērtības: \*\* <0,01; \*\*\* < 0,001)

	Dižskābarža paaugas biezums augstuma klasēs		
	H<1 m	1m<H<5m	abās kopā, H<5 m
Dižskābarža paaugas biezums 1 m<H< 5 m	0,98**		
Dižskābarža paaugas biezums, H < 5 m	0,99***	0,99***	
Liepas paaugas biezums 1 m< H < 5 m	0,55***	0,56***	0,56***
Kļavas I un II stāva koku šķērslaukums	0,50**	0,50**	0,50**

Transektos, kur veikta gaismas apstākļu novērtēšana zem vecās audzes vainagu klāja, paaugu veido galvenokārt kļava (~ 60 %) un dižskābardis (~ 25 %); paaugā un pamežā kopumā konstatētas 10 sugas. Paaugas un pameža augstumu struktūra parādīta 2.8.attēlā.



2.8.attēls. Apgaismojuma apstākļu novērtēšanas transektēs konstatētās paaugas un pameža augstumstrukūra.

Starp kokiem ar augstumu līdz vienam metram dominēja kļava, taču lielākajās augstuma klasēs pārsvarā konstatēts dižskābardis. Paaugas struktūra transektos bija mozaīkveida. Paaugas struktūras parametri parādīja būtiskas saistības ar apgaismojuma parametriem (2.5.tab.).

Būtiskie Pīrsona korelācijas koeficienti (treknrakstā) starp paaugas (t. sk. pameža) un apgaismojuma parametriem pētītajās dižskābarža audzēs pie Kalētiem

Koku sugām analizētās pazīmes	<i>Gap Fraction</i>	<i>Openness</i>	Tiešā radiācija	Izkliedētā radiācija	Kopējā radiācija	Brīvības pakāpju skaits
<b>Īpatņu skaits</b>						
<i>Fagus</i>	<b>0,36*</b>	<b>0,33*</b>	0,30	0,20	0,30	39
<i>Tilia</i>	<b>0,65*</b>	<b>0,64*</b>	0,51	0,56	0,57	10
kopā	0,24	0,25	0,03	<b>0,26*</b>	0,12	58
<b>Īpatņu vidējais garums</b>						
<i>Corylus</i>	0,54	<b>0,58*</b>	-0,12	<b>0,66*</b>	0,19	10
<i>Acer</i>	0,04	0,11	-0,15	<b>0,40**</b>	0,03	52
<b>Īpatņu kopējais garums</b>						
<i>Fagus</i>	0,26	0,28	0,12	<b>0,32*</b>	0,20	39
<i>Corylus</i>	0,54	0,57	-0,04	<b>0,59*</b>	0,24	10
<i>Acer</i>	0,06	0,11	-0,11	<b>0,31*</b>	0,02	52
<i>Tilia</i>	<b>0,59*</b>	<b>0,61*</b>	0,53	<b>0,60*</b>	<b>0,59*</b>	10
Kopā	0,27	0,32		<b>0,49**</b>		56

Būtiskuma līmenis, p-vērtības: \* < 0,05, \*\* < 0,01, \*\*\* < 0,001.

Vainaga atvērums (*Gap fraction* un *Openness*) bija būtiska ietekme uz dižskābarža un liepas skaitu, bet to augstums neuzrādīja būtiskas saistības ar apgaismojumu, liecinot, ka šo sugu augšanu pēc iesēšanās nelimitēja apgaismojums. Tomēr apgaismojuma apstākļi nosaka kopējo paaugas biezumu, par ko liecina būtiskā korelācija starp paaugas un pameža sugu kopgarumu un izkliedētās radiācijas daudzumu. Acīmredzot, liela noēnojuma gadījumā (kāds tika konstatēts dižskābarža audzē, kur vidējā apgaismojuma intensitāte zem vainaga bija 8,9 % no apgaismojuma virs vainaga) izkliedētajai radiācijai ir nozīmīga loma paaugas attīstībā. Minimālās apgaismojuma parametru vērtības, pie kurām bija konstatēta dižskābarža paauga bija zemas (2.6.tab.), kas liecina par spēju atjaunoties liela noēnojuma apstākļos Latvijā, piemēram, zem egles valdaudzes.

Apgaismojuma parametru (*Gap Fraction*, *Openness*, tiešā, izkliedētā un kopējā radiācija zem vainagiem) minimālās (sliekšņa) vērtības, pie kurām dižskābardis sastopams paaugā audzē pie Kalētiem

Apgaismojuma rādītāji	<i>Gap Fraction</i>	<i>Openness</i>	Tiešā radiācija	Izkliedētā radiācija	Kopējā radiācija
Sliekšnis	2,34	2,6	0,67	0,58	2,2
Relatīvi pret kopējo radiāciju virs vainaga			1,4%	1,2%	4,6%

Kopumā var secināt, ka dižskābarža augšana un dabiskā atjaunošanās stādītajās audzēs un to tuvumā Latvijā ir sekmīga, paaugas koki ir ļoti ēncietīgi un esošajos apstākļos ir spējīgi konkurēt ar citām sugām. Stādītajās audzēs dižskābarža augšanai ziemas temperatūra nav limitējoša, tomēr radiālo pieaugumu ietekmē ar ūdens deficītu vasarā saistītie klimatiskie faktori. Tādējādi dižskābarža augšanai (audzēšanai) būtu piemērotas teritorijas ar pietiekamu mitruma nodrošinājumu. Dižskābarža audžu krāja vairākumā gadījumu pārsniedz egles un bērza audžu krāju līdzīgā vecumā un meža tipā, neatpaliekot no tā augšanas rādītājiem izplatības areāla centrālajā daļā (Vācijā). Īpaši tas sakāms par mežaudzēm otrajā paaudzē, kuru krāja pārsniedz pat par 30-50 gadiem vecāku pirmās paaudzes audžu krāju. Otrās paaudzes koku augstāko ražību, iespējams, ietekmē vairāku faktoru kombinācija, tai skaitā dabiskā izlase, pielāgojoties Latvijas klimatiskajiem apstākļiem (līdzīgi kā konstatēts pētījumos par Klinškalnu priedi). Lai precīzāk novērtētu šī faktora potenciālo ietekmi, līdz ar to rekomendējot piemērotu pieeju dižskābarža sēklu ieguvei plašākai izmantošanai meža atjaunošanā, nepieciešamas ģenētiskās analīzes. Tāpat lietderīgi detalizētāk vērtēt atsevišķu klimatisko faktoru (dekāžu un ekstrēmu dati) ietekmi uz dižskābarža radiālo augšanu un saglabāšanos, tai skaitā, veicot eksperimentus kontrolētos apstākļos (piemēram, salcietības testus), kā arī paaugas vecumstruktūras analīzi kontekstā ar meteoroloģiskajiem faktoriem.

Iegūtie rezultāti liecina, ka lapegles augšanu ietekmē iepriekšējā gada vasaras beigu temperatūra, turklāt korelācija ir negatīva. Šādā gadījumā, klimatam kļūstot siltākam, lapegles augšana var tikt apgrūtināta.

### 3. Fenotipiskā plastiskuma nozīme meža koku adaptācijā

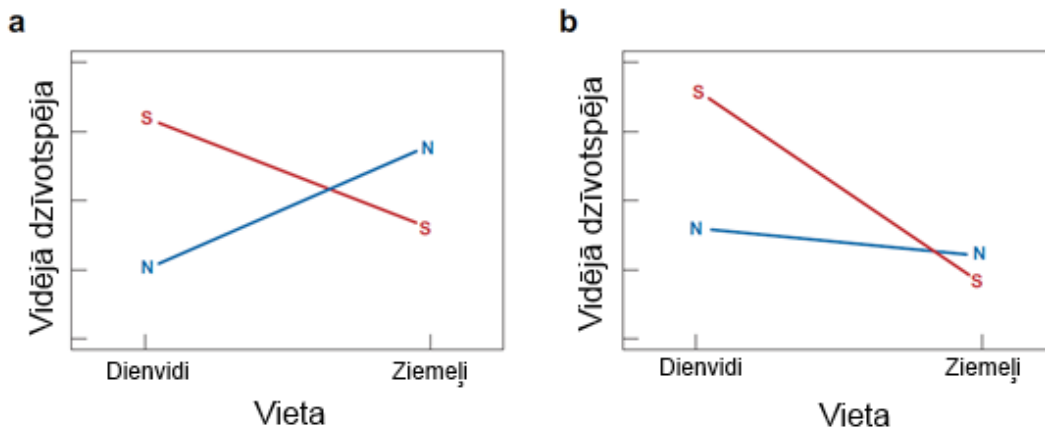
Provenienču eksperimentu rezultāti daudzām koku sugām dažādās pasaules daļās liecina, ka indivīdi no šīm populācijām var izdzīvot un augt ārpus savas pamatteritorijas (dabiskā izplatības areāla). Tomēr starpsugu un iekšsugas konkurence limitē atsevišķu genotipu izplatību. Parasti, salīdzinot lokālās populācijas ar stādījumiem no citām izplatības areāla daļām, labākus dzīvotspējas rādītājus konstatē lokālajai populācijai. Tuvāk izplatības areāla robežām iespējams, ka lokālā adaptācija nespēj kompensēt vides ietekmi. Lokālā adaptācija tiek izteikta kā līdzsvars starp gēnu plūsmu un selekciju. Ģenētiskā diferenciacija un dabiskā selekcija notiek desmitiem un pat simtiem kilometru lielā rādiusā ap pētītām populācijām un ir atšķirīgi atkarībā no sugas, bet ticami gēnu plūsmas dati iegūstami tikai par daudz mazākiem attālumiem. Tā kā datu ieguve par gēnu plūsmu lielos attālos ir apgrūtināta, tad pārsvarā tiek izmantotas dažādas modelēšanas metodes, tomēr tās nesniedz precīzu informāciju par gēnu plūsmas attālumiem (Austerlitz et al., 2004). Tāpat atšķiras gēnu plūsmas attālumi atkarībā no tā, vai tiek apskatīta putekšņu vai sēklu izplatība. Piemēram, parastajai priedei gēnu plūsmas ar putekšņiem attālums noteikts 136 m, kamēr izplatīšanās attālums ar sēklīm ir ievērojami mazāks - nepārsniedz 100 m, atsevišķos pētījumos tikai 17-29 m (Robledo-Arnuncio, Gil, 2005), tomēr iespējams, ka putekšņu izplatība notiek ievērojami lielākā attālumā.

Klimata izmaiņas raisījušas pastiprinātu interesi par sugu un populāciju spēju pielāgoties jauniem vides apstākļiem. Koku sugas ir augušas un aug mainīgā vidē. Izplatības areālu maiņu iespējams detektēt, analizējot plastīdu un kodola DNS pašreizējām populācijām (Petit et al., 2003). Salīdzinot molekulāros un kvantitatīvos datus, var secināt, ka selekcija, kas norisinājās pēc pēdējā ledus laikmeta, ir galvenais faktors, kas ietekmē kvantitatīvo pazīmju variāciju mūsdienās (Kremer et al., 2002). Atkāpjoties kontinentālajam ledājam Eiropā, brīvajās teritorijās strauji ieviesās koku sugas. Palinoloģiskajos pētījumos iegūtie dati liecina, ka vairumam koku sugu migrācijas ātrums bija 50-500 metri gadā, bet priedēm pat 1500 metri gadā (Hewitt, 1999). Kā piemēru pētījumiem par koku sugu izplatību pēc ledāju atkāpšanās var minēt melnalksni (*Alnus glutinosa*), kas ir plaši izplatīta suga visā Eiropā, līdz pat Kaukāzam. Dati par melnalkšņa putekšņiem norādīja vairākus iespējamus izdzīvošanas reģionus glaciālā periodā, ieskaitot Francijas rietumus, Itālijas dienvidus, Korsiku, Grieķiju, Karpatu un Turcijas dienvidrietumus. King un Ferris (1998) veiktajā pētījumā analizēja melnalkšņu hloroplastu DNS, izmantojot PCR-RFLP metodi, un noskaidroja, ka Spānijā, Itālijā, Korsikā, Grieķijā, Bulgārijā, Krimā un Turcijā sastopami atšķirīgi haplotipi, kamēr pārējā Eiropā dominē divi haplotipi no Balkānu reģiona. Tas nozīmē, ka genotipi no Balkānu reģiona, bet ne no pārējām teritorijām, pēc leduslaikmeta strauji rekolonizēja Ziemeļeiropu.

