

Latvijas Universitāte Bioloģijas fakultāte
Latvijas Valsts mežzinātnes institūts „Silava”

DĀRTA KĻAVIŅA

PARASTĀS EGLES (*PICEA ABIES* (L.) H. KARST.)
EKTOMIKORIZAS APSAIMNIEKOTĀS MEŽAUDZĒS
LATVIJĀ

Promocijas darba kopsavilkums

Doktora grāda iegūšanai bioloģijas nozarē
Apakšnozare: ekoloģija

Rīga, 2015

Promocijas darbs izstrādāts

Latvijas Valsts mežzinātnes institūtā “Silava” sadarbībā ar Latvijas Universitātes Bioloģijas fakultāti, Somijas Meža Pētījumu Institutu “Metla” (tagad Somijas Dabas Resursu Institūts (Luke)) un Zviedrijas Lauksaimniecības Universitāti no 2009. līdz 2015. gadam.

Darba izstrāde finansēta no AS “Latvijas valsts meži” projekta Nr. 5.5-5.1/000s/101/11/12; ERAF projekta (Nr. L-KC-11-0004) „Metodes un tehnoloģijas meža kapitālvērtības palielināšanai”, SIA “Rīgas Meži” (projekta Nr.: 5.5-5.1/001Y/110/08/8) un ERAF projekta Nr. 2013/0065/2DP/2.1.1.1.0/13/APIA/VIAA/034. Atbalsts sniegts arī no Valsts pētījumu programmas „Meža un zemes dzīļu resursu izpēte, ilgtspējīga izmantošana - jauni produkti un tehnoloģijas” (ResProd) apakšprojekta “Vienvecuma egļu mežu audzēšanas potenciāls auglīgajās meža ekosistēmās” un Latvijas Zinātnes padomes granta Nr.426/2012.

Mūžizglītības programma “ERASMUS”, SNS projekts “NEFOM” un COST akcija FP1103 finansiāli atbalstīja apmaiņas vizītes uz sadarbības laboratoriju Somijā.



Darbs sastāv no ievada, četrām nodaļām, literatūras saraksta un pieciem pielikumiem.
Darba forma: disertācija bioloģijas nozares ekoloģijas apakšnozarē.

Darba zinātniskie vadītāji:

Dr. silv., vad. pētn. Tālis Gaitnieks (Latvijas Valsts mežzinātnes institūts “Silava”);
Prof. Dr. habil. biol. Indriķis Muižnieks (Latvijas Universitāte);
Dr. phil. Audrius Menkis (Zviedrijas Lauksaimniecības Universitāte).

Darba recenzenti:

Prof., Dr. Guntis Brūmelis (Latvijas Universitāte);
Vad.pētn. Dr. Dainis Edgars Ruņģis (Latvijas Valsts mežzinātnes institūts “Silava”);
Prof., Dr. Roger Finlay (Zviedrijas Lauksaimniecības Universitāte, Zviedrija).

Promocijas darba aizstāvēšana notiks 2015. gada 22. septembrī plkst. 14:30 LU akadēmiskajā centrā Torņkalnā (Jelgavas iela 1, 702. auditorija) Latvijas Universitātes bioloģijas nozares promocijas padomes atklātā sēdē. Ar promocijas darbu un tā kopsavilkumu var iepazīties Latvijas Universitātes bibliotēkā Rīgā, Kalpaka bulvārī 4.

LU bioloģijas zinātņu nozares promocijas

padomes priekšsēdētājs Guntis Brūmelis / _____

promocijas padomes sekretāre Daina Eze / _____

© Latvijas Universitāte, 2015

© Dārta Kļaviņa, 2015

Anotācija

Disertācijā apkopoti sešu pētījumu rezultāti par parastās egles (*Picea abies*) stādmateriāla mikorizāciju un ektomikorizas sēnēm audzēs, kurās veikta saimnieciskā darbība. Katrs pētījums sniedz ieskatu par ektomikorizu sugu sastāvu saistībā ar koku augšanas gaitu, augsnes parametriem un audzes apsaimniekošanas veidu. Galvenās metodes šajā darbā ir īssakņu morfotipēšana un sēņu sugu identificēšana pēc ribosomālā RNS gēnu ITS rajona sekvencēm. Papildus novērtēta arī audzes vai stādu augšanas gaita, morfoloģiskie rādītāji, vitalitāte un augsnes parametri.

Kopumā no analizētajiem sakņu paraugiem iegūtas 148 sēņu sugu sekvences, kas galvenokārt pieder sugām no bazīdijsēņu rindām *Atheliales*, *Agaricales*, *Russulales* un *Thelephorales* vai askusēņu rindām *Helotiales* un *Pezizales*. Jaunos stādījumos dominēja ektomikorizas sēnes *Thelephora terrestris*, *Amphinema byssoides* un *Wilcoxina* spp., savukārt pieaugušās audzēs, pārsvarā ar kūdras augsnēm, ektomikorizu pamatā veidoja *Tylospora*, *Amphinema*, *Lactarius* un *Tomentella* ģints sugas. Vairākas ektomikorizas sēņu sugas kā egļu sakņu simbioti Latvijā konstatētas pirmo reizi.

Iegūtie rezultāti liecina, ka īssakņu parametri (morfoloģiskie rādītāji, bojājumu pakāpe, mikorizācija un mikorizas sēņu sugu sastāvs) ir saistīti ar egļu veselības stāvokli un var tikt izmantoti kā koku vitalitātes rādītāji. Atšķirības ektomikorizu sugu sastopamības ziņā daļēji skaidrojamas arī ar augsnes faktoriem (augsnes mitrums, pH un barības vielu saturs). Jaunos egļu stādījumos stādmateriāla izcelsme (dažādas proveniences), audzēšanas tehnoloģija un stādvieta sagatavošanas veids ietekmē stādu mikorizāciju un augšanas gaitu.

Saturs

1. Ievads.....	5
1.1. Literatūras apskats	5
1.2. Pētījuma struktūra, uzdevumi un aizstāvēšanai izvirzītās tēzes	7
2. Materiāls un metodes.....	7
2.1. Pētījuma objekti un eksperimentu dizains	7
2.2. Sakņu analīzes.....	9
2.3. Koku augšanas gaitas un vitalitātes novērtējums; skuju un augsnes analīzes.....	11
2.4. Datu apstrāde un analīze	11
3. Rezultāti un diskusija	12
3.1. Īssakņu vitalitāte un mikorizācija audzēs ar vainaga bojājumu simptomiem (1. pētījums)	12
3.2. Īssakņu sastopamība un ECM sēnes kūdras augsnēs ar <i>Heterobasidion</i> spp. inficētās audzēs (2. pētījums).....	14
3.3. Pelnu mēslojuma ietekme uz īssakņu mikorizāciju pieaugušās egļu audzēs (3. pētījums)	17
3.4. Stādvieta sagatavošanas ietekme uz stādu mikorizāciju un augšanu (4. pētījums)	19
3.5. Sēklu izcelsmes ietekme uz stādu augšanu un mikorizāciju (5. pētījums).....	21
3.6. Stādmateriāla audzēšanas tehnoloģijas un mikorizācija (6. pētījums)	23
3.7. Kopējie rezultāti un diskusija par ECM sugu ekoloģiju.....	26
4. Secinājumi	27
Pētījuma aprobācija	28
Literatūras saraksts	30
Pateicības	35

1. Ievads

1.1. Tēmas aktualitāte, darba mērķis un uzdevumi

Sakņu virsma ir pastāvīgas mijiedarbības zona starp augu un dažādiem rizoferas organismiem. Mikorizas sēnes ir viena no šo organismu grupām – tās veido simbiozi ar augiem. Meža ekosistēmā ektomikorizas (ECM) ir viens no visplašāk izplatītajiem šo simbiotisko attiecību tipiem, kā arī dominējošais mikorizu tips ziemeļu puslodes boreālajos mežos (Smith & Read, 1997).

Ektomikorizas uzlabo augu minerālo barošanos, kā arī pozitīvi ietekmē to vitalitāti, aizsargājot augus no tādiem apkārtējās vides stresa faktoriem, kā sausums, patogēni u.tml. ECM sēnēm ir nozīmīga loma koku augšanas un produktivitātes nodrošināšanā, kā arī meža ekosistēmas stabilitātē kopumā. Tā kā dažādām ECM sēnēm ir atšķirīga ekoloģija (Lehto *et al.*, 2008; Velmala *et al.*, 2014), uzskata, ka augsta ECM daudzveidība ir svarīga mežaudzes dinamiskai funkcionēšanai. Tāpēc ECM sēņu un to sabiedrību pētījumi saistībā ar meža apsaimniekošanas veidiem ir būtiski.

Priežu dzimtas *Pinaceae* suga parastā egle (*Picea abies* (L.) Karst.) ir viena no svarīgākajām koku sugām boreālajos mežos Eiropā. Parastās egles meži aizņem 17 % (5374 km²) no Latvijas mežu kopplatības (Jansons, 2011). Šī suga veido simbiozi ar daudzām ECM sēņu sugām (Rudawska, 2007). Informācija par parastās egles ECM sēņu sabiedrībām Latvijā ir fragmentāra un galvenokārt saistīta ar sēņu auglķermeņu uzskaites datiem. Atsevišķos pētījumos izmantota arī sakņu morfortipēšanas metode (Gaitnieks *et al.*, 2000; Gaitnieks, 2005), taču Latvijā līdz šim nav veikti pētījumi, kuros ECM veidojošās sugas noteiktas ar molekulārajām metodēm.

No Eiropas mežos dominējošām koku sugām parastā egle ir ļoti uzņēmīga pret abiotiskiem un biotiskiem stresa faktoriem (Modrzyński, 2007). Šīs sugas augsto jutību pret vides stresu veicina arī seklā sakņu sistēma (Mäkinen *et al.*, 2001). Arī meteoroloģiskie faktori var ietekmēt sakņu sistēmu, jo saknes vairāk ietekmē sala izraisīti bojājumi nekā skuju vai koksnes kambiju (Bigras & Dumais, 2005).

Lai paaugstinātu mežu ražību, mežsaimniecībā parasti izmanto augsnes hidrotehnisko meliorāciju. Augstās koksnes produktivitātes dēļ, ko egļu meži ar nosusinātām augsnēm sasniedz 40 līdz 60 gados, tiek rekomendēta to stādīšana arī susinātās platībās (Zālītis, 2006). Latvijā 2067 km² (38 %) no egļu mežiem aug meliorētās meža zemēs (Jansons, 2011). Taču, salīdzinot ar egļu audzēm uz minerālaugsnēm, egles audzēšana susinātās kūdras augsnēs dažkārt ir problemātiska (Rütting *et al.*, 2014). Nepieciešamo barības

elementu pielietojums sabalansētās devās var sekmēt koksnes pieaugumu un susināto mežu stabilitāti kopumā (Aronsson & Ekelund, 2004). Koksnes pelni nodrošina augus ar kāliju (Augusto *et al.*, 2008), kas var iztrūkt mežos kūdras augsnēs (Finer, 1989 un citētie literatūras avoti). Ilgstošs pozitīvs pelnu mēslojuma efekts uz koku augšanu ir novērots mežaudzēs ar slāpekli bagātām seklām kūdras augsnēm (Hytönen, 2003; Aronsson & Ekelund, 2004) un susinātiem kūdrājiem (Moilanen *et al.*, 2002).

Latvijā vairāk kā 20% egļu ir trupējušas (Arhipova *et al.*, 2011). Sakņu trupi izraisošās sakņu piepes (*Heterobasidion annosum* s.l.) sugas parasti ir sastopamas sausās, smilšainās augsnēs ar relatīvi augstu pH un zemu organisko vielu saturu (Redfern *et al.*, 2010). Taču Latvijā sakņu trupe bieži sastopama arī nosusinātos mežos, galvenokārt barības vielām bagātos kūdreņos. Sakņu trupes izplatība ir saistīta ar augsnes mikroorganismu aktivitāti un to antagonismu pret *H. annosum* (Arhipova u.c., 2008; Grantina-Ievina *et al.*, 2013), ietverot arī ECM sēnes (Napierała-Filipiak & Werner, 2000). Latvijā ar *Heterobasidion* inficētās un veselās egļu audzēs salīdzināti īssakņu (*fine root*) morfoloģiskie parametri un ECM morfotipu sastopamība (Gaitnieks *et al.*, 2000; Gaitnieks, 2005).

Daudzos eksperimentos pierādīts, ka celmu izstrāde ir efektīva metode, lai ierobežotu *H. annosum* micēlija izplatību stipri inficētās platībās (Vasaitis *et al.*, 2008). Tomēr celmu izstrādes iespējamā ietekme uz vidi ilgtermiņā ir pētīta ļoti fragmentāri (Walmsley & Godbold, 2010). Tikai dažos pētījumos celmu izstrādes vietās ir analizēta sakņu mikorizācija un ECM sēņu sabiedrības (Page-Dumroese *et al.*, 1998; Menkis *et al.*, 2010; Kataja-aho *et al.*, 2012), tāpēc trūkst datu par celmu izstrādes ietekmi dažādos meža tipos un ģeogrāfiskos rajonos. Latvijā uzsākti vairāki piloteksperimenti, lai izvērtētu celmu izstrādes fitopatoloģiskos, ekoloģiskos un ekonomiskos aspektus (Lazdiņš u.c., 2014).

Katru gadu AS „Latvijas valsts meži” kokaudzētavās izaudzē 23 miljonus *P. abies* stādu. Stādu audzēšanas režīms, izmantotās tehnoloģijas un sēklu izcelsme var būtiski ietekmēt stādu izdzīvošanu un augšanu (Ying, 1991), kā arī stādu mikorizāciju un sēņu daudzveidību (Menkis *et al.*, 2005, Rudawska *et al.*, 2006; Flykt *et al.*, 2008; Velmala *et al.*, 2013). Labi attīstītas ECM var nodrošināt labāku stādu izdzīvošanu un augšanu gan stādaudzētavā, gan lauka apstākļos (Menkis *et al.*, 2007).

Darba mērķis ir raksturot parastās egles mikorizāciju Latvijā atkarībā no audžu bojājuma pakāpes, stādmateriāla veida un apsaimniekošanas režīma.

Lai sasniegtu darba mērķi, tika izvirzīti sekojoši **darba uzdevumi**:

1) novērtēt egļu īssakņu sēņu sabiedrības audzēs ar skuju bojājumiem vai *Heterobasidion* izraisīto sakņu trupi; 2) izvērtēt koksnes pelnu ietekmi uz sakņu vitalitāti un EMC sēņu sabiedrību egļu audzēs ar kūdras augsnēm; 3) analizēt stādmateriāla, augsnes sagatavošanas tehnoloģijas un celmu izstrādes ietekmi uz egļu stādu sākotnējo augšanu un mikorizāciju; 4) noskaidrot ECM sabiedrību vai atsevišķu sugu saistību ar audzes vecumu, vitalitāti un augsnes parametriem.

1.2. Pētījuma struktūra un aizstāvēšanai izvirzītās tēzes

Šīs tēzes sastāv no sešiem atsevišķiem pētījumiem par ektomikorizu veidojošo sēņu sabiedrībām apsaimniekotos mežos.

1. pētījums. Īssakņu vitalitāte un mikorizācija audzēs ar vainaga bojājumu simptomiem.

2. pētījums. Īssakņu sastopamība un ECM sēnes kūdras augsnēs ar *Heterobasidion* spp. inficētās audzēs.

3. pētījums. Pelnu mēslojuma ietekme uz īssakņu mikorizāciju pieaugušās egļu audzēs.

4. pētījums. Stādvieta sagatavošanas ietekme uz stādu mikorizāciju un augšanu.

5. pētījums. Stādu augšana un mikorizācija atkarībā no sēklu izcelsmes.

6. pētījums. Stādmateriāla audzēšanas tehnoloģijas un mikorizācija.

Aizstāvēšanai izvirzītās tēzes

1. Īssakņu morfoloģiskie rādītāji, biomasa un mikorizācija var tikt izmantoti kā indikatori, novērtējot biotisko un abiotisko faktoru ietekmi uz parastās egles vitalitāti.

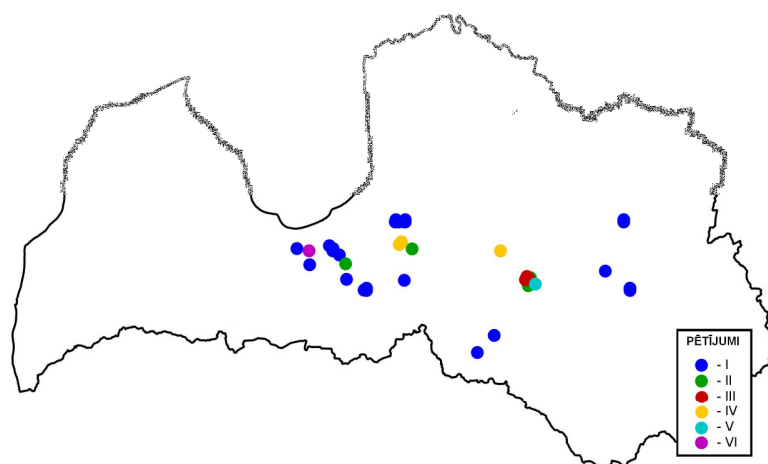
2. EMC sugu sastopamību ietekmē audzes vecums (jaunaudzes, pieaugušās audzes) un augsnes parametri (augšņu mitrums, skābums un auglība).

3. Egļu stādu izcelsme, audzēšanas tehnoloģijas un stādvieta sagatavošana ietekmē stādu mikorizāciju un augšanu.

2. Materiāls un metodes

2.1. Pētījuma objekti un eksperimentu dizains

Parauglaukumi ierīkoti valsts centrālajā un austrumu daļā AS “Latvijas valsts meži” un SIA “Rīgas meži” apsaimniekotajos mežos (1. attēls).



1. attēls. Latvijas karte ar atzīmētām pētījuma vietām.

Pirmajam pētījumam izvēlētas 24 egļu audzes, kurās 2010. gada pavasarī eglēm konstatēti vainaga bojājumi. Katrā audzē ierīkoti divi parauglaukumi – audzes daļā, kurā konstatēti spēcīgi bojājumi, un minimāli ietekmētajā audzes daļā. Parauglaukumi ierīkoti apļa veidā (rādiuss 12,62 m) ar kopējo laukumu 500 m². Attālums starp parauglaukumiem bija 50–150 m. Visās audzēs dominēja parastā egle. Audžu vecums: 20–70 gadi. Parauglaukumi pamatā ierīkoti nosusinātās hidromorfās vai pushidromorfās augsnēs.

Otrais pētījums ierīkots četrās parastās egles audzēs (darbā apzīmētas kā O (Ogre), S (Strautiņi), M (Misa) un K (Kalsnava)) ar nosusinātām kūdras augsnēm. Izvēlētas audzes bija atšķirīga vecuma (41–112 gadi). Šajās audzēs iepriekš analizēta *Heterobasidion* izraisītās sakņu trapes sastopamība un tādēļ pieejama detalizēta informācija par katru apsekoto koku vai celmu. Balstoties uz iepriekš veikto novērtējumu, katrā audzē izvēlētas 6–8 veselu vai ar *H. annosum* inficētu koku biogrupas (mazāki parauglaukumi). Katrs šāds parauglaukums iekļāva 3–5 blakus augošus kokus.

Trešā pētījuma parauglaukumi ierīkoti Meža pētīšanas stacijas teritorijā Kalsnavas mežu novadā trīs pieaugušās skuju koku audzēs ar nosusinātām kūdras augsnēm, kur dominē parastā priede (vecums > 100 gadi) un parastā egle (vecums ~ 76 gadi). Meža tipi: *Vacciniosa turf. mel.*, *Myrtillosa turf. mel.* un *Caricoso-phragmitosa* ar atšķirīgu augsnes auglību un mitruma režīmu. Lai noteiktu koksnes pelnu mēslošanas ilgtermiņa ietekmi, izmantoti parauglaukumi, kuri 2002. gada pavasarī ierīkoti gruntsūdens kvalitātes novērtēšanai (Indriksons *et al.*, 2003). Pavisam ierīkots 21 parauglaukums (trīs mēsloti ar koksnes pelniem un četri kontroles parauglaukumi katrā audzē).

Ceturtais pētījums ietvēra trīs 2010./2011. gada izcirtumus, kas atradās aptuveni 10 km rādiusā ap Turkalni (Ikšķiles novads). Pavisam ierīkoti 10 parauglaukumi dažādos meža tipos: *Hylocomiosa*, *Myrtilloso-sphagnosa* un *Myrtillosa-mel*. Katrs izcirtums sadalīts divos vai četros parauglaukumos: daļā parauglaukumu veikta celmu izstrāde, bet pārējos – augsne sagatavota ar šķīvju irdinātājiem. Stādīšana veikta 2012. gada aprīlī, kā stādmateriālu izmantojot divgadīgus egles ietvarstādus.

Piektajā pētījumā analizēts stādmateriāls, kas reprezentēja piecus dažādus sēklu izcelsmes variantus no trīs parastās egles reproduktīvā materiāla ievākšanas apgabaliem Latvijā (Austrumu (A), Rietumu (R1, R2) un Centrālais (C1, C2) apgabals). Sēklas iesēja 2006. gada aprīlī, un trīs gadus stādus audzēja smilšainā substrātā kā kailsakņus Meža pētīšanas stacijas Kalsnavas kokaudzētavā. 2009. gada aprīlī trīsgadīgos stādus pārstādīja atsevišķi 2 litru plastmasas podos ar sfagnu kūdras substrātu. Dažādas izcelsmes stādu varianti tika marķēti, randomizēti izvietoti uz lauka un audzēti vēl trīs gadus. Eksperimentam izmantoja 50 parastās egles stādus no katras proveniences – pavisam 250 stādus.

Eksperimentālie stādījumi **6. pētījumam** ierīkoti 2006. gada maijā Tīreļu mežniecībā 2005. gada izcirtumā, 7500 m² lielā teritorijā. Pirms stādīšanas augsne sagatavota, uzarot rindas ar 1,5 m intervālu. Rindās stādīti egļu ietvarstādi vai kailsakņu stādi, katru no variantiem atkārtojot piecās rindās visā stādījumā. Stādmateriāls sagatavots Strenču kokaudzētavā (AS “Latvijas valsts meži”, „LVM Sēklas un stādi”).

2.2. Sakņu analīzes

Sakņu paraugus **1.–3. pētījumam** ievāca 20 cm dziļumā ar augsnes zondi (Ø 3,6 cm – **1. pētījumā** vai Ø 12 cm – **2., 3. pētījumā**) piecos vai trijos (**3. pētījumā**) atkārtojumos. **1. pētījumam** 2010. gada augustā ievāca 240 sakņu paraugus; **2. pētījumam** 2010. un 2013. gada jūlijā, kā arī 2014. gada augustā kopumā ievāca 140 paraugus; **3. pētījumam** 2014. gada augustā ievāca 63 paraugus; **4. pētījumā** 2012. gada oktobrī analizēja kopumā 200 egles stādus; **5. pētījumā** 2012. gada janvārī pārbaudīja 250 egles stādus, no katra stāda atdalot aptuveni 10 % substrāta ar tajā esošajām saknēm; **6. pētījumā** 2006., 2007., 2008. un 2009. gada rudenī analizēti kopumā 86 stādi. Visus ievāktos paraugus (augšne vai stādi) ievietoja plastmasas maisiņos, marķēja, nogādāja uz laboratoriju un uzglabāja pie +4°C. Laboratorijā īssaknes mehāniski atdalīja no augsnes un mazgāja zem tekoša krāna ūdens.

Mikorizētās un nemikorizētās īssaknes atšķīra pēc mantijas / spurgaliņu klātbūtnes. ECM morfotipēšanu veica **visos pētījumos**. Kā no stādiem, tā mežaudzēs ievāktās mikorizētās īssaknes pēc to morfoloģiskajām pazīmēm (krāsa, forma, mantijas struktūra, rizomorfu un ārējā micēlija veids) grupēja dažādos morfotipos (Agerer, 1986–2006). Sakņu morfotipēšanai lietots stereomikroskops (Leica MZ-7.5). Sakņu vitalitāte (iedalījums trīs vitalitātes klasēs – atmirušas īssaknes, jaunas dzīvās īssaknes, vecas dzīvās īssaknes) vai dzīvo / atmirušo īssakņu sastopamība novērtēta **1.–3. pētījumā**, balstoties uz citu autoru izmantotajām metodēm un kritērijiem (Ritter *et al.*, 1989; Vogt & Persson, 1991; Clemensson-Lindell & Persson, 1995; Göbl, 1996).

2. un 4. pētījumā sakņu morfoloģiskos parametrus noteica, saknes skenējot ar Epson Perfection V750Pro skeneri un attēlus analizējot ar WinRHIZO 2005 C programmu. Lai **2.–4. pētījumā** noteiktu sakņu masu, sakņu paraugus 12 stundas žāvēja pie 50°C.

Sēņu sugu identificēšanai ar molekulārām metodēm no katra morfotipa izdalīti un uzglabāti pie -20°C atsevišķi sakņu paraugi (viena līdz sešas īssaknes). Polimerāzes ķēdes reakcijā (PĶR) amplificēts sēņu ribosomālā RNS gēna ITS rajons, lietojot universālo praimeru ITS4 (White *et al.*, 1990) un sēnēm specifisko praimeru fITS7 (Ihrmark *et al.*, 2012) – **1. un 4. pētījumā** vai ITS1F (Gardes & Bruns, 1993) – **2., 3., 5. un 6. pētījumā**. **1.–4. pētījumā** ar Phire Plant Direct PCR Kit veikta tiešā PĶR no sasmalcinātiem īssakņu paraugiem (Velmalā *et al.*, 2014). **5. pētījumā** DNS izolēts pēc Vainio *et al.* (1998) aprakstītā protokola. Šajā pētījumā pirmā PĶR veikta, izmantojot universālo praimeru (White *et al.*, 1990) un sēnēm specifisko praimeru ITS1F ar 40 bp GC pagarinājumu. Sekmīgi izdalītajiem un amplificētajiem PĶR produktiem veikta denaturējošā gradienta gēla elektroforēze (DGGE) (Korkama *et al.*, 2006). Pēc DGGE rezultātiem izvēlēti atsevišķi paraugi no katras sugas, kuri atkārtoti amplificēti no sākotnējiem DNS ekstraktiem, lietojot praimeru pāri ITS1F-ITS4. Arī **6. pētījumā** lietoti šie paši praimeru, tikai atšķīrās lietotais DNS izdalīšanas un PĶR protokols (Menkis & Vasaitis, 2011).

Iegūtie PĶR produkti sekvenēti vienā virzienā kompānijā MacroGen Inc. vai LVMI Silava Ģenētisko resursu centrā. Iegūtās sekvences analizētas programmā SeqMan Pro (versija 5.07 un 9.1.0) no DNASTAR programmu paketes un programmā BioEdit (versija 7.0.5.2.). Kā references datu bāzes sugu noteikšanai izmantotas GenBank un UNITE <https://unite.ut.ee/>.

2.3. Koku augšanas gaitas un vitalitātes novērtējums; skuju un augsnes analīzes

1. un **2. pētījumā** audžu veselības stāvokli raksturojošie parametri (vainaga bojājumu novērtējums vai dati par sakņu trapes inficētajiem kokiem) izmantoti kā papildus informācija sakņu parametru analīzei.

4.–6. pētījumā mērīts stādu virszemes daļas garums un sakņu kakla diametrs. **4. pētījumā** skuju un virszemes daļu kopējā masa noteikta katram stādam. Skuju ķīmiskais sastāvs **4.** un **6. pētījumā** analizēts pēc ISO standarta metodēm LVMI Silava Meža vides laboratorijā un Latvijas Universitātes Bioloģijas institūta Augu minerālās barošanās laboratorijā.