Lokālā adaptācija var notikt tādu dabiskās izlases faktoru kā klimata, augsnes izmaiņu un arī patogēnu, parazītu ietekmē. Šādi var tikt ietekmētas atšķirīgas pazīmes (Hedrick, 2006). Piemēram, Benkman et al. (2001) pārbaudīja hipotēzi, vai vāveru (*Tamiasciurus hudsonicus*) klātbūtne ietekmē koevolūcijas iespējamību starp krustknābjiem (*Loxia curvirostra*) un Klinškalnu priedi (*Pinus contorta* ssp. *latifolia*) un tādējādi ierosina ģeogrāfiski mozaīkveida dabisko izlasi. Vāveres ir galvenās Klinškalnu priedes sēklu patērētājas Amerikā. Tomēr atsevišķos izolētos kalnu reģionos šīs vāveres nav sastopamas, un tur galvenais Klinškalnu priedes sēklu patērētājs ir krustknābis. Priedes šajos reģionos

bez vāveru ietekmes evolucionējušas apmēram 12000 gadus. Balstoties uz pieejamajiem morfoloģiskajiem, ģenētiskajiem un paleobotāniskajiem pētījumiem, autori norāda, ka čiekuru pazīmes šajās izolētajās populācijās attīstījušās atšķirīgi nekā čiekuru pazīmes citās populācijās. Izmantoja datus par priežu čiekuru un krustknābju morfoloģiju, ēšanas paradumiem, lai vērtētu vai starp šīm sugām pastāv savstarpējie pielāgojumi, kas indicētu koevolūcijas esamību. Tika konstatēts, ka čiekuru pazīmes, kas raksturo pielāgošanos vāveru atbaidīšanai (lielāka čiekura masa pret sēklu masu), izolētās populācijās nav tik attīstītas kā pārējās. Savukārt čiekuru pazīmes, kas atbaida krustknābjus (lielākas un biežākas čiekuru zvīņas) ir attīstījušās izolētajās populācijās. Lielāko izolēto Klinškalnu priežu populāciju aizņemtajās teritorijās arī krustknābjiem attīstījušies specifiski pielāgojumi – īsāki un mazāk izliekti knābji, nekā citviet sastopamajiem šīs sugas indivīdiem, lai piekļūtu čiekuriem ar biežākajām zvīņām. Piemērs uzskatāmi parāda koevolūcijas ietekmi un pielāgošanos noteiktu, lokālu, vides faktoru kompleksam.

Mežzinātnieki pēta adaptāciju, veidojot stādījumus atšķirīgos vides apstākļos, kur katrā stādījumā iekļauti indivīdi no ģeogrāfiski atšķirīgās vietās augošām populācijām (provenienču pārbaudes). Šo eksperimentu mērķis ir atrast piemērotākos genotipus dažādiem vides un klimatiskajiem apstākļiem, tomēr šādā veidā iespējams iegūt arī svarīgu informāciju par adaptāciju un ģenētisko diferenciāciju koku populācijās (Langlet, 1971; Ying, Yanchuk, 2006). Telpiskā variācija dabiskās izlases laikā var novest pie lokālās adaptācijas un ģenētiskās diferenciācijas starp populācijām. Ekologi ir pētījuši lokālās adaptācijas procesus, pārstādot indivīdus no krasi atšķirīgiem apstākļiem, piemēram, no zemiens uz augstkalnu apgabalu un otrādi. Ja šādos eksperimentos pārstādītie augi uzrāda zemākus augšanas rādītājus kā vietējās populācijas indivīdi, tad tiek uzskatīts, ka vietējā populācija ir lokāli adaptējusies (3.1. att.) (Kawecki, Ebert, 2004).



N – ziemeļu populācija; S – dienvidu populācija

3.1. attēls. Lokālās adaptācijas definīcijas atspoguļojums.

Redzams, ka ziemeļu un dienvidu populācijas dzīvotspēja (vitalitāte) atspoguļo genotipa-vides mijiedarbību. Vienā gadījumā (a) abām populācijām augstākā absolūtā un relatīvā vitalitāte novērojama populācijas izcelsmes vietā, bet otrā (b) – abām populācijām augstākā absolūtā vitalitāte novērojama dienvidos, bet augstāka relatīvā vitalitāte izcelsmes vietā.

Daudzas pazīmes, kuras ir saistītas ar adaptāciju, regulē liels skaits gēnu (Hedrick, 2006). Ģenētiskā diferenciācija ir atkarīga no vides heterogenitātes un līdzsvara starp dabisko izlasi un gēnu

plūsmu. Piemēram, svarīga pazīme ir šūnu dalīšanās pārtraukšana – izplatības areāla ziemeļos augošie koki pārtrauc kambija šūnu dalīšanos un pieauguma veidošanu agrāk nekā dienvidos augošie. Šādos apstākļos indivīdi ar optimālo fenotipu ir ar visaugstāko vitalitāti; fenotipisko īpašību kopumam esot tālāk no optimuma, vitalitāte samazinās. Ja populācijas izplatīšanās attālumi ir mazi un dabiskās izlases ietekme ievērojama, tad ir iespējama adaptācija vides izmaiņām. Ja izplatīšanās attālumi ir lieli un izlases ietekme vāja, tad ģenētiskā diferenciācija nav iespējama. Nelielās populācijās ģenētiskais dreifs var aizkavēt ģenētisko diferenciāciju un lokālo adaptāciju. Aktīva gēnu plūsma no blakus teritorijām var aizkavēt populācijas optimālās vitalitātes sasniegšanu (Alleaume-Benharira et al., 2006). Pielāgojoties atšķirīgiem vides apstākļiem un ietekmējošajiem faktoriem, pastāvīgi variējoša dabiskā izlase var aizkavēt ģenētisko diferenciāciju, un vecināt fenotipiski plastisku genotipu attīstību (Hedrick, 2006). Lai pētītu lokālo adaptāciju, nepieciešams pētīt populāciju tās izcelsmes vietā, kā arī to, kādus rezultātus uzrāda pārvietotā populācija. Lai salīdzinātu datus un aprēķināto relatīvo vitalitāti, jāizvēlas mērāmos parametrus, kuriem jāatspoguļo vitalitāte.

Lielam skaitam koku sugu raksturīgi ļoti plaši izplatības areāli. Piemēram, Klinškalnu priede (*Pinus contorta*) aug vietās, kur gada vidējā temperatūra variē no  $-7^{\circ}\text{C}$  līdz  $11^{\circ}\text{C}$ , kā arī tās izplatība aptver 33 ģeogrāfiskā platuma grādus, un tās aug līdz pat 3900 metrus virs jūras līmeņa (Rehfeldt et al., 2001). Vairumam koku sugu indivīdi spēj izdzīvot un augt ļoti atšķirīgos vides apstākļos, pat tālu no izcelsmes vietas, ja tie iestādīti labi koptās plantācijās, kur netiek pieļauta konkurence ar citām sugām. Klinškalnu priede var saglabāt labus augšanas parametrus (80% no maksimālā) vietās, kur gada vidējā temperatūra ir aptuveni  $6^{\circ}\text{C}$  un kuras atrodas ārpus sugas izplatības areāla robežas, Eiropā (Rehfeldt et al., 1999).

Parastās priedes populācijām, kas aug starp  $50^{\circ}$  un  $60^{\circ}$  Z pl., optimāla vidējās gada gaisa temperatūra ir  $2,7^{\circ}\text{C}$ , bet izdzīvošana tuvu optimumam teritorijās, kur vidējā gada temperatūra variē no  $1^{\circ}\text{C}$  līdz  $5^{\circ}\text{C}$  (Rehfeldt et al., 2003). Tajā pašā pētījumā noskaidrots, ka dažām lapegļu sugām ir vēl plašāks dabiskās izplatības areāls: no vietām ar gada vidējo temperatūru  $4,6^{\circ}\text{C}$  līdz pat  $10^{\circ}\text{C}$ . Tiek uzskatīts, ka pārvietojot genotipus no vēsākām vietām uz siltākām, paaugstinās saglabāšanās un produktivitātes pazīmju vērtības, un šī sakarība izteiktāka ir teritorijās, kas ir tuvāk sugas izplatības areāla ziemeļu robežai (Hannerz, Westin, 2005; Shutyaev, Giertych, 2000). Pretēji ir Carter (1996) secinājumi, ka no desmit Amerikas dienvidos augošām koku sugām, astoņas labāk augtu vēsākā klimatā. Šīs rezultātu nesakritība skaidrojama gan ar atšķirībām sugu migrācijas virzienos, aizņemot jaunas teritorijas dažādos reģionos, gan klimata mainību ilgstošā periodā un skaidri norāda, ka koku populācijām nepieciešams ilgs laiks (daudzas paaudzes), lai dabiskās izlases ietekmē optimāli pielāgotos noteiktiem, lokāliem apstākļiem.

Sugām un populācijām no atšķirīgiem reģioniem raksturīgas ļoti atšķirīgas reakcijas uz vides maiņu. Atšķirības kvantitatīvajās pazīmēs iespējams detektēt pat starp populācijām, kas aug tikai viena ģeogrāfiskā platuma grāda robežās. Genotipu izplatība ir atkarīga no mijiedarbības ar citiem organismiem un attiecīgo genotipu adaptācijas potenciāla. Pētījumos reti tiek atspoguļoti dati par lokālo adaptāciju. Ja rezultāti tiek standartizēti, tad salīdzināšana tiek veikta ar visu proveniencu rezultātiem attiecīgajā vietā vai arī ar „labāko” (pēc kādas pazīmes vai pazīmju kopas) provenienci.

Ar adaptāciju saistītās kvantitatīvās pazīmēs ir daļēji iedzimstošas (Howe et al., 2003). Lielai daļai kvantitatīvo pazīmju tās kodējošie gēni joprojām nav zināmi.



Asociāciju pētījumi par fenotipisko variāciju saistībā ar mainīgiem, ar kvantitatīvām pazīmēm saistītiem lokusiem, kuri variē atšķirīgos vides apstākļos, var palīdzēt detektēt būtiskas adaptīvās ģenētiskās izmaiņas (González-Martínez et al., 2007).

Tiek uzskatīts, ka lielākajā daļā Eiropas gaisa temperatūra tuvāko 100 gadu laikā paaugstināsies par 4 °C (Houghton et al., 2001). Tiek pieņemts, ka pašreizējie koki nekavējoties veidos fenotipiskās atbildes reakcijas, kuras būs atkarīgas no sugas un konkrētās populācijas. Vēl viena no iespējamām atbildes reakcijām ir sugu migrācija, un ir sugas, kuru areāls mainās jau tagad (Parmesan, 2006). Tomēr, pat pastāvot spēcīgam vides spiedienam, koku dabiskās adaptācijas process būs lēns. Tas saistīts gan ar koku garo dzīves ciklu un līdz ar to lēno paaudžu maiņu, gan nelielo sēklu izplatības attālumu un apgrūtināto dīgstu un jauno koku izdzīvošanu izmainītajā klimatā; savukārt pielāgošanos var veicināt koku ievērojamā ģenētiskā variācija (Savolainen et al., 2004).

### Fenotipiskā plasticitāte un tās ekoloģiskie, evolucionārie, fizioloģiskie un molekulārie aspekti

Klimata izmaiņas nenoliedzami ietekmē vidi, tomēr mūsdienu augi ir spējusi pielāgoties mainīgiem klimatiskajiem apstākļiem pēdējo 2,5 miljonu gadu laikā, kas ietver arī glaciālos – postglaciālos ciklus ar krasām temperatūras, nokrišņu un oglekļa dioksīda koncentrācijas svārstībām (Davis, Shaw, 2001). Augu sugu spēju pielāgoties bez jau pieminētās dabiskās izlases un migrācijas nosaka fenotipiskā plasticitāte: katra individuālā genotipa spēja veidot fenotipiskos pielāgojumus noteiktiem vides apstākļiem (Nicotra et al., 2010).