Augsnes raksturojums lauka apstākļos (augšņu tipa noteikšana, kūdras slāņa biezuma mērījumi, gruntsūdens līmeņa noteikšana) veikts **1. pētījumā**. Augšņu ķīmiskās analīzes laboratorijā (pH (H₂O un KCl izvilkumos), N, P, K, Ca, Mg, Fe un citu elementu koncentrācijas noteikšana) veiktas **1.–4. pētījumam** LVMI Silava Meža vides laboratorijā un **6. pētījumam** – Latvijas Universitātes Bioloģijas institūta Augu minerālās barošanās laboratorijā pēc laboratoriju standartprotokoliem.

2.4. Datu apstrāde un analīze

Hī kvadrāta (χ^2) tests, dispersijas analīze (ANOVA), Tjūkija tests, vienvirziena t-tests vai Vilkoksona tests lietots datu analīzē, lai salīdzinātu ECM īssakņu vai sēņu sastopamību, augsnes vai stādu parametrus. Atšķirīgos pētījumos Pīrsona vai Spīrmena korelācija noteikta starp mikorizācijas, stādu augšanas rādītājiem un augsnes parametriem. **1. pētījumā**, lai novērtētu īssakņu relatīvās sastopamības saistību ar augsnes faktoriem, izveidoti un savstarpēji salīdzināti vispārinātie jaukta efekta lineārie modeļi (GLMM). **1.–3. pētījuma**, kā arī **5. pētījuma** datu statistiskā analīze veikta R programmā (R Development Core Team, 2011), savukārt **4. un 6. pētījumam** – programmā Minitab[®].

Sugu skaitu, Šenona daudzveidības indeksus un Sorensena līdzības indeksus salīdzināja visos pētījumos, un tos rēķināja programmā ComEcoPaC. Sēņu sabiedrības analizētas CANOCO 4.5, veicot galveno komponentu analīzi (PCA) (**3.–6. pētījumā**) vai tiešā gradienta analīzi (CCA) (**1. un 2. pētījumā**).

3. Rezultāti un diskusija

3.1. Īssakņu vitalitāte un mikorizācija audzēs ar vainaga bojājumu simptomiem (1. pētījums)

Egļu audžu vainaga bojājumi galvenokārt konstatēti audzēs ar pushidromorfām vai hidromorfām augsnēm – stiprāk bojātās audzes pamatā bija sastopamas pārejas vai zemo purvu augsnēs. Mazāk bojājumu atzīmēts audzēs ar minerālaugsnēm. Stiprāk bojātās audzes raksturoja paaugstināts gruntsūdens līmenis, kā arī augstākas augsnes pH vērtības, salīdzinot ar minimāli bojātajām audzēm ($p < 0,05$). Parauglaukumos ar minerālaugsnēm, salīdzinot audzes ar lielāku vai mazāku vainaga bojājumu, būtiskas augsnes parametru atšķirības netika konstatētas. Parauglaukumos ar kūdras augsnēm biežāks organiskais slānis bija raksturīgs stiprāk bojātajām audzēm ($p < 0,05$).

Kopumā analizētas aptuveni 230 000 īssaknes. Analizētajos paraugos atmirušās īssaknes bija sastopamas biežāk (55,5 % no visām analizētajām īssaknēm) nekā dzīvās (novērtējot centrālā cilindra krāsu un elastību) īssaknes – 14,8 % jauno un 29,7 % vecāko īssakņu. Atsevišķi analizējot datus par parauglaukumiem, kas reprezentē minerālaugsnes, netika konstatētas būtiskas sakņu parametru atšķirības starp parauglaukumiem ar dažādu vainaga bojājumu pakāpi. Savukārt kūdras augsnēs sakņu vitalitāte parauglaukumos ar dažādu vainaga bojājuma pakāpi uzrādīja būtiskas atšķirības ($p < 0,05$). Atmirušo īssakņu relatīvā sastopamība bija augstāka stipri bojātajās audzēs nekā audzēs ar minimālu defoliāciju. Izskaidrojot atmirušo īssakņu relatīvo sastopamību ar GLMM metodi, secināts, ka atmirušo īssakņu sastopamību vislabāk raksturo vienkāršots modelis, tajā iekļaujot tikai gruntsūdens līmeni ($p < 0,001$) un organiskā slāņa biezumu ($p < 0,05$). Iegūtie dati liecina, ka, paaugstinoties gruntsūdens līmenim, palielinās arī atmirušo īssakņu īpatsvars.

Vecāko dzīvo īssakņu skaits un relatīvā sastopamība sakņu paraugos stipri bojātajās audzēs bija būtiski zemāka nekā audzēs ar minimālu defoliāciju (attiecīgi 25,3 % un 39,3 %). Izmatojot GLMM metodi, kā faktoros tajā iekļaujot augsnes parametrus, secināts, ka tieši gruntsūdens līmenis ($p < 0,05$) vislabāk izskaidro vecāko īssakņu sastopamību.

Īssakņu parametru novērtējums atkarībā no gruntsūdens līmeņa un kūdras slāņa biezuma norāda, ka, iespējams, īssakņu vitalitātes samazināšanās galvenokārt saistīta ar augsnes tipu. Tā kā kūdras augsnes ar paaugstinātu mitruma saturu labāk saglabā siltumu, saknes turpina augt rudens mēnešos, bet krasa temperatūras pazemināšanās var izraisīt sakņu

bojājumus. Arī eglei raksturīgā virsējos augsnes slāņos lokalizētā sakņu sistēma, īpaši kūdras augsnēs ar samazinātu augsnes aerāciju, var padarīt saknes vēl uzņēmīgākas pret īslaicīgiem meteoroloģisko faktoru izraisītiem traucējumiem (Modrzyński, 2007).

Meteoroloģiskie dati liecina, ka šādi apstākļi bija 2009. gada rudenī un ziemas sākumā: rudenī atzīmēts liels nokrišņu daudzums un salīdzinoši augsta temperatūra, bet decembra otro dekādi raksturoja strauja temperatūras pazemināšanās līdz -15°C periodā ar zemu nokrišņu daudzumu. Līdz ar to izveidojās plāna sniega sega vai tās nebija nemaz. Aprakstītie 2009. gada laikapstākļi varēja sekmēt jau minēto sakņu augšanu veģetācijas perioda beigās (Montagnoli *et al.*, 2014). Savukārt temperatūras kritums decembrī kopā ar minimālu sniega segas biezumu var norādīt uz augsnes sasalšanu, kas var izraisīt sakņu bojājumus skuju koku sugām (Schaberg *et al.*, 2011). Literatūras analīze liecina, ka gan samazināta sakņu sala izturība, gan seklā sakņu sistēma var veicināt koku uzņēmību pret sala bojājumiem un izraisīt to bojāeju (Schaberg *et al.*, 2011).

Sēņu ITS rajona amplificēšanu veica 1051 īssaknēm, kas pārstāvēja katrā audzē raksturīgos sēņu morfortipus. Rezultātā ieguva 508 ITS rajona sekvences, kas piederēja 88 sēņu sugām. Bazīdijsēnes dominēja sugu skaita ziņā (59), un arī to veidotie morfortipi sakņu paraugos atrasti biežāk (68 % no visām analizētajām īssaknēm). Askusēnes bija mazāk sastopamas – attiecīgi 29 sugas un 32 % no analizētajiem sakņu paraugiem.

Kopumā no noteiktajām sugām 76 bija ECM vai sakņu endofītās sēņu sugas un 12 saprotrofo sēņu sugas vai sēnes ar nezināmu ekoloģiju. Konstatētas 34 relatīvi retas sugas – pārstāvētas tikai ar vienu sekvenci vai atrastas tikai vienā parauglaukumā. Sēņu sugu skaits parauglaukumos variēja no 2 līdz 11 (vidēji $6,3 \pm 0,3$), un lielākā daļa sugu reprezentēja ECM vai sakņu endofītās sēnes (1 līdz 10 sugas katrā parauglaukumā).

Parauglaukumos konstatētas vairākas bieži sastopamas ECM sēņu ģintis kā *Amphinema*, *Cortinarius*, *Inocybe*, *Piloderma*, *Russula*, *Lactarius*, *Tomentella* un *Tylospora*. Sugas no ECM ģintīm *Lactarius*, *Russula*, *Piloderma* un *Tylospora* ir potenciāli nozīmīgas barības vielu apritē arī kā fakultatīvie organisko vielu noārdītāji (Rajala *et al.*, 2011); šo sugu spēja noārdīt organiskās vielas var tieši ietekmēt to augsto īpatsvaru sakņu paraugos kūdras augsnēs salīdzinājumā ar citām sugām. Biežāk sastopamā ECM sēņu suga bija *Tylospora asterophora* – 10,6 % no visām sekvencēm un 11,6 % no visām analīzē iekļautajām īssaknēm. Šī ECM suga ir bieži sastopama un dominējoša ECM suga egļu audzēs (Eberhardt *et al.*, 1999; Korkama *et al.*, 2006). Literatūrā atrodamas norādes uz *Tylospora* sugu nozīmi atmirušās koksnes un augsnes humusa polimēru noārdīšanā, lai

iegūtu papildus barības vielas (Tedersoo *et al.*, 2003). Organisko vielu noārdīšana varētu veicināt *Tylospora* sugu konkurētspēju augsnēs ar dziļu organisko slāni, kāds bija lielākajā daļā šī pētījuma objektu.

Ļoti bieži analizētajos paraugos atrastas *Oidiodendron maius* un *Cryptococcus magnus*. No visām sekvencēm *O. maius* bija 9,1 % un *C. magnus* – 13,6 %. Abas sugas bieži sastopamas arī sakņu paraugos kopumā – 12,7 % un 14,5 % no visām analizētajām ģenotipiem. Sēņu suga *O. maius* ir zināma kā metāltoleranta erikoīdo augu endomikorizas sēne, kas ir tipiska kūdras augsnēm (Rice & Currah, 2006). *Cryptococcus* ģints sugas citos pētījumos bieži izdalītas no augsnes apsaimniekotās mežaudzēs (Yurkov *et al.*, 2012). *C. magnus* sastopamību sakņu paraugos, iespējams, nosaka augstā saprotrofo sēņu aktivitāte uz ģenotipu virsmas, kas var būt saistīta ar primāro vai sekundāro ģenotipu atmiršanu.

Dominējošās sugas *T. asterophora* un *O. maius* konstatētas kā minerālaugsnēs, tā kūdras augsnēs, un to sastopamība bija līdzīga parauglaukumos ar dažādu vainaga bojājuma pakāpi. Arī *C. magnus* sastopama visās parauglaukumu grupās, bet augstāka sastopamība atzīmēta parauglaukumos kūdras augsnēs. Kopumā vidējais saprotrofo sugu skaits paraugos no stipri bojātām audzēm bija $1,3 \pm 0,1$, kas ir būtiski vairāk nekā minimāli bojātās audzēs – $0,8 \pm 0,2$ ($p < 0,05$). Pāreja no ECM dominances uz lielāku saprotrofo sugu īpatsvaru var norādīt uz sakņu atmiršanas procesu vai arī lielāku saprotrofo sugu aktivitāti atšķirīgās augsnēs. Tomēr jāatzīmē, ka sugu kopējais skaits un dažādu ekoloģisko grupu sastopamība paraugos starp dažādiem augsnes tipiem būtiski neatšķīrās ($p > 0,05$).

Atsevišķas sugas kā *Helotiaceae* sp., *Lactarius tabidus* un *Amphinema* spp. vairāk sastopamas stipri bojātās audzēs, savukārt *Phialocephala fortinii*, *Tomentellopsis echinospora* un *Lactarius necator* – minimāli bojātās audzēs. Tiešā gradienta analīze (CCA) parādīja, ka *Amphinema* sp. sastopamība ir saistīta ar augstākām augsnes pH vērtībām un *Lactarius necator* sastopamība – ar zemāku augsnes pH.

3.2. Ģenotipu sastopamība un ECM sēnes kūdras augsnēs ar *Heterobasidion* spp. inficētās audzēs (2. pētījums)

Ģenotipu biomasas un morfoloģisko parametru analīze Ogres, Strautiņu un Misas parauglaukumos neuzrādīja būtiskas atšķirības starp veselu un trupējušu, ar *Heterobasidion* spp. inficētu koku biogrupām. Kalsnavas parauglaukumā samazināti sakņu morfoloģiskie parametri konstatēti trupējušo koku biogrupās, salīdzinot ar veselajiem kokiem. Augsta sakņu mikorizācija (no 86,4 līdz 100%) raksturoja visus parauglaukumus un analizētās koku

biogrupas; būtiskas atšķirības starp trupējušo un veselo koku biogrupām netika konstatētas. Starp pētījumam izvēlētajām audzēm augsnes ķīmiskie parametri atšķīrās būtiski ($p > 0,05$), savukārt veselu un trupējušo koku biogrupās audzes ietvaros augsnes ķīmiskais sastāvs bija līdzīgs. Jāatzīmē, ka Kalsnavas parauglaukumā trupējušo koku biogrupās, salīdzinot ar veselo koku biogrupām, konstatēta būtiski augstāka C un N attiecība, kā arī zemāks augsnes pH un attiecīgi Ca koncentrācija.

Pētījumā kopumā no sakņu paraugiem identificētas 42 ECM vai sakņu endofīto sēņu sugas, kā arī trīs saprotrofo vai vāji patogēno sēņu sugas. Sugu skaits paraugos no veselo un trupējušo koku biogrupām bija līdzīgs un χ^2 tests neuzrādīja būtiskas atšķirības starp biogrupām. Arī Šenona daudzveidības indeksi uzrādīja līdzīgas vērtības, salīdzinot trupējušo un veselo koku biogrupas.

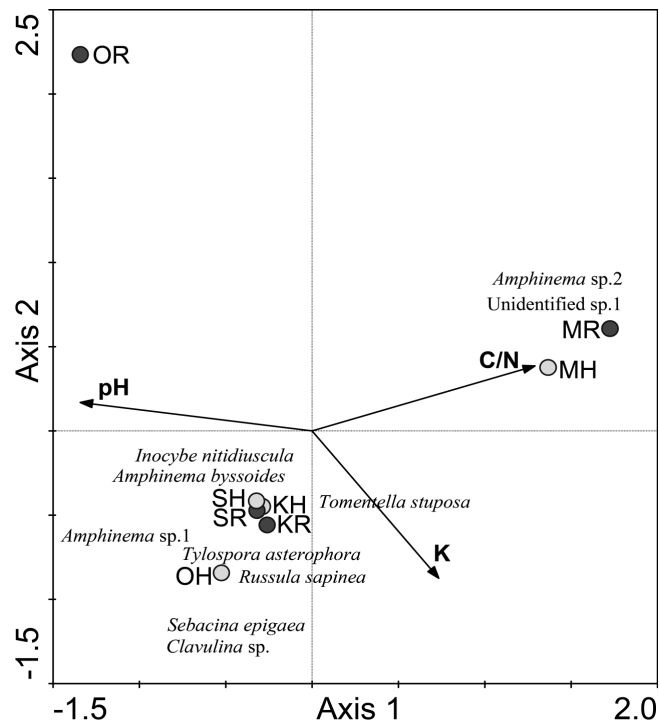
Visbiežāk paraugos konstatētas ECM sugas *Tylospora asterophora* (21,3%), *Amphinema byssoides* (12,5%) un *Russula sapinea* (8,4%). Sugas *Amphinema byssoides* augstā sastopamība paraugos saistāma ar augsnes pH salīdzinoši augstākām vērtībām, kam pielāgojusies šī ECM suga (Jonsson *et al.*, 1999) un kas ir labvēlīga vide arī *Heterobasidion annosum* attīstībai (Bendz-Hellgren *et al.*, 1999).

Lielākajai daļai pētījuma objektos dominējošo sugu (*Amphinema*, *Inocybe*, *Tylospora* un *Tomentella*) antagonisms pret *H. annosum* laboratorijas apstākļos nav pārbaudīts (Napierała-Filipiak & Werner, 2000). Tomēr iegūtie dati parāda, ka atsevišķu sugu sastopamība trupējušo un veselo koku sakņu paraugos bija atšķirīga. Daļa no sugām, kas relatīvi biežāk sastopamas tikai veselo koku sakņu paraugos, pārstāvēja ģintis, piemēram, mušmires *Amanita* un samtbekas *Xerocomus*, kas citu autoru *in vitro* eksperimentos ierobežoja *H. annosum* attīstību (Napierała-Filipiak & Werner, 2000). Tomēr jāatzīmē, ka šo ģinšu sugu sastopamība paraugos kopumā bija zema.

Tiešā gradienta analīzes (CCA) pirmā ass izskaidroja 26,5% un otrā ass – 24,5% no ektomikorizas sugu sabiedrību mainības (2.attēls), uzrādot sēņu sabiedrību atšķirības starp parauglaukumiem un korelāciju starp sugu sastopamību un augsnes parametriem: pH ($p < 0,0001$), C/N attiecību ($p < 0,002$) un K ($p < 0,05$). Atšķirības starp veselo un trupējušo koku biogrupām konstatētas tikai Ogres parauglaukumā, kas saistāms ar K koncentrāciju augsnes paraugos.

Misas parauglaukumā, ko raksturoja augsta C:N attiecība un ļoti zems augsnes pH (mazāk par 3 visos analizētajos paraugos), ECM sugu skaits bija krietni augstāks. Salīdzinoši lielais ECM sugu skaits minētajā audzē varētu būt saistīts ar audzes vecumu, kas korelē ar ECM daudzveidību (Smith *et al.*,

2002). Tomēr analizētajā egļu audzē konstatēts arī daudz nemikorizēto īssakņu, kas var norādīt uz sliktiem īssakņu mikorizācijas apstākļiem kopumā (Rudawska, 2007). Mikorizācijai nelabvēlīgi vides faktori, kā zems pH, varēja samazināt starpsugu konkurenci un rezultātā palielināt kopējo sugu daudzveidību audzē.



2. attēls. Ar *Heterobasidion* spp. inficētu egļu sakņu sēņu sabiedrību tiešā gradienta analīzes (CCA) ordinācija. Parauglaukumi apzīmēti ar apliem (tumši pelēks – trupējušo koku parauglaukumi; gaiši pelēks – veselo koku parauglaukumi); burti sīkāk raksturo konkrēto parauglaukumu (M, S, K, O – audzes; R – trupējušie koki; H – veselie koki). Bultas norāda būtiskos augsnes faktoros (pH un K). Grafikā parādītas desmit biežāk sastopamās sēņu sugas.

Rezultāti rāda, ka *Heterobasidion* sp. izraisītajai sakņu trupei uz sakņu morfoloģiskajiem parametriem un ECM sēņu sugu sabiedrību nav būtiskas ietekmes vai arī tā ir neliela un lokāla rakstura. Parauglaukumā K konstatētās sakņu morfoloģisko parametru atšķirības starp trupējušo un veselo koku biogrupām saistāmas ar augsnes ķīmiskā sastāva atšķirībām. Citu autoru pētījumos konstatēts, ka parastās egles sakņu morfoloģiskos rādītājus galvenokārt ietekmē augsnes pH un slāpekļa koncentrācija augsnē (Helmisaari *et al.*, 2009). Lai gan T. Gaitnieks (2005) secinājis, ka *Heterobasidion* spp. izraisītā sakņu trupe ietekmē egles īssakņu morfoloģiju, šī pētījuma rezultāti egļu audzēs ar kūdras augsnēm to apstiprina tikai daļēji.

3.3. Pelnu mēslojuma ietekme uz īssakņu mikorizāciju pieaugušās egļu audzēs (3. pētījums)

Visos ar pelniem mēslotajos parauglaukumos augsnes pH bija būtiski augstāks nekā kontroles parauglaukumos: vidējās vērtības attiecīgi $5,1 \pm 0,1$ un $4,5$. Augstākas pH vērtības mēslotajos parauglaukumos izskaidrojamas ar koksnes pelnu neutralizējošā efekta ilglaicīgo ietekmi organiskajās augsnēs (Moilanen *et al.*, 2002). Augsnes relatīvais mitrums *Myrtillosa turf. mel.* / *Caricoso-phragmitosa* parauglaukumā bija augstāks nekā abās pārējās audzēs. Kontroles parauglaukumos kopējais slāpekļa daudzums bija augstāks, bet fosfora, kalcija un magnija koncentrācija bija būtiski zemāka, salīdzinot ar mēslotajiem parauglaukumiem. Kālija koncentrācija dažādos meža tipos atšķīrās: zemākās vērtības atzīmētas *Myrtillosa turf. mel.* meža tipa parauglaukumā, īpaši kontroles paraugos. Zemā kālija koncentrācija *Myrtillosa turf. mel.* un *Caricoso-phragmitosa* meža tipos, salīdzinot ar *Vacciniosa turf. mel.* meža tipu, var būt saistīta ar kālija deficītu kūdras augsnēs, ko iepriekš aprakstījuši citi autori (Finer, 1989).

Īssakņu biomasa mēslotajos parauglaukumos bija būtiski lielāka nekā nemēslotajos. Palielināta īssakņu biomasa virsējā augsnes slānī citos pētījumos saistīta ar kaļķošanas ietekmi uz īssaknēm (Nowotny *et al.*, 1998). Sakņu biomasas atšķirības novērotas arī starp dažādiem meža tipiem: mazāka īssakņu biomasa konstatēta *Myrtillosa turf. mel.* meža tipā, salīdzinot ar parauglaukumiem citos meža tipos. Īssakņu vitalitāte bija augstāka *Vacciniosa turf. mel.* un *Myrtillosa turf. mel.* / *Caricoso-phragmitosa* kontroles parauglaukumos, savukārt *Myrtillosa turf. mel.* meža tipā – mēslotajos parauglaukumos (attiecīgi kontroles un mēslotajos parauglaukumos $41,7\%$ un $54,6\%$). Šīs īssakņu biomasas un vitalitātes atšķirības varētu būt saistītas ar atšķirībām īssakņu vertikālajā izvietojumā, jo parastai eglei īssaknes izvietotas tuvāk augsnes virskārtai ar pelniem mēslojotās teritorijās, salīdzinot ar nemēslojamām audzēm (Majdi & Viebke, 2004).

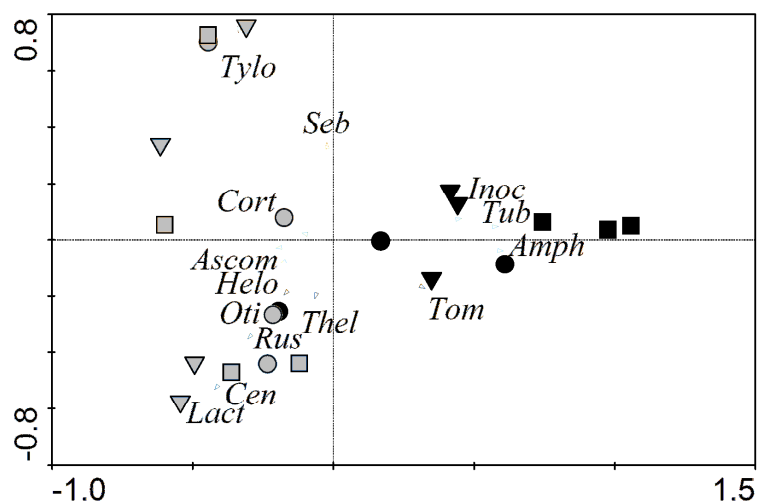
Samazināta skuju koku sakņu vitalitāte ar pelniem mēslotajos *Vacciniosa turf. mel.* un *Myrtillosa turf. mel.* / *Caricoso-phragmitosa* parauglaukumos skaidrojama ar palielinātu īssakņu atmiršanu pārāk lielu mēslojuma devu rezultātā. Tā kā šo meža tipu parauglaukumos dominēja parastā priede, novērotā tendence, iespējams, ir specifiska priedes atbildes reakcija uz paaugstinātām koksnes pelnu mēslojuma devām. Pozitīva koksnes pelnu mēslojuma ietekme uz īssakņu vitalitāti pierādīta *Myrtillosa turf. mel.* meža tipa parauglaukumos, kuros dominēja parastā egle. Līdzīgs sakņu vitalitāti stimulējošs pelnu mēslojuma efekts novērots arī citos

pētījumos (Majdi & Viebke, 2004). Zemā kālija koncentrācija *Myrtillosa turf. mel.* parauglaukuma augsnē varētu norādīt uz šī elementa trūkumu kokiem, kā rezultātā īssakņu veidošanās un augšana ir kavēta, par ko liecina samazināta īssakņu biomasa. Taču sakņu vitalitātes pieaugums mēslotajos parauglaukumos norāda uz sakņu attīstībai labvēlīgākiem augšanas apstākļiem.

Kopumā no 216 sakņu paraugiem iegūta 131 sekvenca, kas reprezentēja 50 sēņu sugas. Lielākā daļa sugu bija bazīdijsēnes (34 sugas), savukārt askusēnes pārstāvēja 16 sugas.

Gandrīz visu ECM sēņu sugu sastopamība būtiski atšķīrās starp mēslotajiem un kontroles parauglaukumiem. Visbiežāk sastopamās sugas ar koksnes pelniem mēslotajos parauglaukumos bija *Amphinema byssoides* (17,8 %) un *Tuber cf. anniae* (12,2 %), bet kontroles parauglaukumos – *Tylospora asterophora* (18,5 %) un *Lactarius tabidus* (20,3 %). Astoņas ECM sēņu sugas sastopamas kā mēslotajos, tā kontroles parauglaukumos: *Amphinema byssoides*, *Cadophora finlandia*, *Cenococcum sp.*, *Cortinarius casimiri*, *Lactarius tabidus*, *Otidea leporina*, *Tomentella stiposa* un *Tylospora asterophora*.

Konstatētas arī atšķirības dažādu ECM ģinšu sastopamībā parauglaukumu grupās: sugas no ģintīm *Tylospora*, *Lactarius* un *Russula* atrastas galvenokārt kontroles parauglaukumos, savukārt *Amphinema*, *Tuber* un *Inocybe* sugas – ar pelniem mēslotajos parauglaukumos.



3. attēls. Sēņu taksonomisko grupu sastopamības galveno komponentu analīze (PCA). Retās taksonomiskās grupas (sastopamas tikai vienā no parauglaukumiem) nav iekļautas analīzē. Attēlā parādītas tikai dominējošās taksonomiskās grupas. Simboli ar atšķirīgu krāsu apzīmē parauglaukumus: melns – mēslojums ar pelniem; pelēks – kontrole; simbolu forma raksturo meža tipu: aplis – *Vacciniosa turf. mel.*; kvadrāts – *Myrtillosa turf. mel.*; trīsstūris – *Myrtillosa turf. mel.* / *Caricoso-phragmitosa*.

Pirmie divi PCA analīzes komponenti izskaidroja 41,3 % ECM sēņu sastāva variācijas starp parauglaukumiem (3. attēls). Pirmais komponents izskaidroja 26,6 % no datu variācijas un skaidri atdalīja sēņu sabiedrības starp mēslojamiem un kontroles parauglaukumiem. Otrais komponents izskaidroja 14,7 % datu variācijas un, iespējams, tas saistīts ar parauglaukumu attālumu no meliorācijas grāvja. Parauglaukumus grāvju tuvumā (labāka augsnes aerācija) raksturoja *Lactarius* un *Cenococcum* sugas, savukārt parauglaukumos tālāk no meliorācijas grāvjiem dominēja *Tylospora* sugas.

Līdzšinējie pētījumi (Jonsson *et al.*, 1999, Kjølner & Clemmensen, 2009) liecina par ECM sēņu sabiedrības sastāva izmaiņām pēc augšņu kaļķošanas. Šajā darbā konstatēta paaugstinātā ECM ģinšu *Amphinema*, *Tuber* un *Inocybe* sastopamība ar pelniem mēslotajos parauglaukumos, salīdzinot ar kontroli, saskan ar citu autoru secinājumiem (Kjølner & Clemmensen, 2009). Augstā šo ģinšu sastopamība mūsu pētījumā skaidrota ar augsnes parametriem: daudzas *Inocybe* sugas ir pielāgojušās minerālvielām bagātām un kalcifilām augsnēm (Ryberg *et al.*, 2008); arī *Amphinema* ģints (Jonsson *et al.*, 1999) un *Tuber* ģints sugas (Mello *et al.*, 2006) raksturo analogi augšanas apstākļi.