Kādreiz fenotipiskā plasticitāte tika uzskatīta par maznozīmīgu, tomēr šobrīd ir skaidrs, ka tai ir nozīmīga loma visas sugas evolūcijā un tā tiek ģenētiski kontrolēta: individuālie pielāgojumi var tikt nodoti pēcnācējiem (Bradshaw, 2006). Tiek uzskatīts, ka liela ģenētiskā daudzveidība dabiskajās populācijās palielina iespēju tām adaptēties biotiskām un abiotiskām vides izmaiņām, ieskaitot klimata izmaiņas (Jump et al., 2009). Daļa no šīs ģenētiskās daudzveidības nosaka augu spēju detektēt izmaiņas vidē un atbilstoši reaģēt. Katram indivīdam raksturīga fenotipiskā plasticitāte, kas nosaka amplitūdu, kurā indivīds spēj pielāgoties vides apstākļu izmaiņām, kamēr populācijā var būt fenotipiski vēl plastiskāki indivīdi, kuri izdzīvos un nodrošinās populācijas (sugas) pastāvēšanu pat, ja konkrētais indivīds ies bojā.

Variācijas gēnos, kas kodē temperatūras sensorus un transkripcijas faktorus, kuri regulē vernalizācijas procesu, var palīdzēt augu populācijām pielāgoties temperatūras izmaiņām (Lande, 2009).

Literatūrā tiek uzsvērts, ka strauju klimatisko izmaiņu gadījumā fenotipiskā plasticitāte var noteikt auga atbildes reakcijas gan īslaicīgi, gan ilgtermiņā (Nicotra et al., 2010).

Organisma spēja plastiski pielāgot kādu no pazīmēm tiek regulēta molekulārā līmenī. Piemēram, dati liecina, ka attīstības izmaiņas kontrolē signālceļi, kas detektē abiotiskus signālus, tādus kā gaisma, slāpekļa nodrošinājums (Krouk et al., 2009), sausums (Nilson, Assmann, 2010), kā arī biotiskus signālus (Oldroyd, Downie, 2004). Tomēr daudzām fenotipiskajām izmaiņām, ko ietekmē vide, joprojām nav zināmi vides signālus uztverošie mehānismi (Nicotra et al., 2010). Paplašinoties zināšanām par molekulārajiem mehānismiem, kas kontrolē vides ierosinātās izmaiņas augos, būs iespējams iegūt skaidrāku priekšstatu par iespējamajām ekoloģiskajām un evolucionārajām atbildes

reakcijām gan savvaļas augiem, gan kultūraugiem. Viena no svarīgākajām pazīmēm, kas tiek ģenētiski kontrolēta, bet spēj plastiski pielāgoties apstākļiem, ir ziedēšanas laiks.

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. Adaptīvā plasticitāte var veicināt populācijas izdzīvotspēju jaunā vidē. Tas, cik tuvu plastiskā atbilde ir jaunajā vidē nepieciešamajam fenotipiskajam optimumam, nosaka, cik liela ietekme būs dabiskajai izlasei un līdz ar to – vai veidosies adaptīvās atšķirības starp populācijām. Neadaptīvā plasticitāte jaunas vides ietekmē var izraisīt populācijā fenotipisko atbildi distancēti no nepieciešamā fenotipiskā optimuma (Ghalambor et al., 2007). Tiek uzskatīts, ka adaptīvā fenotipiskā plasticitāte vislabāk var attīstīties heterogēnā vidē, kur tomēr vides apstākļi ir paredzami un stabili (van Kleunen, Fischer, 2005). Fenotipiskās plasticitātes pētījumos galvenais ir identificēt tās pazīmes, kurām būs nozīme mainīgas vides apstākļos, un indivīdus, kuri spēs jaunajiem apstākļiem pielāgoties (Chevin et al., 2010). Pēc tam pazīmes var analizēt esošajos vai simulētos klimatiskajos apstākļos, lai noteiktu, kādi molekulārie mehānismi kopīgi regulē šīs pazīmes dažādām sugām. Funkcionālās pazīmes ir tās, ar kuru palīdzību iespējams raksturot sugas ekoloģiju, nomērot viegli kvantificējamus rādītājus, piemēram, sēklu izmēru, augu augstumu, lapu parametrus, lapu masu uz laukuma vienību u.tml. (Cornelissen et al., 2003). Funkcionālās pazīmes tiek izmantotas gan modeļos, kas prognozē augu izplatību, gan arī klimatiskajos modeļos.

Funkcionālo pazīmju adaptīvā plasticitāte var palīdzēt augiem straujāk pielāgoties jauniem apstākļiem, tomēr, vai iespējams prognozēt konkrētās pazīmes plasticitāti, analizējot pašas pazīmes vai arī citus sugas ekoloģiju raksturojošos parametrus, trūkst informācijas.

Visvairāk informācijas pieejams par lapu fenoloģijas, ziedēšanas laika un sēklu un stādu pazīmju plasticitāti. Parmesan un Yohe (2003) veiktajā meta analīzē 87% no apskatītajām augu sugām tika novērotas fenoloģiskās izmaiņas, pavasarim kļūstot agrākam. Šīs izmaiņas var atspoguļot gan ģenētiskās (strauja evolūcija), gan īslaicīgas epiģenētiskās izmaiņas (Franks, Weis, 2008). Morin et al. (2009) veiktajā pētījumā, modelējot divus iespējamus klimata izmaiņu scenārijus (+3,2 °C un +1 °C) un to ietekmi uz lapu plaukšanu 22 Amerikas koku sugām, noskaidroja, ka klimata izmaiņas ietekmēs lapu fenoloģiju gandrīz visām apskatītajām sugām un lapu plaukšana 21. gadsimtā sāksies no piecām līdz 9,2 dienām agrāk, atkarībā no scenārija.

Viņu izstrādātais modelis tomēr paredz, ka pietiekami aukstu temperatūru trūkums, lai pārtrauktu pumpuru miera periodu, tomēr ietekmēs lapu plaukšanas laiku daudzām koku sugām. Daļai mērenās joslas sugu, iespējams būs novērojami vairāki gadi ar pāragru vai novēlotu pumpuru plaukšanu, neizpildoties nosacījumam par nepieciešamo negatīvo temperatūru summu. Viņi arī secināja, ka sugām ar lielāku izplatības areālu novērojamas lielākas fenoloģiskās izmaiņas.

Kā viens no labāk molekulāri izpētītajiem vides izmaiņu ietekmētajiem mehānismiem augā minams ziedēšanas laiks augu ģenētikas modeļorganismam *Arabidopsis thaliana*. *Arabidopsis* ziedēšanas laiks ir atkarīgs no plastiskas transkripcijas faktora gēna FLC (ziedēšanas lokuss C) regulācijas. To regulē epiģenētiskas izmaiņas histonu konformācijā, vernalizācijas ietekmē. Vernalizācija inducē gēnu VIN3, kurš kontrolē proteīnus, kas modificē hromatīnu un tādejādi

„apklusina” (*gene silencing*) FLC lokusu. Tā kā transkripcijas faktors FLC darbojas kā vairāku ziedēšanas gēnu represors, FLC epigenētiski regulēta apklusināšana ļauj augam uzsākt ziedēšanu. FLC epigenētiska apklusināšana var tikt novērsta tikai nākamajā paaudzē (Simpson, Dean, 2002). Šī gēna homologi un līdzīgi mehānismi konstatēti arī citām augu sugām (Reeves et al., 2007). Kaut arī vernalizācijas procesi sugām ir līdzīgi, tomēr nav iespējams par kādu sugu iegūtu informāciju attiecināt uz evolucionāri tālāk esošām sugām, toties eksperimentālās metodes ir iespējams izmantot arī citu sugu pētījumos.

Ir pētījumi, kuros aprakstīta koku sēkļu pazīmju plasticitāte. Piemēram, gan siltāka gaisa temperatūra sēkļu nobriešanas laikā, gan mātes auga pakļaušana sausuma stresam var samazināt sēkļu miera perioda ilgumu (Roach, Wulff, 1987). Savukārt paaugstināts oglekļa dioksīda daudzums var ietekmēt sēkļu barības rezerves, kā arī samazināt augšanas ātrumu sūnām (Huxman et al., 1998), kamēr kokaugi uz paaugstinātu oglekļa dioksīda daudzumu nereaģē tik krasi (Curtis, Wang, 1998).

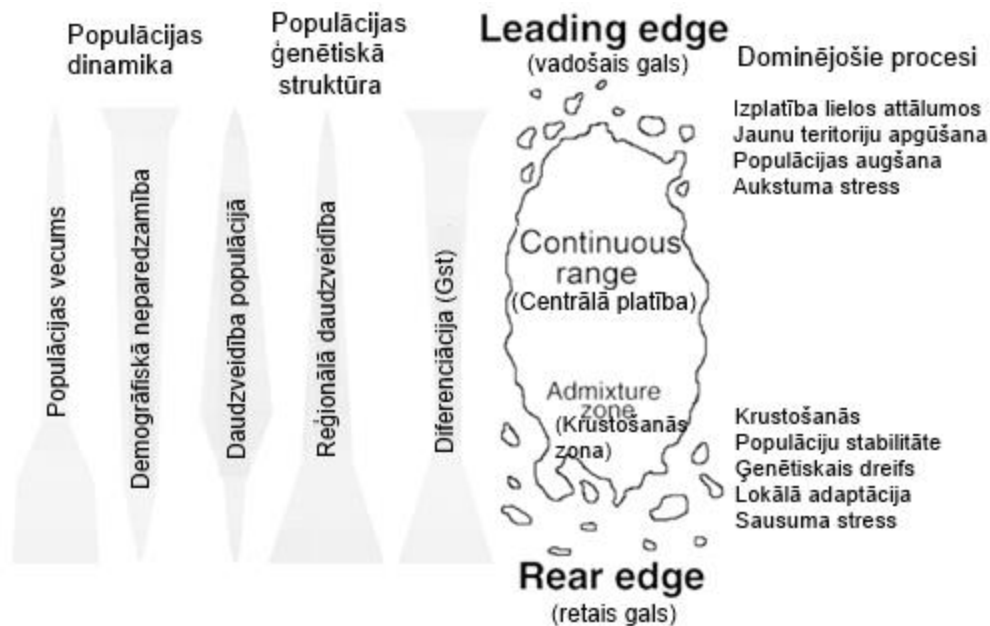
Tomēr liela daļa mehānismu, kuri nodrošina plastiskas atbildes reakcijas uz vides maiņu, un šo mehānismu spēja adaptēties, joprojām nav zināma.

Klimata izmaiņas nākotnē varētu izraisīt atsevišķu sugu izmiršanu, areāla maiņu, izmaiņas galvenajos veģetācijas tipos, kā arī izmaiņas mijiedarbībā starp veģetāciju un atmosfēru. Jau šobrīd ir sugas, kuras pēdējo 16-132 gadu laikā migrējušas polu virzienā ar ātrumu seši kilometri gadā (Parmesan, Yohe, 2003).

Pēdējos gados izstrādāti daudzi sugu izplatības un veģetācijas modeļi, bet lielākajā daļā no tiem nav ņemta vērā esošo genotipu fenotipiskā plasticitāte, kā arī plastiski regulēto fenotipisko pazīmju evolūcija (Chevin et al., 2010).

Plaši izplatīti uz ekoloģiskajām nišām balstīti modeļi, kur tiek ņemts vērā sugas pašreizējais izplatības areāls, klimatiskie apstākļi konkrētajā teritorijā, un izmantotas prognozētās klimatisko apstākļu izmaiņas, lai paredzētu sugu izplatības areālus nākotnē. Šajos modeļos pamatā tiek pieņemts, ka sugas pašreizējā izplatība atklāj visu sugas pašreizējā genofonda ekoloģisko potenciālu un ka sugas aizņemtā ekoloģiskā niša nav laikā mainīga. Tomēr vides apstākļi, kādos pašreiz suga sastopama, var neatspoguļot visu sugas potenciālo areālu. Izplatības areālu var ietekmēt gan dabiskie šķēršļi, piemēram, kalni, jūras, gan mijiedarbība ar citām sugām (Colwell, Rangel, 2009).

Fenotipiskajai plasticitātei ir liela nozīme, paredzot populāciju robežu dinamiku. Populācijas „aizmugurē” (vērtējot areāla izmaiņu virzienu), „retajā galā” (*trailing, rare edge*) plasticitāte var kavēt populācijas atkāpšanos un ietekmēt sugas adaptācijas potenciālu. Sugas kopējās populācijas „vadošajā galā” (*leading edge*), sugai mijiedarbojoties ar citām sugām, var tikt novērotas negaidītas ar plasticitāti saistītas atbildes reakcijas (3.2. att.).



3.2. attēls. Vienas sugas visu populāciju raksturojošās pazīmes un procesi (Hampe, Petit, 2005).

Pēdējā laikā modeļi, kas iekļauj arī fizioloģisko informāciju par sugas variāciju vides apstākļu ietekmē, piedāvā alternatīvu uz korelācijām balstītajiem modeļiem. Pārsvārā šādi modeļi pieejami putnu un rāpuļu sugām, bet ne koku sugām (Kearney, Porter, 2009).

Tiek uzskatīts, ka klimata izmaiņas ietekmēs arī globālo veģetācijas tipu izplatību un to ietekmi uz oglekļa dioksīda līmeni un temperatūru. Dinamiskie globālās veģetācijas modeļi tiek izmantoti, lai prognozētu, kādi funkcionālie augu tipi dominēs konkrētās teritorijās (Morin et al., 2008). Šādas klimata ietekmētas veģetācijas tipa maiņas iespējamās Amazones lietus mežos, tiem pamazām kļūstot par savannu, kas attiecīgi ietekmēs piesaistītā oglekļa apjomu. Tomēr tas, cik krasas būs veģetācijas tipu izmaiņas, pamatā atkarīgs no esošas veģetācijas spējas adaptēties vides izmaiņām. Plastiskas izmaiņas sausuma vai temperatūras ietekmē parasti tiek novērotas lapu ķīmiskajā sastāvā, biomasas sadalījumā un metabolisma ātrumā augos (Tjoelker et al., 2008).

Īstermiņā eksistējošo genotipu plastiskās atbildes reakcijas uz vides izmaiņām noteiks to saglabāšanos, klimatam izmainoties, tomēr šiem plastiskajiem pielāgojumiem var būt nozīme arī sugu evolūcijā. Piemēram, adaptīvā plasticitāte visticamāk veicinās izdzīvotspēju, un samazinās sugām izmiršanas draudus jaunas vides apstākļos, kur liela nozīme būs dabiskās izlases vadītai adaptīvajai evolūcijai (Ghalambour et al., 2007). Arī tā fenotipiskā plasticitāte, kas šobrīd nav adaptīva, var nodrošināt jaunus fenotipus, būtiskus fenotipiskajai evolūcijai, kur par fenotipisko evolūciju sauc ģenētiskās evolūcijas rezultātā radušās fenotipiskās izmaiņas (Chevin et al., 2010). Šobrīd pētījumos par klimata izmaiņu vadītu evolūciju dabiskos un simulētos apstākļos, nav iekļauta informācija par plastiskām un ģenētiskām evolucionārām izmaiņām.

Gan straujas, gan pakāpeniskas klimata izmaiņas izraisīs dabisko izlasi augu populācijās. Ātras klimata izmaiņas izraisīs strauju izlasi, kurā izdzīvos stresa izturīgākie genotipi, bet pakāpeniskas klimata izmaiņas izraisīs pakāpenisku (lēnu) vieglu, genotipu un populāciju mijiedarbības sugas

ietvaros vadītu izlasi. Pastāv arī iespēja, ka, izmainoties vides apstākļiem, notiks izmaiņas visa genoma mērogā, ieskaitot epialēļu veidošanos (Finnegan, 2002) Par epialēlēm sauc vienādus gēnus, kuri atšķiras tikai pēc metilācijas pakāpes un ir saistīti ar fenotipisko plasticitāti (Richards et al., 2010).

Par ģenētisko plasticitāti sauc organisma spēju ģenētiski pielāgoties vides apstākļu izmaiņām. Ģenētiskā plasticitāte atšķiras no fenotipiskās plasticitātes, bet var radīt mehānismu, kas rada fenotipiski plastiskas atbildes reakcijas. Tai ir nozīmīga loma straujas adaptācijas nodrošināšanā, jo epiģenētiskas izmaiņas var notikt daudz straujāk un biežāk nekā DNS sekvences izmaiņas genomā.

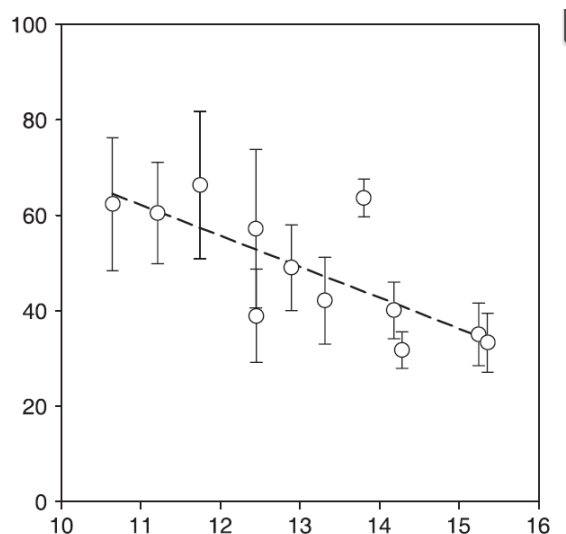
Pētījumi, kuros tiks izmantotas klasiskās plasticitāti pētošās metodes kombinācijā ar epiģenētiskajiem marķieriem, ļaus saistīt ģenētiskos procesus ar fenotipiskās plasticitātes evolūciju (Bossdorf et al., 2008). Nav īsti skaidrs, vai domestikācija un selekcija ir veicinājušas vai samazinājušas fenotipisko plasticitāti. Līnijām, kuru selekcijai kā kritērijs izraudzīta ražas stabilitāte, varētu būt augstāka fenotipiskā plasticitāte, tāpēc ka relatīvi liels skaits morfoloģisko un fizioloģisko pazīmju nodrošina ražas stabilitāti. Selekcija, izmantojot kā kritēriju ūdens uzņemšanas plasticitāti, var izraisīt gan labāku izdzīvotspēju, gan arī lielāku ražu. Tāpat to gēnu identificēšana, kuri nodrošina vides signālu uztveršanu augā, var radīt iespēju selekcionēt augus ar augstāku fenotipisko plasticitāti, lai tiem būtu labāka noturība pret mainīgajiem vides apstākļiem (Nicotra, Davidson, 2010).

### Epiģenētiskie efekti

Epiģenētisko atmiņu var skaidrot kā adaptīvās fenotipiskās plasticitātes veidu, kuras efekts saglabājas konkrētajā paaudzē un tiek īstenots ar specifiskām epiģenētiskajām izmaiņām embriogēneses laikā, un ietekmē DNS replikāciju, rekombināciju un gēnu ekspresiju nākamajām paaudzēm (Brautigam et al., 2013). Epiģenētika tiek skaidrota arī kā meiotiski un mitotiski pārmantojamas izmaiņas gēnu funkcijās, kuras neizmaina DNS sekvences (Bonasio et al., 2010).

Molekulārā līmenī epiģenētisko regulāciju veido tādas atgriezeniskās izmaiņas kā DNS metilācija, histonu modifikācijas un mazās RNS. Epiģenētiskās izmaiņas visa genoma mērogā nav konstantas, tās laikā mainās. Epiģenētiskās izmaiņas iesaistītas ģenētiskajā imprintingā, transpozonu apklusināšanā, gēnu ekspresijas regulācijā un heterohromatīna organizēšanā (Boyko, Kovalchuk, 2008).

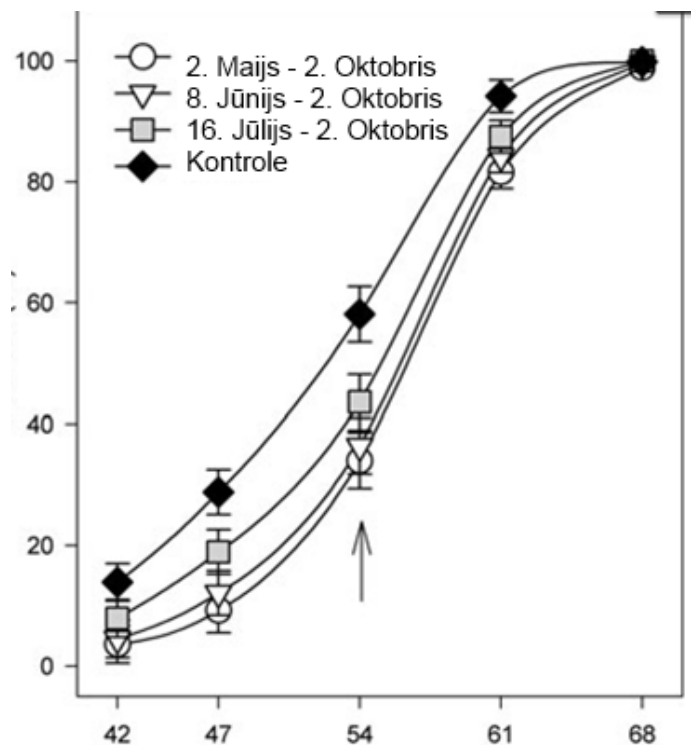
Šo efektu ilustrē Kvaalen un Johnsen (2008) pētījums par to, kā parastā egļu embriogēneses (dīglja attīstības sēklā) laikā pielāgojas apkārtējās vides temperatūrai, izmantojot epiģenētiskos mehānismus. Vieni un tiem pašiem genotipiem zigotiskās un somatiskās embriogēneses laikā nodrošinot atšķirīgu temperatūru (18, 23 un 28 °C), un no iegūtā materiāla vienādos apstākļos izaudzējot stādus, konstatēja – jo siltāka temperatūra embriogēneses laikā, jo lielāki koku pirmo divu gadu augstuma pieaugumi un tie vēlāk veido apikālos pumpurus. Atšķirības apikālo pumpuru veidošanās laikā bija līdzvērtīgas tām, kādas konstatējamas 4-6 ģeogrāfiskā platuma grādus atstatus augošām egļu proveniencēm (3.3. att.). Secināts, ka eksistē ģenētiskie mehānismi, kas darbojas pretēji gēnu plūsmas rosinātajai populāciju „unifikācijai” un nodrošina, ka pēcnācēju pumpuru veidošanās laiks tiek pielāgots tam (lokālajam) temperatūras klimatam, kādā aug mātes koks, tādējādi nodrošinot labākas pēcnācēju izdzīvošanas iespējas. Rezultāti indicē to, ka epiģenētiskie mehānismi iedzimst un tiek ģenētiski regulēti.



3.3. attēls. Sakarība starp kumulatīvo embriogēnētisko audu indukcija procentu (y ass) un vidējo jūlija temperatūru °C sēklu ievākšanas gadā (x ass), kas raksturo epiģenētisko mehānismu iedzimtību.

Provenienču un klonālais materiāls ir piemērots epiģenētiskās atmiņas mehānismos iesaistīto gēnu un citu regulējošo elementu identificēšanai.