Šajā pētījumā *Tylospora*, *Lactarius* un *Russula* ģints sēņu sugas reprezentēja nemēslos kontroles parauglaukumus visās audzēs. Arī citos pētījumos (Jonsson *et al.*, 1999; Taylor & Finlay, 2003; Kjølner & Clemmensen, 2009) kaļķotos vai ar koksnes pelniem mēslos parauglaukumos konstatēta samazināta *Tylospora fibrillosa*, vairāku bērzlapju un pienaiņu sugu, kā arī samazināta bērzlapju dzimtas sastopamība kopumā. Visām dominējošajām ECM sēņu ģintīm (*Lactarius*, *Russula* un *Tylospora*) kontroles parauglaukumos ir potenciāla spēja saprotrofi uzņemt barības vielas, jo tās izdala lignīnu noārdošos enzīmus (Baldrian, 2008). Samazināta šo dominējošo ģinšu sugu sastopamība vai pat iztrūkums mēslotajās platībās var norādīt uz ECM sēņu lomu barības vielu apritē un attiecīgi ietekmi uz koku minerālo barošanos. Tāpēc, plānojot pelnu mēslojuma izmantošanu rūpnieciskā mērogā plašās teritorijās vai lietojot lielas mēslojuma devas, ļoti rūpīgi jāizvērtē augsnes ķīmiskās īpašības un pelnu potenciālā ietekme uz meža ekosistēmu.

3.4. Stādvieta sagatavošanas ietekme uz stādu mikorizāciju un augšanu (4. pētījums)

Stādu morfoloģiskie rādītāji (virszemes daļu garums un biomasa, sakņu kakla diametrs, sakņu biomasa, kopējais sakņu garums un sakņu galiņu

skaits) pēc pirmās augšanas sezonas visos analizētajos meža tipos celmu izstrādes parauglaukumos neatšķīrās vai arī bija būtiski augstāki, salīdzinot ar parauglaukumiem, kur veikta augsnes apstrāde ar šķīvju irdinātājiem (turpmāk tekstā – tradicionālā augsnes apstrāde).

Skuju ķīmiskā sastāva analīzēs konstatēts, ka celmu izstrādes parauglaukumos ir būtiski lielāks makroelementu (N, P un K) daudzums salīdzinājumā ar parauglaukumiem, kur veikta tradicionālā augsnes apstrāde. Celmu izstrāde *Myrtilloso-sphagnosa* meža tipā, salīdzinot ar tradicionāli sagatavotajām augsnēm, būtiski veicina sakņu attīstību. Iegūtie dati saskan ar citu autoru pētījumos konstatēto, ka intensīva augsnes sagatavošana uzlabo sakņu augšanu (Pennanen *et al.*, 2005).

Mūsu pētījumā iegūtie rezultāti parāda, ka pēc pirmās sezonas celmu izstrāde, salīdzinājumā ar tradicionālo augsnes apstrādi, neietekmē *P. abies* mikorizāciju meža tipos ar podzolētām augsnēm ($p > 0,05$). Turklāt netika konstatētas būtiskas atšķirības ECM morfortipu ($p > 0,05$) un sēņu sugu daudzveidībā ($p > 0,05$) meža tipos, kur veikta celmu izstrāde un tradicionālā augsnes sagatavošana.

Sēņu sabiedrību raksturoja 33 sugas, starp kurām 15 (45,5 %) bija askusēnes un 18 (54,5 %) bazīdijsēnes. Kā visbiežāk sastopamās sugas atzīmētas *Thelephora terrestris* (55,3 %), *Wilcoxina* sp. (12,3 %), *Acephala macrosclerotiorum* (4,7 %), *Cenococcum geophilum* (4,0 %) un *Amphinema byssoides* (3,6 %) (1. tabula). Parauglaukumos ar dažādām augsnes sagatavošanas metodēm dominējošo ECM sugu sastopamība praktiski neatšķīrās, un sēņu sabiedrība bija līdzīga stādaudzētavās sastopamajai (Menkis *et al.*, 2005). Stādaudzētavām raksturīgajām sēnēm (piemēram, *Thelephora terrestris*), kas labi adaptējušās kokaudzētavai raksturīgajiem biežajiem traucējumiem un lielām minerālmēslojumu devām (Marx *et al.*, 1984), augsnes īpašību izmaiņas saistībā ar augsnes sagatavošanu visdrīzāk ir labvēlīgas (Hope, 2007). Tomēr iepriekš minētais efekts var būt īslaicīgs, jo mežā sastopamās ECM sēnes var aizvietot šīs kokaudzētavu mikorizas jau pirmajā sezonā pēc izstādīšanas (Menkis *et al.*, 2007). Šajā pētījumā sēņu sabiedrībās sakņu paraugos dominēja *T. terrestris* ar augstāku sastopamību celmu izstrādes eksperimentos, salīdzinot ar tradicionālo augsnes apstrādi, kamēr pārējām sugām kopā nebija tik liels īpatsvars kā *T. terrestris*.

1. tabula. Egļu stādu saknēs dominējošo sēņu sugu sastopamība (%) dažādos meža tipos, kur augsne sagatavota atcelmojot (A) vai tradicionālā veidā ar šķītvju irdinātājiem (K).

	<i>Hylocomiosa</i>		<i>Myrtillosa-sphagnosa</i>		<i>Myrtillosa mel.</i>	
	A	K	A	K	A	K
<i>Acephala macrosclerotiorum</i>	3,0	4,2	7,1	4,1	-	6,9
<i>Amphinema byssoides</i>	10,7	1,5	2,6	0,1	0,4	13,0
<i>Cenococcum geophilum</i>	2,6	5,1	3,3	0,5	1,8	19,4
<i>Wilcoxina sp.</i>	24,7	34,8	1,6	4,1	-	20,9
<i>Thelephora terrestris</i>	36,5	30,4	69,4	62,9	91,1	24,2
Kopējais sugu skaits	13	16	14	19	7	8
Šenona daudzveidības indekss	2.15	2.39	1.95	2.17	1.01	1.64

Astoņas no visām konstatētajām sēņu sugām sastopamas tikai celmu izstrādes parauglaukumos; divpadsmit – parauglaukumos ar tradicionālo augsnes sagatavošanu, bet trīspadsmit atrastas abu veidu parauglaukumos. Sēņu sabiedrību raksturojošie Sorensena indeksi parauglaukumos ar celmu izstrādi un tradicionālo augsnes apstrādi norādīja uz vidēju vai augstu sēņu sugu sastāva līdzību. Tas norāda, ka šajā pētījumā konstatētās sēņu sabiedrības bija līdzīgas un tās neietekmēja celmu izstrāde. Iegūtie dati liecina, ka celmu izstrādei, salīdzinājumā ar tradicionālo augsnes apstrādi, galvenokārt ir neliela vai pat pozitīva ietekme uz egles stādu augšanu un mikorizāciju pirmās sezonas laikā pēc izstādīšanas.

Tomēr jāatzīmē, ka vispusīgai celmu izstrādes ietekmes novērtēšanai ir nepieciešami ilglaicīgi pētījumi.

3.5. Sēklu izcelsmes ietekme uz stādu augšanu un mikorizāciju (5. pētījums)

Pēc sešu gadu augšanas kokaudzētavā no dažādas izcelsmes sēklām audzētu stādu morfoloģiskie rādītāji atšķīrās būtiski (2. tabula). Vislielākais virszemes daļas garums raksturoja Centrālās izcelsmes variantu C2, tam sekoja Austrumu izcelsmes variants A un abi Rietumu izcelsmes varianti (R2 un R1), savukārt visīsākie bija Centrālās izcelsmes varianta C1 stādi. Vislielākais sakņu kakla diametrs atzīmēts C2 un R2 stādiem, bet vismazākais konstatēts C1 stādiem (2. tabula). Visaugstākais ECM morfotipu skaits reprezentēja R2 variantu, bet viszemākais – C1 stādus (2. tabula). Salīdzinot dažādus Centrālā un Rietumu reģiona stādmateriāla variantus, secināts, ka C2 un R2 bija labāki augšanas rādītāji un augstāks mikorizas

morfortipu skaits. Savukārt variantiem R1 un īpaši C1 atzīmēti zemāki morfoloģiskie rādītāji, kā arī samazināts mikorizas morfortipu skaits (2. tabula).

2. tabula. Dažādu reproduktīvā materiāla izcelsmes reģionu (rietumu, centrālais un austrumu) un provenienču (R1, R2, C1, C2, A) stādu morfoloģiskie parametri un dominējošo ECM sugu relatīvā sastopamība.

Stādu morfoloģiskie parametri/ mikorizācija	Rietumu		Centrālais		Austrumu
	R1*	R2	C1	C2	A
Virszemes daļas garums, cm	66,8±1,1ab**	70,5±1,1bc	63,2±1,0a	80,9±1,1d	71,7±1,1c
Sakņu kakla diametrs, cm	1,42±0,03ab	1,45±0,02b	1,33±0,02a	1,45±0,03b	1,37±0,03ab
ECM morfortipu skaits	3,9±0,18ab	4,9±0,18c	3,6±0,16a	4,1±0,17ab	4,4±0,12bc
<i>Amphinema byssoides</i>	37,0a	34,9a	24,5b	26,7b	41,5a
<i>Wilcoxina sp.</i>	49,0bc	46,5bc	63,4a	53,5ab	40,0c

* No katras proveniencas analizēti 50 stādi.

** Atšķirīgi burti aiz vidējām vērtībām vienas rindas ietvaros norāda būtiskas atšķirības starp stādu variantiem ($p < 0,05$). Datu izklāde ir reprezentēta ar standartklūdu.

Lietojot molekulārās metodes, no analizētajām 102 ECM īssaknēm kopumā izdalītas deviņas sēņu sugas: piecas bazīdijsēņu un četras askusēņu sugas. *Amphinema byssoides* (33,1 %) un *Wilcoxina sp.* (50,3 %) bija dominējošās sugas analizētās ECM sabiedrībās, un to sastopamība būtiski atšķīrās starp dažādas izcelsmes stādiem (2. tabula). Konstatēta būtiski augstāka *A. byssoides* sastopamība stādu variantiem A (41,5 %), R1 (37,0 %) un R2 (34,9 %), salīdzinājumā ar stādiem no Centrālā reģiona C1 (24,5) un C2 (26,7 %). Augstāka *Wilcoxina sp.* sastopamība, gluži pretēji, atzīmēta C1 (63,4 %) stādiem; vismazāk šī suga konstatēta uz A (40,0 %) varianta stādu saknēm. Citas sēņu sugas bija relatīvi retas (0,2 %–4,9 % no visām analizētajām īssaknēm). *Tomentella sp.* konstatēta tikai uz rietumu izcelsmes stādiem R1 (2,2 %) un R2 (4,7 %). *Tuber sp.* mikorizas vairāk sastopamas stādu variantiem C2 (3,9 %) un A (3,7 %). *Thelephora terrestris* konstatēta tikai variantos, kas raksturoja stādus ar lēnāku augšanas gaitu (R1, C1 un A), salīdzinot ar variantiem R2 un C2.

Šenona daudzveidības indeksu vidējās vērtības, kas raksturoja dažādas izcelsmes stādus kolonizējošās ECM sēņu sabiedrības, svārstījās robežās no

1,6 līdz 1,9. Sorensena līdzības indekss starp analizētajām sēņu sabiedrībām bija 0,9–1,0, norādot uz augstu līdzību.

Rezultāti liecina, ka, neskatoties uz dažādas izcelsmes stādu audzēšanu vienādos apstākļos (stādi arī vienlīdz pakļauti dabiskajai ECM sēņu kolonizācijai), to morfoloģiskie parametri, kā arī ektomikorizu sugu skaits un daudzveidība atšķirās (2. tabula). Šie rezultāti var liecināt, ka stādmateriāla ģenētiskais fons ietekmē gan stādu augšanas gaitu, gan sakņu kolonizāciju ar ECM sēnēm. Citu autoru pētījumos arī konstatētas stādu augšanas un mikorizācijas atšķirības klonāli pavairotiem egļu stādiem (Korkama *et al.*, 2006; Velmala *et al.*, 2013). Stādmateriāla mikorizācijai kopumā un to veidojošo sēņu sugu sastāvam var būt būtiska ietekme uz stādu iesaigšanas sekmēm un augšanas gaitu gan kokaudzētavā, gan pēc izstādīšanas lauka apstākļos (Menkis *et al.*, 2007; Vaario *et al.*, 2009).

Šajā pētījumā atrastās ECM sēņu sugas jau agrāk konstatētas kā kokaudzētavās, tā skuju koku jaunaudzēs (Menkis *et al.*, 2005; Flykt *et al.*, 2008). Visbiežāk sastopamās no tām – *A. byssoides* un *Wilcoxina* sp. – izdalītas visos analizētajos stādmateriāla variantos. Līdzīgi arī T. Korkama *et al.* (2006) pētījumā novērota atsevišķu ECM sēņu dominance eksperimentā ar dažādiem parastās egles kloniem. Mūsu pētījuma rezultāti saskan ar Somijas kolēģu datiem arī attiecībā uz sugu daudzveidību – abos pētījumos novērota augstāka ECM sugu daudzveidība variantiem, kurus raksturoja labāki augšanas rādītāji (Korkama *et al.*, 2006). Tas norāda, ka, iespējams, sēņu sabiedrības daudzveidība un līdz ar to tās ekoloģiskā plasticitāte ir nozīmīgāka stādu augšanai nekā konkrētā dominējošā suga un tās sastopamība.

Lai gan *Thelephora terrestris* ir viena no visplašāk izplatītākajām kokaudzētavu sēnēm pasaulē (Marx *et al.*, 1984), tā reti sekmē stādu iesaigšanos un adaptāciju lauka apstākļos (Lee, 1992). Līdz ar to šīs sugas sastopamību proveniencēs ar zemiem augšanas rādītājiem var uzskatīt kā negatīvu indikatoru, kas varētu raksturot šo stādu variantu vājākas augšanas sekmes arī pēc izstādīšanas lauka apstākļos.

3.6. Stādmateriāla audzēšanas tehnoloģijas un mikorizācija (6. pētījums)

Četru augšanas sezonu laikā (2006.–2009. gads) pēc stādu izstādīšanas kā egļu ietvarstādiem, tā kailsakņu stādiem novērota negatīva stādu izdzīvošanas dinamika. Starp ietvarstādu un kailsakņu izdzīvošanas rādītājiem 2006., 2007. un 2008. gadā nebija būtiskas atšķirības. Taču pēc 2009. augšanas sezonas ietvarstādiem kopumā atzīmēta būtiski zemāka stādu

izdzīvošanas spēja nekā kailsakņu stādiem (attiecīgi $29,5 \pm 3,5 \%$ un $42,6 \pm 4,5 \%$; $p < 0,001$).

Izstādīšanas brīdī ietvarstādi bija īsāki par kailsakņu stādiem: $24,5 \pm 0,2$ cm pret $30,2 \pm 0,3$ cm ($p < 0,001$). Salīdzinot ar kailsakņu stādiem, pirmajās divās augšanas sezonās novērota labāka ietvarstādu augšana. Tas veicināja stādu garuma atšķirību izlīdzinājumu pēc pirmās augšanas sezonas 2006. gada rudenī (stādu garums $34,2 \pm 0,4$ cm ietvarstādiem un $33,6 \pm 0,4$ cm kailsakņu stādiem ($p > 0,05$) un būtiskas atšķirības starp ietvarstādiem un kailsakņu stādiem pēc otrās augšanas sezonas (attiecīgi $43,1 \pm 1,2$ cm un $36,8 \pm 0,9$ cm ($p < 0,001$)). Būtiskas stādu garuma atšķirības starp abu stādmateriālu variantiem konstatētas ceturtajā augšanas sezonā – $75,6 \pm 2,3$ cm ietvarstādiem un $82,5 \pm 1,9$ cm kailsakņu stādiem ($p < 0,05$). Skuju ķīmiskā sastāva analīzes pēc ceturtais augšanas sezonas 2009. gada rudenī parādīja salīdzinoši zemāku minerālvielu saturu skujās ietvarstādiem, salīdzinot ar kailsakņu stādiem.

Vairāku līdzīgu agrāko pētījumu rezultāti liecina, ka gan kokaudzētavā, gan pēc izstādīšanas ietvarstādi var sākotnēji uzrādīt ātrāku augšanu un labāku izdzīvošanas spēju nekā kailsakņu stādi (Leugner *et al.*, 2009; Vaario *et al.*, 2009). Arī mūsu rezultāti par pirmajām trim augšanas sezonām saskan ar šo augstāk minēto pētījumu datiem, jo ietvarstādu izdzīvošana un pieaugums pirmajos gados bija vai nu līdzīgi vai labāki par kailsakņu stādiem. Tomēr pēc ceturtais augšanas sezonas ietvarstādu izdzīvošanas un virszemes daļu augšanas rādītāji bija zemāki, salīdzinot ar kailsakņu stādiem. Iespējams, to nosaka zemāka ietvarstādu mikorizu konkurētspēja (sākotnēji to nodrošināja substrātā esošās barības vielas), salīdzinot ar meža augsnes esošajām mikorizas sēnēm. Protams, ir nepieciešams ilgāks laika periods, lai objektīvi izvērtētu dažādo stādu audzēšanas tehnoloģiju ietekmi uz stādu augšanu pēc izstādīšanas lauka apstākļos.

Atšķirības sakņu sistēmas telpiskajā struktūrā var būt viens no iespējamiem cēloņiem konstatētajām atšķirībām starp stādu variantiem. Sakņu sistēmas telpiskā struktūra var ietekmēt stādu sākotnējo augšanu, jo tā ir saistīta ar stādu spēju veidot jaunas saknes, kas izplatās plašākā teritorijā ārpus sākotnējās sakņu sistēmas aizņemtā laukuma un substrāta (Bernier *et al.*, 1995). Neskatoties uz to, ka ietvarstādi bieži ir labāk sagatavoti – lielāka sakņu sistēma, vairāk barības vielu rezervju, kokaudzētavu substrāts (Leugner *et al.*, 2009), to saknes, salīdzinot ar kailsakņu stādiem, ir vairāk sablīvētas un mākslīgi ierobežotas stādu audzēšanas kasetes ligzdā.

Ietvarstādu ražošana Ziemeļeiropā kļūst arvien populārāka, un kailsakņu stādu produkcija samazinās (Flykt *et al.*, 2008). Pēdējo 10 gadu laikā AS „Latvijas valsts meži” struktūrvienības „Sēklas un Stādi” kokaudzētavās

saražoto egļu ietvarstādu apjoms ir pieaudzis aptuveni sešas reizes, bet kailsakņu stādu ražošanas apjoms samazinājies gandrīz astoņas reizes („LVM Sēklas un Stādi”, L. Zvejnieces konsultācija). Tomēr šī un citu autoru pētījumu dati (Leugner *et al.*, 2009) liecina, ka ietvarstādu augšana lauka apstākļos dažkārt var būt mazāk sekmīga nekā kailsakņu stādmateriāla lietošana, it īpaši, ierīkojot stādījumus sausās augsnēs vai apmežojot platības ar vidēji mitrām augsnēm. Turklāt, uzglabājot stādus pirms izstādīšanas (arī īslaicīgi lauka apstākļos), ļoti svarīgi nodrošināt optimālu mitruma režīmu sakņu kamolā („LVM Sēklas un Stādi”, L. Zvejnieces konsultācija). Labs risinājums varētu būt kailsakņu stādi ar uzlaboto sakņu sistēmu, jo to sakņu telpiskā struktūra, salīdzinot ar ietvarstādiem, ir tuvāka dabiskajai, savukārt, atšķirībā no kailsakņu stādiem, tiem ir īsāks audzēšanas periods un labāk attīstījies sakņu kamols. Lai iegūtu plašāku ieskatu par audzēšanas tehnoloģiju ietekmi uz stādu augšanu pēc izstādīšanas un ietekmi uz ECM sēņu sabiedrībām, nepieciešams paplašināt pētījumu loku, ietverot dažādus augsnes tipus un atšķirīgas izcelsmes stādmateriālu.

Mūsu pētījumā četru sezonu laikā sakņu paraugos pavisam konstatētas 17 sēņu sugas. Šenona daudzveidības rādītāji kailsakņu stādiem dažādos gados bija diezgan līdzīgi, savukārt ietvarstādiem atzīmētas ievērojamas atšķirības. Kailsakņu un ietvarstādu sēņu sabiedrību raksturojošais Sorensena līdzības indekss bija vidējs pēc pirmās, otrās un trešās augšanas sezonas (0,4–0,6), bet zems pēc ceturtās augšanas sezonas (0,2).

Pēc pirmās augšanas sezonas konstatētais ECM sēņu sugu sastāvs kopumā neatšķirās no citos pētījumos aprakstītajām egļu ECM sēņu sabiedrībām kokaudzētavu stādmateriālā (Menkis *et al.*, 2005; Flykt *et al.*, 2008). Dinamiskās sēņu sugu sastāva izmaiņas nākamajās sezonās no sākotnējās *T. terrestris* dominances uz sabiedrībām, kurās dominē *Wilcoxina* spp. un *Amphinema* spp., visdrīzāk sekmēja citu ECM sēņu sastopamība augsnē un netiešā veidā ECM sabiedrības adaptācija noteiktas teritorijas vides apstākļiem (Dahlberg & Stenström, 1991; Menkis *et al.*, 2007). Šajā pētījumā dominējošās *Thelephora*, *Wilcoxina* un *Amphinema* ģints ECM sugas iepriekš klasificētas kā agrīnās sakņu kolonizētājas un kopumā plaši izplatītas sugas (Horton & Bruns, 2001). Kā jau iepriekš minēts, bazīdijsēne *T. terrestris* ir bieži sastopama ECM sēne kokaudzētavās (Marx *et al.*, 1984) un, neskatoties uz augsto spēju pielāgoties kokaudzētavu apstākļiem, tā parasti neveicina stādu ieaugšanu un adaptāciju lauka apstākļos (Lee, 1992). *Wilcoxina* sugas pieder sēņu grupai, kas parasti kolonizē stādus platībās ar neseniem augsnes traucējumiem un tāpēc varētu būt nozīmīgas stādiem, lai pārvarētu pārstādīšanas stresu (Yu *et al.*, 2001; Menkis *et al.*, 2010). *A. byssoides* bieži kolonizē parastās egles stādu saknes

un var būt nozīmīga stādu sekmīgai augšanai pēc izstādīšanas (Menkis *et al.*, 2007; Vaario *et al.*, 2009). Šajā pētījumā *A. byssoides* pēc otrās un trešās augšanas sezonas atzīmēta kā dominējošā ECM suga kailsakņu stādiem. Biežā šīs sugas sastopamība varētu būt skaidrojama ar labāku stādmateriāla augšanu un izdzīvošanu vēlākajos gados pēc izstādīšanas. Iespējams, ka *A. byssoides* mikorizu „efektivitāte” saistīta ar sēnes veidoto ārējo micēliju ar spēcīgi attīstītām rizomorfām.

3.7. Kopējie rezultāti un diskusija par ECM sugu ekoloģiju

No visiem sekvenētajiem sakņu paraugiem pavisam iegūtas 148 sēņu sugu sekvences. Bazīdijsēnes (105 sugas) pamatā reprezentēja ECM veidojošo sēņu rindas *Atheliales*, *Agaricales*, *Russulales* un *Thelephorales*. Askusēnes pārstāvētas ar 43 sugām – galvenokārt *Helotiales* un *Pezizales* rindas. Atsevišķos pētījumos (1.–6. pētījums) iegūtās reprezentatīvās sekvences saglabātas datu bāzē GenBank ar pieejas numuriem KP753291–KP753379, KR019832–KR019874, KR019781–KR019831, KF954060–KF954092, KP172303–KP172311 un JX907809–JX907827.

Tādas ECM sugas, kā *Amphinema byssoides*, *Amphinema* sp., *Cadophora finlandica*, *Pyronemataceae* sp., *Thelephora terrestris*, *Tomentella stupos*a, *Tylospora asterophora*, *T. fibrillosa* atzīmētas vairākos vai visos no darbā iekļautajiem pētījumiem.

Acsomycota sp., *Amanita* spp., *Cenococcum* sp., *Cortinarius* spp., *Elaphomyces* sp., *Hygrophorus* spp., *Inocybe flocculosa*, *I. proximella*, *Lactarius* spp., *L. tabidus*, *Pseudotomentella* spp., *Russula sapinea* un *Thelephoraceae* sp. konstatētas tikai vidēja vecuma vai pieaugušās egļu audzēs, bet ne jaunos stādījumos. Savukārt *Wilcoxina* sugas (*W. mikolae* un *W. rehmi*) sastopamas tikai jaunos stādījumos; arī *Thelephora terrestris* biežāk atzīmēta šajos stādījumos.

Tā kā parastās egles ECM veidojošās sēņu sugas Latvijā līdz šim nebija pētītas, iegūtie dati sniedz informāciju par vairākām Latvijā pirmo reizi konstatētām sēņu sugām – atrastas vairākas askusēņu un bazīdijsēņu (galvenokārt no *Atheliales* un *Thelephorales* rindām) sugas. No ektomikorizas sēnēm, kas veido makroskopiskus, cepurīšu sēnēm raksturīgus augļķermeņus, pirmo reizi Latvijā kā sakņu simbionti konstatētas *Cortinarius casimiri*, *Russula sapinea*, *Inocybe proximella*, *I. reclina* un *Lactarius badiosanguineus*. Pirmo reizi Latvijā atrastas arī vairākas pazemes sēņu kā *Hydnotrya bailii*, *H. cerebriformis*, *Pachyphloeus conglomeratus* un trīs *Tuber* sugas.

Dažas sugas, piemēram, *Tomentolopsis echinospora*, *Tylopilus felleus*, kā arī *Piloderma* ģints sugas konstatētas tikai parauglaukumos ar salīdzinoši zemākām augsnes pH vērtībām. Turpretim citas sugas – *Inocybe flocculosa* un *Amphinema* sp. sastopamas galvenokārt biotopos ar relatīvi augstāku pH. Atkarībā no augsnes pH un auglības, atšķirīgas ekoloģiskās nišas konstatētas atsevišķām *Tylospora* un *Amphinema* ģints sugām. Secināts, ka dažas, boreāliem mežiem tipiskas sugas no *Cenococcum* un *Lactarius* ģintīm retāk pārstāvētas ar koksnes pelniem mēslotajās mežaudzēs, kā arī ar *Heterobasidion* inficētu egļu biogrupās. Šo mikorizas sēņu sugu sastopamību galvenokārt ietekmē augsnes īpašības.

Pētījumu dati liecina, ka vairākos gadījumos ir grūti nošķirt augsnes faktoru, īpaši augsnes pH un aerācijas, un audzes vitalitātes ietekmi uz ektomikorizas sēņu sugām. Tas var norādīt uz atšķirībām koku minerālās barošanās un barības vielu aprites procesos egļu mežos, ko ietekmē ECM sēņu sugu kvantitatīvais un kvalitatīvais sastāvs. Tādēļ šie pētījumi ir turpināmi, padziļināti analizējot ECM sugu, īpaši dominējošo sugu, ekoloģiju.

4. Secinājumi

1. Zemāka īssakņu vitalitāte konstatēta stiprāk bojātajās egļu audzēs ar kūdras vai gleja augsnēm – vitalitāti negatīvi ietekmēja augsts gruntsūdens līmenis; sakņu vitalitātes pazemināšanās atzīmēta augsnēs ar dziļāku organisko slāni. Stipri bojātās audzēs sakņu paraugos salīdzinoši biežāk ($p < 0,05$) konstatētas saprotrofās sēnes.

2. Kūdras augsnēs sakņu morfoloģiskie rādītāji un ECM sēņu sugu sastāvs veselu un trupējušu, ar sakņu piepi inficētu egļu biogrupās kopumā būtiski neatšķiras, kaut gan novērotas atšķirības audzes ietvaros. Ar *Heterobasidion annosum* inficētas egļu audzes kūdras augsnēs raksturo bagātīgi augšanas apstākļi ar augstu pH un tipiskas ECM sēņu sugas *Amphinema* spp., *Inocybe* sp., *Tylospora asterophora*, vai arī ļoti zems augsnes pH un vāja sakņu mikorizācija kopumā.