Johnsen et al. (2005) veica eksperimentu, ievācot sēklas kontrastējošos klimatiskajos apstākļos. Mātes koki tika pakļauti paaugstinātai temperatūrai vairākos laika punktos, sākot no sievišķās mežozes līdz embriogēnēzei, pēc tam analizējot visus pēcnācējus no šiem krustojumiem. Tika noteikts apikālā pumpura veidošanās laiks, salcietība rudenī un skuju koku fitohormonu transkripcijas līmenis. Netika atrastas atšķirības starp pēcnācējiem, kas varētu tikt saistītas ar temperatūras atšķirībām prezigotiskajās stadijās un apaugļošanas laikā. Bet tika konstatēta sakarība starp pēcnācēju augšanu un dienu skaitu no proembrija stadijas līdz sēklu nobriešanai. Pēcnācēji, kuriem embriogēnēzes laikā bija nodrošināti siltāki apstākļi, veidoja apikālos pumpurus vēlāk un tiem tika konstatēts zemāks fitohormonu Phy un PaChi4 gēnu transkripcijas līmenis. Balsoties uz pētījuma rezultātiem, izvirzīta hipotēze, ka temperatūra zigotiskās embriogēnēzes laikā regulē epiģenētisko atmiņu pēcnācēju stādījumos, ietekmējot pumpuru veidošanās laiku, salcietības nodrošināšanā un embriogēnēzē iesaistītu gēnu ekspresiju parastajai eglei (3.4. att.).



y ass – pumpuru veidošanās, %; x ass - dienu skaits no 1999. gada 1. jūlija līdz eksperimenta beigām;  
 līknes - vidējā vērtība no 8 ģimenēm un 12 atkārtojumiem, kur katru atkārtojumu veido 20 stādi no katras ģimenes

3.4. attēls. Pumpuru veidošanās laiks atšķirīgos apstākļos augušu mātes koku pēcnācējiem.

Tiek uzskatīts, ka mazās RNS ir iesaistītas epigenētiskajā regulācijā. Mazās RNS iesaistītas gēnu regulācijā un gēnu apklusināšanā (Yakovlev et al., 2011). Yakovlev et al. (2010) identificēja 44 jaunas mikroRNS parastajai eglei, no kurām 16 mikroRNS bija atšķirīgi ekspresētas pēcnācējiem ar būtiskām atšķirībām pumpuru veidošanās, bet šāda ekspresija netika konstatēta tām ģimenēm, kuru pumpuru veidošanās nebija ietekmēta, liecinot par šo mikroRNS lomu epigenētiskajos mehānismos. Tika noskaidrots, ka gēnus PaLPT4, PaGaMYB, PaMYB10 un PaSPB13 visticamāk regulē mikroRNS pab-miR100, 159a, 858 un 156c, un tie saistīti (konstatēta korelācija) ar epigenētiskās atmiņas regulāciju.

Kapeller et al. (2013) veikuši plašus pētījumus provenienču stādījumos Austrijā, saistībā ar klimata izmaiņām un adaptāciju. Viņi pārbaudīja dažādu skuju koku sugu brīvapputes ģimeņu pēcnācējus atšķirīgos, simulētos apstākļos un noteica kvantitatīvās pazīmes. Viņi noskaidroja, ka būtiskas atšķirības stadiem nosakāmas gan starp sugām, gan proveniencēm, gan atšķirīgiem sēklu veidošanās gadiem.

Epigenētiskās 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.

#### Fenotipiskās plasticitātes un epigenētisko efektu pētījumos izmantojamās metodes

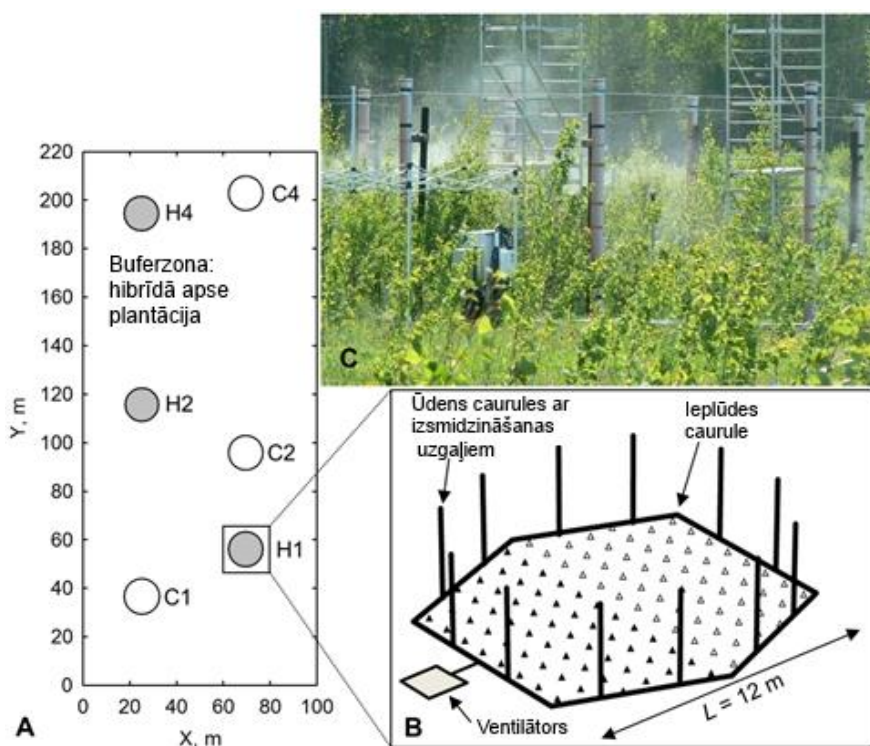
Fenotipiskās plasticitātes, gēnu plūsmas un epigenētisko mehānismu pētījumos koku sugām plaši tiek izmantoti provenienču eksperimenti gan *in situ* gan *ex situ*, kur tiek noteikti koku fenotipiskie

parametri, kā arī dati tiek papildināti, izmantojot dažādas molekulārās bioloģijas metodes. Piemēram, Yakovlev et al. (2010) eksperimenti veikti ar parastās egles pēcnācējiem no diviem kontrolētiem krustojumiem ar atšķirīgiem pumpuru veidošanās laikiem. No abām ģimenēm ievāktas sēklas no indivīdiem, augošiem aukstā vidē un siltā vidē, kopā ievācot četrus dažādus sēklu veidus. Sēklas tika iesētas astoņās augšanas kamerās 22 °C temperatūrā un audzētas garās dienas (18 h gaisma un 6 h tumsa) apstākļos. Pēc astoņu nedēļu audzēšanas četras kameras tika pārprogrammētas uz 12 h gaismas un 12 h tumsas režīmu. Stādiem veikti augšanas, pumpuru veidošanās mērījumi, kā arī pēc 6 un 20 dienām no eksperimenta sākuma ievākti paraugi molekulārajām analīzēm (mikroRNS vērtēšanai). Atšķirīga pieeja provenienču stādījumu ģenētiskajai analīzei piedāvāta Schueler et al. (2012) un Kapeller et al. (2013) publikācijās.

Eksperimenti ar mērķi labāk izprast epiģenētiskos efektus plaši veikti papelēm un apsēm. Piemēram, Gourcilleau et al. (2010) publicējuši rezultātus no eksperimentiem ar sešiem *P.deltoides* x *P.nigra* hibrīdiem. Stādi audzēti 17 dienas dažādos apstākļos – ar augsnes mitrumu 32% un augsnes mitrumu no 7-13%. Tiem noteikti ar biomasas veidošanos saistīti parametri – stumbru biomasas, augstums, sakņu biomasas, lapu skaits, kopējā lapu platība, specifiskā lapu platība. Veikta epiģenētisko izmaiņu konstatēšana – noteikts kopējā DNS metilācijas līmenis, DNS metiltransferāzes aktivitāte un izoformas, histonu H3 un H4 acetilācija un histonu deacetilāzes aktivitāte un izoformas, bez pārbaudēm nākamajā paaudzē (pēc Brautigam et al., 2013).

Nokrišņu daudzuma un gaisa mitruma izmaiņu ietekmes uz kokiem pētījumiem Igaunijā izveidota eksperimentālā sistēma (FAHM sistēma – 3.5. att.), kurā iespējams kontrolēt šos meteoroloģiskos parametrus. Sākotnējie rezultāti liecina, ka FAHM eksperimentālā sistēma sekmē ūdens aprites koku lapotnē samazināšanos gan palielinātā gaisa mitruma, gan lapu virsmas pazeminātās temperatūras dēļ (Kupper et al., 2011). Šo divu faktoru izmaiņas var būtiski ietekmēt visa koka fizioloģiju, anatomiju un barības vielu uzņemšanu. Citā eksperimentā, izmantojot šo pašu sistēmu un stādījumus, noteikts, ka palielināts gaisa mitrums būtiski samazina koku augstuma pieaugumu, stumbru diametru un koku transpirāciju. Eksperimentos nav analizēta skuju koku atbildes reakcija uz gaisa mitruma izmaiņām.





3.5. attēls. FAHM eksperimenta plāns (Tullus et al., 2012).

Koku sugu un populāciju adaptācijas potenciāla pētījumi kļūst nozīmīgāki klimata izmaiņu kontekstā, nodrošinot precīzāku izpratni par to ietekmi un iespējamajiem adaptāciju veicinošajiem pasākumiem. Sevišķi nozīmīgi tas ir sugām ar garu dzīves ciklu, kur klimata izmaiņu ietekme izpaužas un adaptāciju veicinošus pasākumus ir iespējams veikt tikai ilgākā laika periodā.

Kopumā zinātniskās literatūras analīze liecina: daudzas pazīmes, kuras ir saistītas ar adaptāciju, regulē liels skaits gēnu, un ģenētiskā diferenciācija ir atkarīga no vides heterogenitātes un līdzsvara starp dabisko izlasi un gēnu plūsmu – ja putekšņu un/vai sēkļu izplatīšanās attālumi ir lieli un izlases ietekme vāja, tad ģenētiskā diferenciācija nav iespējama, t.i., aktīva gēnu plūsma no blakus teritorijām var aizkavēt populācijas optimālās vitalitātes sasniegšanu. Aizvien lielāks skaits pētījumu pēdējos gados liecina, ka fenotipiskajai plasticitātei (spējai pielāgoties vides apstākļu izmaiņām, mainot fenotipu) ir nozīmīga loma visas sugas evolūcijā un tā tiek ģenētiski kontrolēta: individuālie pielāgojumi var tikt nodoti pēcnācējiem. Tātad ir iespējams selekcionēt augus ar augstāku fenotipisko plasticitāti, lai tiem būtu labāka noturība mainīgos vides apstākļos. Tas ir būtiski arī meža koku sugām, ņemot vērā samērā plašo klimata izmaiņu prognožu atšķirību un nenoteiktību. Jāņem vērā, ka joprojām liela daļa mehānismu, kuri nodrošina plastiskas atbildes reakcijas uz vides maiņu, ir aktīvs pētījumu objekts (t.i., nav pilnībā izprasti). Līdzīgi tas ir arī attiecībā uz epiģenētisko atmiņu (adaptīvās fenotipiskās plasticitātes veidu) – pētījumos ar parasto egli ir pierādīts, ka tai var būt nozīmīga loma straujas adaptācijas klimatam veicināšanā, tomēr trūkst pētījumu ar citām koku sugām, kā arī zināšanu par šo pazīmi nosakošajiem ģenētiskajiem mehānismiem.

## Izmantotie informācijas avoti

1. Alleaume-Benharira M., Pen I.R., Ronce O. (2006). Geographical patterns of adaptation within a species' range: interactions between drift and gene flow. *Journal of Evolutionary Biology*, 19: 203–215.
2. Amorini E., Bruschini S., Cutini A., Lorenzo M.G., Fabbio G. (1998). Treatment of Turkey oak (*Quercus cerris* L.) coppices. Structure, biomass and silvicultural options. *Annali dell Istituto Sperimentale per la Selvicoltura*, 27:121–129.
3. Austerlitz F., Dick C.W., Dutech C., Klein E.K., Oddou-Muratorio S., Smouse P.E., Sork V.L. (2004). Using genetic markers to estimate the pollen dispersal curve. *Molecular Ecology*, 13: 937–954.
4. Avotniece Z., Rodinov V., Lizuma L., Briede A., Kļaviņš M. (2010). Trends in frequency of extreme climate events in Latvia. *Baltica*, 23: 135–148.
5. Babst F., Poulter B., Trouket V., Tan K., Neuwirth B., Wilson R., Carrer M., Grabner M., Tegel W., Levanic T., Panayotov M., Urbinati C., Bouriaud O., Ciais P., Frank D. (2012). Site- and species-specific responses of forest growth to climate across the European continent. *Global Ecology and Biogeography*, 22: 706–717.
6. Bambe B. (2009). Veģetācijas dinamika vērī pēc 2005. gada janvāra vējgāzes Krustkalnu dabas rezervātā. *Mežzinātne*, 19: 5–27.
7. Barbaroux C., Breda N. (2002). Contrasting distribution and seasonal dynamics of carbohydrate reserves in stem wood of adult ring-porous sessile oak and diffuse-porous beech trees. *Tree Physiology*, 22: 1201–1210.
8. Benkman C.W., Holimon W.C., Smith J.W. (2001). The influence of a competitor on the geographic mosaic of coevolution between crossbills and lodgepole pine. *Evolution*, 55(2): 282–294.
9. Biondi F., Waikul K. (2004). DENDROCLIM2002: AC++ program for statistical calibration of climate signals in tree-ring chronologies. *Computers and Geosciences*, 30: 303–311.
10. Bolte A., Czajkowski T., Kompa T. (2007). The north-eastern distribution range of European beech—a review. *Forestry*, 80: 413–429.
11. Bonasio R., Tu S., Reinberg D. (2010). Molecular signals of epigenetic states. *Science*, 330 (6004): 612–616.
12. Bossdorf O., Richards C.L., Piqliucci M. (2008). Epigenetics for ecologists. *Ecology Letters*, 11: 106–115.
13. Boyko A., Kovalchuk I. (2008). Epigenetic control of plant stress response. *Environmental and Molecular Mutagenesis*, 49: 61–72.
14. Bradshaw A.D. (2006). Unraveling phenotypic plasticity - why should we bother? *New Phytologist*, 170: 644–648
15. Bradshaw R.H.W., Lindbladh M. (2005). Regional spread and stand-scale establishment of *Fagus sylvatica* and *Picea abies* in Scandinavia. *Ecology*, 86: 1679–1686.
16. 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.
17. Bréda N., Cochard H., Dreyer E., Granier A. (1993). Field comparison of transpiration, stomatal conductance and vulnerability to cavitation of *Quercus petraea* and *Quercus robur* under water stress. *Annals of Forest Science*, 50: 571–582.
  18. Brūmelis G., Dauškane I., Ikaunieca S., Javoiša B., Kalviškis K., Madžule L., Matisons R., Strazdina L., Tabors G., Vimba E. (2011). Dynamics of natural hemiboreal woodland in the Moricsala Reserve, Latvia: the studies of K. R. Kupffer revisited. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 26: 54–64.
  19. Burton L.D. (2011). *Introduction to forestry science*, 3rd ed. Delmar, Clifton Park. 544 p.
  20. Carter K.K. (1996). Provenance tests as indicators of growth response to climate change in 10 north temperate tree species. *Canadian Journal of Forest Research*, 26: 1089–1095.
  21. Cheaib A., Badeau V., Boe J., Chuine I., Delire C., Delire E., François C., Gritti E.S., Legay M., Pagé C., Thuiller W., Viovy N., Leadley P. (2012). Climate change impacts on tree ranges: model intercomparison facilitates understanding and quantification of uncertainty. *Ecology Letters*, 15: 533–544.
  22. Chevin L.-M., Lande R., Mace G.M. (2010). Adaptation, plasticity, and extinction in a changing environment: towards a predictive theory. *PLoS Biology*, 8: e1000357.
  23. Clark J.S. (1998). Why trees migrate so fast: confronting theory with dispersal biology and the paleorecord. *The American Naturalist*, 152: 204–224.
  24. Colwell R.K., Rangel T.F. (2009). Hutchinson’s duality: the once and future niche. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 106: 19651–19658.
  25. Corlett R.T., Westcott D.A. (2013). Will plant movements keep up with climate change? *Trends in Ecology and Evolution*, 28: 482–488.
  26. Cornelissen J.H.C., Lavorel S., Garnier E., Diaz S., Buchmann N., Gurvich D.E., Reich P.B., ter Steege H., Morgan H.D., van der Heijden M.G.A., Pausas J.G., Poorter H. (2003). A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51: 335–380.
  27. Cox C.B., Moore P.D. (2010). *Biogeography: an ecological and evolutionary approach*. John Wiley & Sons, Hoboken. 506 p.
  28. Dale V.H. (1989). Wind dispersed seeds and plant recovery on the Mount St. Helens debris avalanche. *Canadian Journal of Botany*, 67: 1434–1441.
  29. Davis M.B., Shaw R.G. (2001). Range shifts and adaptive responses to quaternary climate change. *Science*, 292: 673–679.
  30. den Ouden J., Jansen P.A., Smit R. (2005). Jays, mice and oaks: predation and dispersal of *Quercus robur* and *Q. petraea* in North-western Europe. In: Forget P.M., Lambert J.E., Hulme P.E., Vander Wall S.B. (eds.) *Seed fate: predation, dispersal and seedling establishment*. CABI, Oxfordshire, 223–239.
  31. Despain D.G. (2001). Dispersal ecology of lodgepole pine (*Pinus contorta* Dougl.) in its native environment as related to Swedish forestry. *Forest Ecology and Management*, 141: 59–68.

32. Dittmar C., Zech W., Elling W. (2003). Growth variations of common beech (*Fagus sylvatica* L.) under different climatic and environmental conditions in Europe—a dendroecological study . *Forest Ecology and Management*, 173: 63–78.
33. Dreimanis A. (2005). Mežsaimniecības vēsturiskā mantojuma zinātniska izpēte un izvērtējums Šķēdes mežu novadā – atskaite. Jelgava. 87 lpp.
34. Dreimanis A., Šulcs V. (2006). Sarkanā ozola *Quercus rubra* L. mežaudzes Šķēdes mežu novadā. *LLU raksti*, 17: 78–87.
35. Drobyshev I., Niklasson M., Eggertsson O., Linderson H., Sonesson K. (2008). Influence of annual weather on growth of pedunculate oak in Southern Sweden. *Annals of Forest Science*, 65: 512 (1–14).
36. Dzenis J. (2013). Klimatisko faktoru rekonstrukcijas modeļa izveide pēc parastās priedes *Pinus sylvestris* L. un parastās egles *Picea abies* (L.) Karst. gadskārtu platumu mainības. Maģistra darbs, Latvijas Universitāte. 52 lpp.
37. Ellenberg H.H. (1988). *Vegetation ecology of Central Europe*. Cambridge University press, London. 731 p.
38. Ennos R.A. (1994). Estimating the relative rates of pollen and seed migration among plant populations. *Heredity*, 72: 250–259.
39. EUFORGEN (2009a). Distribution maps, *Fagus sylvestris* (L.). [skatīts 2013.gada 28.novembrī]. Pieejams:  
[http://www.euforgen.org/fileadmin/www.euforgen.org/Documents/Maps/JPG/Fagus\\_sylvatica.jpg](http://www.euforgen.org/fileadmin/www.euforgen.org/Documents/Maps/JPG/Fagus_sylvatica.jpg).
40. EUFORGEN (2009b). Distribution maps, *Quercus petraea* (L.). [skatīts 2013.gada 28.novembrī]. Pieejams:  
[http://www.euforgen.org/fileadmin/www.euforgen.org/Documents/Maps/JPG/Quercus\\_petraea.jpg](http://www.euforgen.org/fileadmin/www.euforgen.org/Documents/Maps/JPG/Quercus_petraea.jpg).
41. Finnegan E.J. (2002). Epialleles – a source of random variation in times of stress. *Current Opinion in Plant Biology*, 5: 101–106.
42. Franks S.J., Weis A.E. (2008). A change in climate causes rapid evolution of multiple life-history traits and their interactions in an annual plant. *Journal of Evolutionary Biology*, 21: 1321–1334.
43. Gemmel P. (1988). Beeting in *Picea abies* (L.) Karst. Growth and damage in a field experiment. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 3: 201–212.
44. Ghalambor C.K., McKay J.K., Carroll S.P., Reznick D.N. (2007). Adaptive versus non-adaptive phenotypic plasticity and the potential for contemporary adaptation in new environments. *Functional Ecology*, 21: 394–407.
45. Giesecke T., Hickler T., Kunkel T., Martin T., Richard H.W. (2007). Towards an understanding of the Holocene distribution of *Fagus sylvatica* L. *Journal of Biogeography*, 34: 118–131.
46. González-Martínez S.C., Wheeler N.C., Ersoz E., Nelson C.D., Neale D.B. (2007). Association genetics in *Pinus taeda* L. I.Wood property traits. *Genetics*, 175: 399–409.

47. Götmark F., Berglund A., Wiklander K. (2005a). Browsing damage on broadleaved trees in semi-natural temperate forests in Sweden, with a focus on oak regeneration. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 20: 223–234.
48. Götmark F., Fridman J., Kempe G., Norden B. (2005b). Broadleaved tree species in conifer dominated forestry: Regeneration and limitation of saplings in southern Sweden. *Forest Ecology and Management*, 214: 142-157.
49. Gourcilleau D., Bogeat-Triboulot M.B., Thiec D.L., Lafon-Placette C., Delaunay A., El-Soud W.A., Brignolas F., Maury S. (2010). DNA methylation and histone acetylation: genotypic variations in hybrid poplars, impact of water deficit and relationships with productivity. *Annals of Forest Science*, 67: 208.
50. Hampe A., Petit R.J. (2005). Conserving biodiversity under climate change: the rear edge matters. *Ecology Letters*, 8: 461–467.
51. Hanewinkel M., Cullmann D.A., Schelhaas M.J., Nabuurs G.J. (2012). Climate change may cause severe loss in the economic value of European forest land. *Nature Climate Change*, 3: 203–207.
52. Hannerz M., Westin J. (2005). Autumn frost hardiness in Norway spruce plus tree progeny and trees of the local and transferred provenances in central Sweden. *Tree Physiology*, 25: 1181-1186.
53. Hedrick P.W. (2006). Genetic polymorphism in heterogeneous environments: the age of genomics. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 37:67–93.
54. Hewitt G.M. (1999). Post-glacial recolonization of European biota. *Biological Journal of the Linnean Society*, 68: 87–112.
55. Hickler T., Vohland K., Feehan J., Miller P.A., Smith B., Costa L., Giesecke T., Fronzek S., Carter T.R., Cramer W., Kuhn 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: 60–63.
56. Higgins S.I., Nathan R., Cain M.L. (2003). Are long-distance dispersal events in plants usually caused by nonstandard means of dispersal? *Ecology*, 84: 1945–1956.
57. Horn H.S., Nathan R., Kaplan S.R. (2001). Long-distance dispersal of tree seeds by wind. *Ecological Research*, 16: 877–885.
58. Houghton J.T., Ding Y., Griggs D.J., Noguer M., van der Linden P.J., Dai X., Maskell K., Johnson C.A. eds. (2001). *IPCC Climate Change 2001: The Scientific Basis*. Cambridge, UK: Cambridge University Press. 881 p.
59. Howe G.T., Aitken S.N., Neale D.B., Jermstad K.D., Wheeler N.C., Chen T.H.H. (2003). From genotype to phenotype: unraveling the complexities of cold adaptation in forest trees. *Canadian Journal of Botany*, 81: 1247–1266.
60. Howe H.F., Smallwood J. (1982). Ecology of seed dispersal. *Annual Reviews of Ecology and Systematics*, 13: 201–228.
61. Huntley B., Bartlein P.J., Prentice I.J. (1989). Climatic control of distribution and abundance of beech (*Fagus L.*) in Europe and North America. *Journal of Biogeography*, 16: 551–560.