3. Divpadsmit gadus pēc pelnu mēslojuma pielietošanas *Amphinema*, *Tuber* un *Inocybe* ģints ECM sugas pamatā konstatētas mēslotajos parauglaukumos, savukārt *Tylospora*, *Lactarius* un *Russula* sugas – kontroles parauglaukumos. Meža mēslošanai ar augstām koksnes pelnu mēslojuma devām ($5 \text{ kg} / \text{m}^2$) ir ilgstoša ietekme uz augsnes pH, ķīmisko sastāvu un ECM veidojošo sēņu sabiedrību.

4. Augsnes sagatavošana izcirtumos, veicot celmu izstrādi, salīdzinājumā ar tradicionālo augsnes sagatavošanas veidu, pirmajā sezonā

pozitīvi ietekmēja stādu virszemes daļu un sakņu attīstību. Kokaudzētavām raksturīgās mikorizas sēnes *Thelephora terrestris* augstā sastopamība sakņu paraugos pirmajā sezonā pēc apmežošanas liecina par samazinātu egļu audzēm raksturīgo ECM sugu mikorizācijas potenciālu.

5. Sēklu izcelsme (atšķirīgas proveniences) ietekmē parastās egles stādu augšanu un to sakņu kolonizāciju ar ECM sēnēm. Dominējošo ECM sugu *Amphinema byssoides* un *Wilcoxina* sp. sastopamība būtiski atšķīrās starp dažādas izcelsmes stādmateriāla variantiem. *A. byssoides* retāk sastopama stādiem no Centrālā sēklu izcelsmes reģiona, salīdzinot ar citu Latvijas reģionu stādiem ($p < 0,05$). Augstāka ECM sugu daudzveidība konstatēta stādmateriāla variantiem ar labākiem augšanas rādītājiem.

6. Egļu kailsakņu stādu augstāki morfoloģiskie rādītāji un ieaugšanās sekmes ceturtajā sezonā pēc izstādīšanas, salīdzinot ar ietvarstādiem ($p > 0,05$), skaidrojami ar vairāk attīstītu sakņu sistēmu un atšķirīgu mikorizas sēņu sugu sastāvu. Uz kailsakņu stādiem biežāk sastopamas ektomikorizas sēnes *Amphinema* sp. un *Wilcoxina* sp.

7. Jaunos stādījumos (līdz 8 gadus vecas egles) galvenie sakņu simbionti bija ECM sugas *Thelephora terrestris*, *Amphinema byssoides* un *Wilcoxina* spp. Vidēja vecuma vai pieaugušās egļu audzēs, galvenokārt kūdras augsnēs, pārsvarā sastopamas *Tylospora*, *Amphinema*, *Lactarius* un *Tomentella* ģints sugas.

8. Latvijā pirmo reizi no egļu saknēm izdalītas vairākas askusēņu sugas (tajā skaitā arī pazemes sēnes). Konstatētas bazīdijsēnes no *Atheliales* un *Thelephorales* rindām, kā arī atsevišķas Latvijai jaunas cepurīšu sēņu sugas: tīmeklene *Cortinarius casimiri*, bērzlape *Russula sapinea*, šķiedrgalvītes *Inocybe proximella* un *I. reclina*, kā arī pienaine *Lactarius badiosanguineus*.

Pētījuma aprobācija

Publikācijas

1. Klavina D., Menkis A., Gaitnieks T., Velmala S., Lazdins A., Rajala T., Pennanen T. 2015. Analysis of Norway spruce dieback phenomenon in Latvia – a belowground perspective. **Scandinavian Journal of Forest Research**, DOI 10.1080/02827581.2015.1069390.

2. Klavina D., Pennanen T., Gaitnieks T., Velmala S., Lazdins A., Lazdina D., Menkis A. 2015. The ectomycorrhizal community of conifer stands on peat soils 12 years after fertilisation with wood ash. **Mycorrhiza**, DOI 10.1007/s00572-015-0655-2.

3. Klavina D., Gaitnieks T., Menkis A. 2013. Growth and ectomycorrhizal community development of containerised and bare-root *Pinus sylvestris* and *Picea abies* seedlings outplanted on a forest clear-cut. **Baltic Forestry** 19: 39–49.

4. Klavina D., Zaluma A., Pennanen T., Velmala S., Gaitnieks T., Gailis A., Menkis A. 2015. Seed provenance impacts growth and ectomycorrhizal colonisation of *Picea abies* seedlings. **Baltic Forestry** 21(2), pieņemts publicēšanai.

5. Klavina D., Menkis A., Gaitnieks T., Pennanen T., Lazdins A., Velmala S., Vasaitis R. Low impact of stump removal on mycorrhization and growth of replanted *Picea abies*: data from three types of hemi-boreal forest. Iesniegts publicēšanai žurnālā *Baltic Forestry*.

6. Gaitnieks T., Klavina D., Muiznieks I., Pennanen T., Velmala S., Vasaitis R., Menkis A. Impact of *Heterobasidion* root-rot on fine root morphology and associated fungi in *Picea abies* stands on peat soils. Iesniegts publicēšanai žurnālā *Mycorrhiza*.

Prezentācijas konferencēs

1. Klavina D., Pennanen T., Gaitnieks T., Lazdiņa D., Lazdins A., Velmala S., Menkis A. 2015. Ectomycorrhizal community in conifer stands on peat soils 12 years after wood ash treatment. COST action FP1305 „BioLink: Belowground biodiversity under changing environment” meeting, Krakow, Poland, March 17–20, 2015. Mutiskais ziņojums.

2. Klavina D. 2014. Study of ECM community in conifer stands 10 years after wood ash treatment: preliminary results. NEFOM meeting, November 27–28, 2014, Riga. Mutiskais ziņojums.

3. Klavina D., Pennanen T., Gaitnieks T., Lazdins A., Menkis A. 2014. Ectomycorrhizal and other root associated fungi on Norway spruce in declining Norway spruce stands in Latvia. XIX Symposium of mycologists and lichenologists of Baltic countries. 22–26 October, Talsi, Latvia. Stenda ziņojums.

4. Klavina D. 2013. Impact of stump removal on mycorrhization and field growth of Norway spruce (*Picea abies*) seedlings in Latvia. NEFOM meeting, November 24–25, 2013, Uppsala. Mutiskais ziņojums.

5. Klavina D., Velmala S., Zaluma A., Pennanen T., Gailis A., Gaitnieks T. 2012. Colonization by several ectomycorrhizal fungi might be related to reduced growth of *Heterobasidion annosum* s.l. mycelium in Norway spruce seedlings. „Joint IUFRO 7.03.01 “Cone and seed insects” and 7.03.04 “Diseases and insects in forest nurseries” Working Party Meeting, Vilnius, Lithuania. Mutiskais ziņojums.

6. Klavina D., Pennanen T., Rajala T., Menkis A., Gaitnieks T. 2012. Mycorrhizae and fine root characteristics of *Heterobasidion* infected and non-infected Norway spruce. „Joint IUFRO 7.03.10 – „Methodology of forest insect and disease survey” and IUFRO WP 7.03.06 – „Integrated management of forest defoliating insects” Working Party Meeting, Palanga, Lithuania. Mutiskais ziņojums.
7. Klavina D., Lazdins A., Bardulis A., Gaitnieks T. 2011. Vitality of fine roots in spruce stands with different degree of foliage damage in Latvia. COST conference "Carbon balance after disturbances and drought". COST Action FP0803. Barcelona, 27–30 June, 2011. Stenda ziņojums.
8. Klavina D., Gaitnieks T., Baumanis I., Vasaitis R., Menkis A. 2011. Field survival, growth and mycorrhization of containerised *Pinus sylvestris* and *Picea abies* seedlings of different provenances. Doctoral student conference „Next generation insights into geosciences and ecology” May 12–13, 2011, Tartu, Estonia. Mutiskais ziņojums.
9. Klavina D., Donis J., Gaitnieks J. 2011. Sakņu vitalitāte un stumbra koksnes pieaugums egļu audzēs ar dažādu vainaga bojājumu pakāpi. LU 69. Zinātniskā konference, Rīga, 1.februāris. Mutiskais ziņojums.
10. Klavina D., Menkis A., Gaitnieks T. 2010. Field growth and mycorrhization of *Pinus sylvestris* and *Picea abies* seedlings produced under different nursery cultivation systems. IMC 9 „The biology of fungi”, Edinburgh, UK, 1–6 August, 2010. Poster presentation.
11. Klavina D., Gaitnieks T., Menkis A. 2010. Dažādas izcelsmes priežu un egļu stādmateriāla pieauguma dinamika. Latvijas Lauksaimniecības universitātes, Meža fakultātes zinātniski praktiskā konference – Zinātne un prakse nozares attīstībai, Jelgava, 22. marts, 2010. gads. Mutiskais ziņojums.

Literatūras saraksts

- Agerer R.** 1986–2006. Colour atlas of ectomycorrhizae. Einhorn-Verlag, Schwäbisch Gmünd, München, Germany.
- Arhipova N., Gaitnieks T., Donis J., Stenlid J., Vasaitis R.** 2011. Butt rot incidence, causal fungi, and related yield loss in *Picea abies* stands of Latvia. *Can J Forest Res* 41: 2337–2345.
- Arhipova N., Gaitnieks T., Vulfa L., Nikolajeva V., Balašova I.** 2008. *Heterobasidion annosum* attīstību ietekmējošo faktoru novērtējums egļu audzēs. *LLU Raksti* 20(315): 117–127.
- Aronsson K.A., Ekelund N.G.A.** 2004. Biological effects of wood ash application to forest and aquatic ecosystems. *J Environ Qual* 33: 1595–1605.

Augusto L., Bakker M. R., Meredieu C. 2008. Wood ash applications to temperate forest ecosystems – potential benefits and drawbacks. *Plant Soil* 306: 181–198.

Baldrian P. 2008. Enzymes and saprotrophic basidiomycetes. In: Boddy L., Frankland J., van West P. (eds.) Ecology of saprotrophic Basidiomycetes. *British Mycological Society Symposia Series* 28: 19-42.

Bendz-Hellgren M., Brandtberg P.-O., Johansson M., Swedjemark G., Stenlid J. 1999. Growth rate of *Heterobasidion annosum* in Norway spruce stands established on forest land and arable land. *Scand J For Res* 14: 402–407.

Bernier P.Y., Lamhamedi M.S., Simpson D.G. 1995. Shoot:root ratio is of limited use in evaluating the quality of container conifer stock. *Tree planters' notes* 46: 102–106.

Bigras F., Dumais D. 2005. Root-freezing damage in the containerized nursery: impact on plantation sites – a review. *New Forests* 30: 167–184.

Clemensson-Lindell A., Persson H. 1995. Fine-root vitality in a Norway spruce stand subjected to various nutrient supplies. *Plant Soil* 168–169: 167–172.

Dahlberg A., Stenström E. 1991. Dynamic changes in nursery and indigenous mycorrhiza of *Pinus sylvestris* seedlings planted out in forest and clearcuts. *Plant Soil* 136: 73–86.

Eberhardt U., Walter L., Kottke I. 1999. Molecular and morphological discrimination between *Tylospora fibrillosa* and *Tylospora asterophora* mycorrhizae. *Can J Bot* 77(1): 11–21.

Finer L. 1989. Biomass and nutrient cycle in fertilized and unfertilized pine, mixed birch and pine and spruce stands on a drained mire. *Acta For Fenn* (208). 63 pp.

Flykt E., Timonen S., Pennanen T. 2008. Variation of ectomycorrhizal colonisation in Norway spruce seedlings in Finnish forest nurseries. *Silva Fenn* 42(4): 571–585.

Gaitnieks T. 2005. Vitality of Norway spruce fine roots in stands infected by *Heterobasidion annosum*. In: Solheim H., Hietala A.M. (eds.) Proceedings from the SNS meeting in Forest Pathology, Biri, Norway, August 28–31, 2005. pp. 79–82.

Gaitnieks T., Liepa I., Rokjānis B., Indriksons A. 2000. Development of Norway spruce mycorrhiza in mixed Norway spruce and grey alder stands infected by *Heterobasidion annosum*. *Metsanduslikud uurimused / Forestry Studies* 34: 44–51.

Gardes M., Bruns T.D. 1993. ITS primers with enhanced specificity for basidiomycetes – application to the identification of mycorrhizae and rusts. *Mol Ecol* 2: 113–118.

Göbl F. 1996. Investigations on mycorrhizae and fine roots in an area used as forest pasture. *Phyton* (Horn, Austria) 36(4): 193–204.

Grantina-Ievina L., Kasparinskis R., Tabors G., Nikolajeva V. 2013. Features of saprophytic soil microorganism communities in conifer stands with or without *Heterobasidion annosum sensu lato* infection: a special emphasis on *Penicillium* spp. *Environmental and Experimental Biology* 11: 23-38.

Helmisaari H.S., Saarsalmi A., Kukkola M. 2009. Effects of wood ash and nitrogen fertilization on fine root biomass and soil and foliage nutrients in a Norway spruce stand in Finland. *Plant Soil* 314: 121–132.

Hope G.D. 2007. Changes in soil properties, tree growth, and nutrition over a period of a 10 years after stump removal and scarification on moderately coarse soils in interior British Columbia. *Forest Ecol Manag* 242: 625–635.

Horton T., Bruns T. 2001. The molecular revolution in ectomycorrhizal ecology: peeking into the black box. *Mol Ecol* 10: 1855–1871.

Hytönen J. 2003. Effects of wood, peat and coal ash fertilization on Scots pine foliar nutrient concentrations and growth on afforested former agricultural peat soils. *Silva Fenn* 37(2): 219–234.

Ihrmark K. et al. 2012. New primers to amplify the fungal ITS2 region – evaluation by 454-sequencing of artificial and natural communities. *FEMS Microbiol Ecol* 82(3): 666–677.

Indriksons A., Gaitnieks T., Zalitis P. 2003. Wood ash application in forests on drained peat soils in Latvia. In: Nilsen P. (ed.) Proceedings from a Nordic – Baltic Workshop on Forest Nutrient Dynamics and Management, May 20–22, 2003, Honne, Norway. *Aktuelt fra skogforskningen* 8: 10–14.