62. Huntley B., Prentice I.C. (1993). Holocene vegetation and climates of Europe. In: Wright H.E. (ed.) Global climates since the last glacial maximum. University of Minnesota Press, 136–168.
63. Huntley G., Barnard P., Altwegg R., Chambers L., Coetzee B.W.T., Gibson L., Hockey P.A.R., Hole D.G., Midgley G.F., Underhill L.G., Willis S.G. (2010). Beyond bioclimatic envelopes: dynamic species' range and abundance modelling in the context of climatic change. *Ecography*, 33: 621–626.
64. Huxman T.E., Hamerlynck E.P., Jordan D.N., Salsman K.J., Smith S.D. (1998). The effects of parental CO<sub>2</sub> environment on seed quality and subsequent seedling performance in *Bromus rubens*. *Oecologia*, 114: 202–208.
65. Ikauniece S., Brūmelis G., Kasparinskis R., Nikodemus O., Amatniece V. (2012). Augsnēs faktoru nozīme kokaudzes sastāva veidošanā ozolu (*Quercus robur* L.) mežaudzēs. *Mežzinātne*, 26: 41–60.
66. IPCC, 2007: Climate Change 2007: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Core Writing Team, Pachauri R.K. and Reisinger A. (eds.)]. IPCC, Geneva, Switzerland. 104 p.
67. Jensen T.S. (1985). Seed-seed predator interactions of European beech, *Fagus sylvatica* and forest rodents *Clethrionomys glareolus* and *Apodemus flavicollis*. *OIKOS*, 44: 149–156.
68. Johnsen Ø., Fossdal C.G., Nagy N., Mølmann J., Dæhlen O.G., Skrøppa T. (2005). Climatic adaptation in *Picea abies* progenies is affected by the temperature during zygotic embryogenesis and seed maturation. *Plant, Cell, and Environment*, 28: 1090–1102.
69. Johnson W.C., Adkisson C.S. (1985). Dispersal of beech nuts by blue jays in fragmented landscape. *American Midland Naturalist*, 113: 319–324.
70. Jump A.S., Hunt J.M., Martinez-Izquierdo A., Penuelas J. (2006). Natural selection and climate change: temperature-linked spatial and temporal trends in gene frequency in *Fagus sylvatica*. *Molecular Ecology*, 15: 3469–3480.
71. Jump, A.S., Marchant R., Peñuelas J. (2009). Environmental change and the option value of genetic diversity. *Trends in Plant Science*, 14: 51–58.
72. Kapeller S., Schuler S., Huber G., Božič G., Wohlgemuth T., Klumpp R. (2013). Provenance trials in Alpine range- review and perspectives for applications in climate change. In: Cerbu G.A., Hanewinkel M., Gerosa G., Jandl R. (eds.) Management strategies to adapt Alpine space forests to climate change risks. [skatīts 2013.gada 28.novembrī]. Pieejams: <http://www.intechopen.com/books/management-strategies-to-adapt-alpine-space-forests-to-climate-change-risks/provenance-trials-in-alpine-range-review-and-perspectives-for-applications-in-climate-change>
73. Kawecki T.J., Ebert D. (2004). Conceptual issues in local adaptation. *Ecology Letters*, 7: 1225–1241.
74. Kearney M., Porter W. (2009) Mechanistic niche modelling: combining physiological and spatial data to predict species' ranges. *Ecology Letters*, 12: 334–350.
75. King R.A., Ferris C. (1998). Chloroplast DNA phylogeography of *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. *Molecular Ecology*, 7: 1157–1161.

76. Kramer K., Degen B., Buschbom J., Hickler T., Thuiller W., Sykes M., de Winter W. (2010). Modelling exploration of the future of European beech (*Fagus sylvatica* L.) under climate change - Range, abundance, genetic diversity and adaptive response. *Forest Ecology and Management*, 259: 2213–2222.
77. Kremer A., Kleinshmit J., Cottrell J., Cundall E.P., Deans J.D., Ducouso A., König A.O., Lowe A.J., Munro R.C., Petit R.J., Stephan B.R. (2002). Is there a correlation between chloroplastic and nuclear divergence, or what are the roles of history and selection on genetic diversity in European oaks? *Forest Ecology and Management*, 156: 75-87.
78. Kremer A., Ronce O., Robledo-Arnuncio J.J., Guillaume F., Bohrer G., Nathan R., Bridle J.R., Gomulkiewicz R., Klein E.K., Ritland K., Kuparinen A., Gerber S., Schueler S. (2012). Long-distance gene flow and adaptation of forest trees to rapid climate change. *Ecology Letters*, 15: 378–392.
79. Krouk G., Tranchina D., Lejay L., Cruikshank A.A., Shasha D., Coruzzi G.M., Gutiérrez R.A. (2009). A systems approach uncovers restrictions for signal interactions regulating genome-wide responses to nutritional cues in *Arabidopsis*. *PLOS Computational Biology*. [skatīts 2013.gada 28.novembrī]. Pieejams: <http://www.ploscompbiol.org/article/info%3Adoi%2F10.1371%2Fjournal.pcbi.1000326>.
80. Kullman L. (1998). Palaeoecological, biogeographical and palaeoclimatological implications of early Holocene immigration of *Larix sibirica* Ledeb. into the Scandes Mountains, Sweden. *Global Ecology and Biogeography Letters*, 7: 181–188.
81. Kullman L. (2002). Rapid recent range-margin rise of tree and shrub species in the Swedish Scande. *Journal of Ecology*, 90: 68–77.
82. Kullman L. (2008). Thermophilic Tree Species Reinvasde Subalpine Sweden-Early Responses to Anomalous Late Holocene Climate Warming. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 40: 104–110.
83. Kunstler G., Curt T., Lepart J. (2004). Spatial pattern of beech (*Fagus sylvatica* L.) and oak (*Quercus pubescens* Mill.) seedlings in natural pine (*Pinus sylvestris* L.) woodlands. *European Journal of Forest Research*, 123: 331–337.
84. Kupper P., Söber J., Sellin A., Löhmus K., Tullus A., Räm O., Lubenets K., Tulva I., Uri V., Zobel M., Kull O., Söber A.(2011). An experimental facility for free air humidity manipulation (FAHM) can alter water flux through deciduous tree canopy. *Environmental and Experimental Botany*, 72: 432–438.
85. Kvaalen H., Johnsen O. (2008). Timing of bud set in *Picea abies* is regulated by a memory of temperature during zygotic and somatic embryogenesis. *New Phytologist*, 177: 49–59.
86. Lande R. (2009). Adaptation to an extraordinary environment by evolution of phenotypic plasticity and genetic assimilation. *Journal of Evolutionary Biology*, 22: 1435–1446.
87. Langlet O. (1971). Two hundred years of genecology. *Taxon*, 20: 653–721.
88. Larsson-Stern M. (2003). Larch in commercial forestry: A literature review to help clarify the potential of hybrid larch (*Larix × eurolepis* Henry) in southern Sweden. *Swedish Forestry, Alnarp*. 92 p.

89. Lebourgeois F., Breda N., Ulrich E., Granier A. (2005). Climate-tree-growth relationships of European beech (*Fagus sylvatica* L.) in the French Permanent Plot Network (RENECOFOR). *Trees*, 19: 285–401.
90. Lenoir J., Graae B.J., Aarrestad P.A., Alsos I.G., Armbruster W.S., Austrheim G., Bergendorff C., Birks J.H.B., Bråthen K.A., Brunet J., Bruun H.H., Dahlberg C.J., Decocq G., Diekmann M., Dynesius M., Ejmæs R., Grytnes J.A., Hylander K., Klanderud K., Luoto M., Milbau A., Moora M., Nygaard B., Nygaard A., Ravolainen V.T., Reinhardt S., Sandvik S.M., Schei F.H., Speed J.D.M., Tveraabak L.U., Vandvik V., Velle L.G., Velle R., Zobel M., Svenning J.-C. (2013). Local temperatures inferred from plant communities suggest strong spatial buffering of climate warming across Northern Europe. *Global Change Biology*, 19: 1470–1481.
91. Levin S., Muller-Landau H.C., Nathan R., Chave J. (2003). The ecology and evolution of seed dispersal: a theoretical perspective. *Annual Reviews of Ecology, Evolution and Systematics*, 34: 575–604.
92. Lindbladh M., Bradshaw R., Holmquist B.H. (2000). Pattern and process in south Swedish forests during the last 3000 years, sensed at stand and regional scales. *Journal of Ecology*, 88: 113–128.
93. Lindner M., Maroschek M., Netherer S., Kreme A., Barbati A., Garcia-Gonzalo J., Seidl R., Delzon S., Corona P., Kolström M., Lexer M.J., Marchetti M. (2010). Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. *Forest Ecology and Management*, 259: 698–709.
94. Lizuma L., Kļaviņš M., Briede A., Rodinova V. (2007). Long-term changes of air temperature in Latvia, In: Kļaviņš, M. (Ed.), *Climate change in Latvia*. University of Latvia, Riga, 11–20.
95. Magri D. (2008). Patterns of post-glacial spread and the extent of glacial refugia of European beech (*Fagus sylvatica*). *Journal of Biogeography*, 35: 450–463.
96. 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.
97. Martin P.H. (1999). Norway maple (*Acer platanoides*) invasion of a natural forest stand: understory consequence and regeneration pattern. *Biological Invasions*, 1: 215–222.
98. Matisons R., Brūmelis G. (2012). Influence of climate on tree-ring and earlywood vessel formation in *Quercus robur* in Latvia. *Trees*, 26: 1251–1266.
99. 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: 33–44.
100. Mauriņš A. (2003). Kļavas (*Acer*). Broks (red.) *Meža enciklopēdija*. Zelta grauds, Rīga. 367 lpp.
101. Mauriņš A.M., Zvirgzds A. (2006). *Dendroloģija*. LU akadēmiskais apgāds, Rīga. 447 lpp.



102. Meier E.S., Lischke H., Schmatz D.R., Zimmermann N.E. (2012). Climate, competition and connectivity affect future migration and ranges of European trees. *Global Ecology and Biogeography*, 21:164–178.
103. Modry M., Hubeny D., Rejšek K. (2004). Differential response of naturally regenerated European shade tolerant tree species to soil type and light availability. *Forest Ecology and Management*, 188: 185–195.
104. Morin X., Ameglio T., Ahas R., Kurz-Besson C., Lanta V., Lebourgeois F., Miglietta F., Chuine I. (2007). Variation in cold hardiness and carbohydrate concentration from dormancy induction to bud burst among provenances of three European oak species. *Tree Physiology*, 27: 817–825.
105. Morin X., Lechowicz M.J., Augspurger C., O'Keefe J., Viner D., Chuine I. (2009). Leaf phenology in 22 North American tree species during the 21st century. *Global Change Biology*, 15: 961–975.
106. Morin X., Viner D., Chuine I. (2008). Tree species range shifts at a continental scale: new predictive insights from a process-based model. *Journal of Ecology*, 96: 784–794.
107. Nagel A.T., Svoboda M., Diaci J. (2006). Regeneration patterns after intermediate wind disturbance in an old-growth *Fagus – Abies* forest in southeastern Slovenia. *Forest Ecology and Management*, 226: 268–278.
108. Nathan R., Schurr F.M., Spiegel O., Steinitz O., Trakhtenbrot A., Tsoar A. (2008). Mechanisms of long-distance seed dispersal. *Trends in Ecology and Evolution*, 23: 638–647.
- 109.
110. 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.
111. Nicotra A.B., Davidson A. (2010). Adaptive phenotypic plasticity and plant water use. *Functional Plant Biology*, 37: 117–127.
112. Niinemets U. (1998). Growth of young trees of *Acer platanoides* and *Quercus robur* along a gap-understory continuum: interrelationships between allometry, biomass partitioning, nitrogen, and shade tolerance. *International journal of plant sciences* 159: 318–330.
113. Niklasson M., Lindbladh M., Björkman L. (2002). A long-term record of *Quercus* decline, logging and fires in a southern Swedish *Fagus – Picea* forest. *Journal of Vegetation Science*, 13: 765–774.
114. Nilson S.E., Assmann S.M. (2010). Heterotrimeric G proteins regulate reproductive trait plasticity in response to water availability. *New Phytologist*, 185: 734–746.
115. Nilsson S.G., Wästljung U. (1987). Seed predation and cross-pollination in mast-seeding beech (*Fagus sylvatica*) patches. *Ecology*, 68: 260-265.
116. Oddou-Muratorio S., Bontemps A., Klein E.K., Chibick I., Vendramin G.G., Suyama Y. (2010). Comparison of direct and indirect genetic methods for estimating seed and pollen dispersal in *Fagus sylvatica* and *Fagus crenata*. *Forest Ecology and Management*, 259: 2151–2159.

117. Oldroyd G.E., Downie J.A. (2004). Nuclear calcium changes at the core of symbiosis signalling. *Current Opinion in Plant Biology*, 9: 351–357.
118. Övergaard R., Gemmel P., Karlsson M. (2007). Effects of weather conditions on mast year frequency in beech (*Fagus sylvatica* L.) in Sweden. *Forestry*, 80: 555–565.
119. Parmesan C. (2006). Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 37: 637–669.
120. Parmesan C., Yohe G. (2003). A globally coherent fingerprint of climate change
121. Pearson R.G., Dawson T.P. (2003). Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography*, 12: 361–371.
122. Petit R.J., Aguinagalde I., de Beaulieu J.-L., Bittkau C., Brewer S., Cheddadi R., Ennos R., Fineschi S., Grivet D., Lascoux M., Mohanty A., Müller-Starck G., Demesure-Musch B., Palmé A., Martín J.P., Rendell S., Vendramin G.G. (2003). Glacial refugia: hotspots but not melting pots of genetic diversity. *Science*, 300: 1563–1565.
123. Petit R.J., Bialozyt R., Garnier-Gere P., Hampe A. (2004). Ecology and genetics of tree invasions: from recent introductions to quaternary migrations. *Forest Ecology and Management*, 197:117–137.
124. Piovesan G., Biondi F., Di Filippo A., Alessandrini A., Maugeri M. (2008). Drought-driven growth reduction in old beech (*Fagus sylvatica* L.) forests of the central Apennines, Italy. *Global Change Biology*, 14: 1–17.
125. Priedītis N. (1999). *Latvijas mežs: daba un daudzveidība*. ET Cetera, Rīga. 209 lpp.
126. Rackham O. (2003). *Ancient woodland, its history, vegetation and uses in England*. Great Britain: Castlepoint Press. 584 p.
127. Reeves P.A., He Y., Schmitz R.J., Amasino R.M., Panella L.W., Richards C.M. (2007). Evolutionary conservation of the FLOWERING LOCUS C-mediated vernalization response: evidence from the sugar beet (*Beta vulgaris*). *Genetics*, 176: 295–307.
128. Rehfeldt G.E., Tschebakova N.M., Milyutin L., Parfenova E., Wykoff W.R., Kouzmina N.A. (2003). Assessing population response to climate in *Pinus sylvestris* and *Larix* spp. of Eurasia with climate-transfer models. *Eurasian Journal of Forest Research*, 6: 83–98.
129. Rehfeldt G.E., Wykoff W.R., Ying C.C. (2001). Physiologic plasticity, evolution, and impacts of a changing climate on *Pinus contorta*. *Climatic Change*, 50: 355–376.
130. Rehfeldt G.E., Ying C.C., Spittlehouse D.L., Hamilton D.A. (1999). Genetic responses to climate change in *Pinus contorta*: niche breadth, climate change, and reforestation. *Ecological Monographs*, 69: 375–407.
131. Reich P.B., Oleksyn J. (2008). Climate warming will reduce growth and survival of Scots pine except in the far north. *Ecological Letters*, 11: 588–597.
132. Richards C.L., Bossdorf O., Pigliucci M. (2010). What role does heritable epigenetic variation play in phenotypic evolution? *Bioscience*, 60: 232–237.
133. Riepšas E., Straigyte L. (2008). Invasiveness and ecological effects of red oak (*Quercus rubra* L.) in Lithuanian forests. *Baltic Forestry*, 14: 122–130.

134. Roach D.A., Wulff R.D. (1987). Maternal effects in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 209–235.
135. Robledo-Arnuncio J.J., Gil L. (2005). Patterns of pollen dispersal in a small population of *Pinus sylvestris* L. revealed by total-exclusion paternity analysis. *Heredity*, 94: 13–22.
136. Rozas V. (2001). Detecting the impact of climate and disturbances on tree-rings of *Fagus sylvatica* L. and *Quercus robur* L. in a lowland forest in Cantabria, Northern Spain. *Annals of Forest Science*, 58: 237–251.
137. Sabule I. (2009). Klimatisko faktoru ietekme uz Eiropas dižskābarža (*Fagus sylvatica* L.) radiālo augšanu Šķēdes novadā. Bakalaura darbs, Latvijas Universitāte. 29 lpp.
138. Sabule L. (2009). Eiropas dižskābarža *Fagus sylvestris* (L.) izplatība Šķēdes mežu novadā. Maģistra darbs, Latvijas Universitāte. 39 lpp.
139. Sagnard F., Pichot C., Dreyfus P., Jordano P., Fady B. (2007). Modelling seed dispersal to predict seedling recruitment: Recolonization dynamics in a plantation forest. *Ecological Modelling*, 203: 464–474.
140. Saltre F., Saint-Amant R., Gritt E.S., Brewer S., Gaucherel C., Davis B.A.S., Chuine I. (2013). Climate or migration: what limited European beech post-glacial colonization? *Global Ecology and Biogeography*, 22: 1217–1227.
141. Savolainen O., Bokma F., García-Gil M.R., Komulainen P., Repo T. (2004). Genetic variation in cessation of growth and frost hardiness and consequences for adaptations of *Pinus sylvestris* to climatic changes. *Forest Ecology and Management*, 197: 79–89.
142. Schueler S., Kapeller S., Konrad H., Geburek T., Mengl M., Bozzano M., Koskela J., Lefevre F., Hubert J., Kraigher H., Longauer R., Olrik D.C. (2012). Adaptive genetic diversity of trees for forest conservation in a future climate: a case study on Norway spruce in Austria. *Biodiversity and Conservation*: 1-16.
143. Scotti-Saintagne C., Mariette S., Porth I., Goicoechea P.G., Barreneche T., Bodendes C., Burg K., Kremer A. (2004). Genome scanning for interspecific differentiation between two closely related oak species [*Quercus robur* L. and *Q. petraea* (Matt.) Liebl.]. *Genetics*, 168: 1615–1626.
144. Shutyaev A.M., Giertych M. (2000). Genetic subdivisions of the range of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) based on a transcontinental provenance experiment. *Silvae Genetica*, 49: 137–151.
145. Simpson G.G., Dean C. (2002). Arabidopsis, the Rosetta stone of flowering time? *Science*, 296: 285–289.
146. Sjors H. (1963). Amphi-Atlantic zonation, Nemoral to Arctic. In: Love A., Love D. (eds.) *North Atlantic biota and their history*. Pergamon press, Oxford. 109–126.
147. Skuja Z. (2012). Parastās kļavas *Acer platanoides* L. piemērotība dendroklimatoloģiskiem pētījumiem Latvijā. Bakalaura darbs, Latvijas Universitāte. 34 lpp.
148. Sork V.L. (1984). Examination of seed dispersal and survival in red oak, *Quercus rubra* (Fagaceae), using metal-tagged acorns. *Ecology*, 65: 1020–1022.
149. Svenning J.C., Sandel B. (2013). Disequilibrium vegetation dynamics under future climate change. *American Journal of Botany*, 100: 1266–1286.

150. Sykes M.T. (2001). Modelling the potential distribution and community dynamics of lodgepole pine (*Pinus contorta* Dougl. ex. Loud.) in Scandinavia. *Forest Ecology and Management*, 141: 69–84.
151. Sykes M.T., Prentice I.C., Cramer W. (1996). A bioclimatic model for the potential distribution of north European tree species under present and future climates. *Journal of Biogeography*, 23: 203–233.
152. Temņikova N. (1975). Klimats. Pūriņš V. (red.) Latvijas PSR ģeogrāfija. Zinātne, Rīga, 45–54.
153. Thuiller W. (2003). BIOMOD—optimizing predictions of species distributions and projecting potential future shifts under global change. *Global Change Biology*, 9: 1353–1362.
154. Tjoelker M.G., Oleksyn J., Reich P.B., Zytkowskiak R. (2008). Coupling of respiration, nitrogen, and sugars underlies con-vergent temperature acclimation in *Pinus banksiana* acrosswide-ranging sites and populations. *Global Change Biology*, 14: 782–797.
155. van der Schrier G., Briffa K.R., Jones P.D., Osborn T.J. (2006). Summer moisture variability across Europe. *Journal of Climate*, 19: 2818–2834.
156. van Kleunen M., Fischer M. (2005). Constraints on the evolution of adaptive phenotypic plasticity in plants. *New Phytologist*, 166: 49–60.
157. Vrška T., Adam D., Hort L., Kolar T., Janik D. (2009). European beech (*Fagus sylvatica* L.) and silver fir (*Abies alba* Mill.) rotation in the Carpathians—A developmental cycle or a linear trend induced by man? *Forest Ecology and Management*, 258: 347–356.
158. Weber P., Bugmann H., Pluess A.R., Walthert L., Rigling A. (2013). Drought response and changing mean sensitivity of European beech close to the dry distribution limit. *Trees*, 27: 171–181.
159. Wigley T.M.L., Briffa K.R., Jones P.D. (1984). On the average value of correlated time series, with applications in dendroclimatology and hydrometeorology. *Journal of Climate and Applied Meteorology*, 23: 201–213.
160. Wilson J.R.U., Dormontt E.E., Prentis P.J., Lowe A.J., Richardson D.M. (2009). Something in the way you move: dispersal pathways affect invasion success. *Trends in Ecology and Evolution*, 24:136–144.
161. Yakovlev I.A., Asante D.K., Fossdal C.G., Junttila O., Johnsen Ø. (2011). Differential gene expression related to an epigenetic memory affecting climatic adaptation in Norway spruce. *Plant Science*, 180: 132–139.
162. Ying C.C., Yanchuk A.D. (2006). The development of British Columbia’s tree seed transfer guidelines: Purpose, concept, methodology, and implementation. *Forest Ecology and Management*, 227: 1-13.
163. Zerbe S. (2002). Restoration of natural broad-leaved woodland in Central Europe on sites with coniferous forest plantations. *Forest Ecology and Management*, 167: 27–42.
164. Žiogas A., Juronis V., Sneškiene V., Gabrilavičius R. (2006). Pathological condition of introduced conifers in the forests of south-western and western Lithuania. *Baltic Forestry*, 12: 234–242.
165. Fritts H.C. (2001). *Tree rings and climate*. Blackburn Press, Caldwell, New Jersey. 567 p.

166. Vetaas O.R. (2002). Realized and potential climate niches: a comparison of four Rhododendron tree species. *Journal of Biogeography*, 29: 545–554.
167. Grissino-Mayer H.D. (2001). Evaluating crossdating accuracy: a manual and tutorial for the computer program COFECHA. *Tree-Ring Research*, 57: 205–221.
168. R Core Team (2013). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Pieejams: <http://www.R-project.org/>.
169. R Core Team (2014). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. <http://www.R-project.org>
170. Bunn A.G. (2008). A dendrochronology program library in R (dplR). *Dendrochronologia*, 26: 115–124.
171. Vitas A., Žeimavičius K. (2010). Regional tree-ring chronology of European larch (*Larix decidua* Mill.) in Lithuania. *Baltic Forestry*, 16: 187–193.
172. Oleksyn J., Fritts H.C. (1991). Influence of climatic factors upon tree rings of *Larix decidua* and *L. decidua* x *L. kaempferi* from Pulawy, Poland. *Trees – Structure and Function*, 5: 75–82.
173. Sudachkova N.E., Milyutina I.L., Romanova L.I., Semenova G.P. (2004). The annual dynamics of reserve compounds and hydrolytic enzymes activity in the tissues of *Pinus sylvestris* L. and *Larix sibirica* Ledeb. *Eurasian Journal of Forest Research*, 7: 1–10.