Jansons J. 2011. Statistical inventory of Latvia's forest resources. (in Latvian) http://www.silava.lv/userfiles/file/2010%20nov%20MRM_visi%20mezi_04-08g.xls. Accessed 12 April 2014.

Jonsson T., Kokalj S., Finlay R., Erland S. 1999. Ectomycorrhizal community structure in a limed spruce forest. *Mycol Res* 103: 501–508.

Kataja-aho S., Pennanen T., Lensu A., Haimi J. 2012. Does stump removal affect early growth and mycorrhizal infection of spruce (*Picea abies*) seedlings in clear-cuts? *Scand J For Res* 27: 746–753.

Kjøller R., Clemmensen K.E. 2009. Belowground ectomycorrhizal fungal communities respond to liming in three southern Swedish coniferous forest stands. *Forest Ecol Manag* 257: 2217–2225.

Korkama T., Pakkanen A., Pennanen T. 2006. Ectomycorrhizal community structure varies among Norway spruce (*Picea abies*) clones. *New Phytol* 171: 815–824.

Lazdiņš A., Lazdāns V., Kalēja S., Zimelis A., Prindulis U., Kļaviņa D., Rozītis G. 2014. Celmu biokurināmā resursu un to pieejamības apskats egļu audzēs valsts mežos. *Mežzinātne* 28(61): 166–179.

Lee K.J. 1992. A ten-year result of artificial inoculation of pines with ectomycorrhizal fungi, *Pisolithus tinctorius* and *Thelephora terrestris*. *J Korean For Soc* 81: 156–163.

Lehto T., Brosinsky A., Heinonen-Tanski H., Repo T. 2008. Freezing tolerance of ectomycorrhizal fungi in pure culture. *Mycorrhiza* 18: 385–392.

Leugner J., Jurásek A., Martincová J. 2009. Comparison of morphological and physiological parameters of the planting material of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) from intensive nursery technologies with current bare-root plants. *Journal of Forest Science* 55: 511–517.

Majdi H., Viebke C.-G. 2004. Effects of fertilization with dolomite lime + PK or wood ash on root distribution and morphology in a Norway spruce stand in Southwest Sweden. *Forest Science* 50(6): 802–809(8).

Marx D.H., Cordell C.E., Kenney D.S., Mexal J.G., Artman J.D., Riffle J.W., Molina R. 1984. Commercial vegetative inoculum of *Pisolithus tinctorius* and

- inoculation techniques for development of ectomycorrhizae on bare root tree seedlings. *Forest Sci Monogr* 25: 101.
- Mäkinen H., Nöjd P., Mielikäinen K.** 2001. Climatic signal in annual growth variation in damaged and healthy stands of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) in southern Finland. *Trees* 15: 177–185.
- Mello A., Murat C., Bonfante P.** 2006. Truffles: much more than a prized and local fungal delicacy. *FEMS Microbiol Lett* 260:1–8.
- Menkis A., Uotila A., Arhipova N., Vasaitis R.** 2010. Effects of stump and slash removal on growth and mycorrhization of *Picea abies* seedlings outplanted on a forest clear-cut. *Mycorrhiza* 20: 505–509.
- Menkis A., Vasiliauskas R., Taylor A.F.S., Stenlid J., Finlay R.** 2005. Fungal communities in mycorrhizal roots of conifer seedlings in forest nurseries under different cultivation systems, assessed by morphotyping, direct sequencing and mycelial isolation. *Mycorrhiza* 16: 33–41.
- Menkis A., Vasiliauskas R., Taylor A.F.S., Stenlid J., Finlay R.** 2007. Afforestation of abandoned farmland with conifer seedlings inoculated with three ectomycorrhizal fungi – impact on plant performance and ectomycorrhizal community. *Mycorrhiza* 17: 337–348.
- Menkis A., Vasaitis R.** 2011. Fungi in roots of nursery grown *Pinus sylvestris*: ectomycorrhizal colonisation, genetic diversity and spatial distribution. *Microbial Ecol* 61: 52–63.
- Modrzyński J.** 2007. Outline of ecology. Ecology. In: Tjoelker M.G., Boratyński A., Bugała W. (eds.). Biology and ecology of Norway spruce. *Forestry Sciences* 78: 195–221.
- Moilanen M., Silfverberg K., Hokkanen T.** 2002. Effects of wood-ash on the tree growth, vegetation and substrate quality of a drained mire: A case study. *Forest Ecol Manag* 171: 321–338.
- Montagnoli A., Di Iorio A., Terzaghi M., Trupiano D., Scippa G.S., Chiatante D.** 2014. Influence of soil temperature and water content on fine-root seasonal growth of European beech natural forest in Southern Alps, Italy. *Eur J Forest Res* 133 (5): 957–968.
- Napierała-Filipiak A., Werner A.** 2000. Antagonism of higher fungi to *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref. in laboratory conditions. *Dendrobiology* 45: 65–81.
- Nowotny I., Dahne J., Klingelhofer D., Rothe G.M.** 1998. Effect of artificial soil acidification and liming on growth and nutrient status of mycorrhizal roots of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.). *Plant Soil* 199: 29–40.
- Page-Dumroese D.S., Harvey A.E., Jurgensen M.F., Amaranthus M.P.** 1998. Impacts of soil compaction and tree stump removal on soil properties and outplanted seedlings in northern Idaho, USA. *Can J Soil Sci* 78: 29–34.
- Pennanen T., Heiskanen J., Korkkama U.** 2005. Dynamics of ectomycorrhizal fungi and growth of Norway spruce seedlings after planting on a mounded forest clearcut. *Forest Ecol Manag* 213: 243–252.
- R Development Core Team** 2011. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>

Rajala T., Peltoniemi M., Hantula J., Mäkipää R., Pennanen T. 2011. RNA reveals a succession of active fungi during the decay of Norway spruce logs. *Fungal ecol* 4: 437–448.

Redfern D.B., Pratt J.E., Hendry S.J., Low J.D. 2010. Development of a policy and strategy for controlling infection by *Heterobasidion annosum* in British forests: a review of supporting research. *Forestry* 83(2): 207–218.

Rice A.V., Currah R.S. 2006. *Oidiiodendron maius*: Saprobe in sphagnum peat, mutualist in Ericaceous roots? Microbial Root Endophytes. *Soil Biology* 9: 227–246.

Ritter T., Kottke I., Oberwinkler F. 1989. Vitality and ageing of the ectomycorrhizae of damaged and undamaged trees. *Agr Ecosyst Environ* 28(1–4): 415–419.

Rudawska M.L. 2007. Mycorrhiza. In: Tjoelker M.G., Boratyński A., Bugała W. (eds.). Biology and Ecology of Norway Spruce. *Forestry Sciences* 78: 159–194.

Rudawska M., Leski T., Trocha L.K., Gornowicz R. 2006. Ectomycorrhizal status of Norway spruce seedlings from bare-root forest nurseries. *Forest Ecol Manag* 236: 375–384.

Rütting T., Björk R.G., Meyer A., Klemedtsson L., Sikström U. 2014. Reduced global warming potential after wood ash application in drained Northern peatland forests. *Forest Ecol Manag* 328: 159–166.

Ryberg M., Nilsson R.H., Kristiansson E., Töpel M., Jacobsson S., Larsson E. 2008. Mining metadata from unidentified ITS sequences in GenBank: A case study in *Inocybe* (Basidiomycota). *BMC Evol Biol* 8:50.

Schaberg P.G., D'Amore D.V., Hennon P.E., Halman J.M., Hawley G.J. 2011. Do limited cold tolerance and shallow depth of roots contribute to yellow-cedar decline? *Forest Ecol Manag* 262: 2142–2150.

Smith S.E., Read D.J. 1997. Mycorrhizal Symbiosis. Academic Press, London, UK.

Smith J.E., Molina R., Huso M.M.P., Luoma D.L., McKay D., Castellano M.A., Lebel T., Valachovic Y. 2002. Species richness, abundance, and composition of hypogeous and epigeous ectomycorrhizal fungal sporocarps in young, rotation-age, and old-growth stands of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) in the Cascade Range of Oregon, U.S.A. *Can J Bot* 80: 186–204.

Taylor A.F.S., Finlay R.D. 2003. Effects of liming and ash application on belowground ectomycorrhizal community structure in two Norway spruce forests. *Water Air Soil Poll: Focus* 3: 63–76.

Tedersoo L., Kõljalg U., Hallenberg N., Larsson K.-H. 2003. Fine scale distribution of ectomycorrhizal fungi and roots across substrate layers including coarse woody debris in a mixed forest. *New Phytol* 159: 153–165.

Vaario L.M., Tervonen A., Haukioja K., Haukioja M., Pennanen T., Timonen S. 2009. The effect of nursery substrate and fertilization on the growth and ectomycorrhizal status of containerized and outplanted seedlings of *Picea abies*. *Can J Forest Res* 39: 64–75.

Vainio E.J., Korhonen K., Hantula J. 1998. Genetic variation in *Phlebia gigantea* as detected with random amplified microsatellite (RAMS) markers. *Mycol Res* 102: 187–192.

Vasaitis R., Stenlid J., Thomsen I.M., Barklund P., Dahlberg A. 2008. Stump removal to control root rot in forest stands. A literature study. *Silva Fenn*, 42(3): 457–483.

Velmala S.M., Rajala T., Haapanen M., Taylor A.F.S., Pennanen T. 2013. Genetic host-tree effects on the ectomycorrhizal community and root characteristics of Norway spruce. *Mycorrhiza* 23: 21–33.

Velmala S.M., Rajala T., Heinonsalo J., Taylor A.F.S., Pennanen T. 2014. Profiling functions of ectomycorrhizal diversity and root structuring in seedlings of Norway spruce (*Picea abies*) with fast- and slow-growing phenotypes. *New Phytol* 201(2): 610–622.

Vogt K.A., Persson H. 1991. Root methods. In: Lassoie J.P., Hinckley T.M. (eds.). Techniques and approaches in forest tree ecophysiology. CRC Press, Boca Raton, Florida. pp. 477–502.

Walmsley J.D., Godbold D.L. 2010. Stump harvesting for bioenergy – a review of the environmental impacts. *Forestry* 83(1): 17–38.

White T.J., Bruns T., Lee S., Taylor J. 1990. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. In: Innis M.A., Gelfand D.H., Sninsky J.J., White T.J. (eds.). PCR protocols: A guide to methods and applications. Academic Press, Inc., San Diego, USA.

Ying C.C. 1991. Performance of Lodgepole pine provenances at sites in southwestern British Columbia. *Silvae Genet* 40: 215–223.

Yu T., Egger K.N., Peterson R.L. 2001. Ectendomycorrhizal associations – characteristics and functions. *Mycorrhiza* 11: 167–177.

Yurkov A.M., Kemler M., Begerow D. 2012. Assessment of yeast diversity in soils under different management regimes. *Fungal Ecol* 5(1): 24–35.

Zālītis P. 2006. Mežkopības priekšnosacījumi. LVMI Silava, Salaspils, 219 lpp.

Pateicības

Pirmkārt, vēlos izteikt pateicību darba vadītājiem Dr. T. Gaitniekam, Dr. habil. prof. I. Muižniekam un Dr. A. Menkim. Liels paldies ārzemju kolēģiem no Somijas Dabas Resursu institūta (Luke) Dr. T. Pennanen, Dr. S. Velmala, Dr. T. Rajala, M. Oksanen un visiem kolēģiem, kas strādāja kopā ar mani Somijas laboratorijas apmeklējumu reizēs, kā arī asoc. prof. Dr. R. Vasaitim no Zviedrijas Lauksaimniecības Universitātes. Liela pateicība visiem kolēģiem no LVMI Silava, kas bija dažādos veidos iesaistīti šajos pētījumos, īpaši Meža Vides laboratorijas kolektīvam par palīdzību lauka darbos un augsnes analīžu veikšanu, kā arī kolēģiem no Ģenētisko resursu centra. Neizsakāms paldies, protams, maniem tuvākajiem kolēģiem no Meža fitopatoloģijas un Mikoloģijas laboratorijas – Natālijai, Kristīnei, Astrai, Laumai, Agritai, Anetei, kā arī kolēģiem, kas šajā laboratorijā strādāja agrāk. Esmu pateicīga Dr. L. Vulfai, kas visu šo laiku ir atbalstījusi mūsu darbus un devusi vērtīgus padomus. Paldies arī maniem draugiem, kas tika iesaistīti

lauka vai laboratorijas darbos – Zanei, Annai, Kristapam, Gundegai, Gunai, Līgai K. un Līgai T.

Izsaku pateicību arī visiem šīs disertācijas un rakstu recenzentiem dažādos posmos. Esmu dziļi pateicīga rakstu līdzautoriem – gan augstāk minētajiem, gan A. Gailim un Dr. I. Baumanim un, jo īpaši, Dr. A. Lazdiņam un Dr. D. Lazdiņai.

Esmu pateicīga arī visiem cilvēkiem no Latvijas Universitātes Bioloģijas fakultātes, īpaši doc. E. Vimbam un visiem darbiniekiem no trijām katedrām, kas vistiešāk bija saistītas ar manu promocijas darbu.

Paldies Dr. R. Matisonam, Dr. L. Strazdiņai, Dr. D. Elfertam, D. Rostokai un A. Kļaviņai par konsultācijām datu analīzes un prezentācijas jautājumos, kā arī prof. Dr. G. Brūmelim un G. Kļaviņai par vērtīgiem komentāriem un palīdzību darba angļu versijas izstrādē.

Paldies arī kolēģiem no Latvijas Universitātes Bioloģijas institūta Augu minerālās barošanās laboratorijas par ķīmiskajām analīzēm un vērtīgajiem ieteikumiem, kā arī speciālistiem no AS „Lāvijas valsts meži”, īpaši Laimai Zvejniecei un Indulim Brauneram par konsultācijām.

Visbeidzot paldies visai manai ģimenei, īpaši vecākiem, kā arī draugiem par pastāvīgu atbalstu.

Šo darbu veltu Tīnas Rajalas un manu vecvecāku piemiņai.

- Vai tu zini no kurienes nāk āboli?

- No ābeles.

- Bet no kuras daļas?

- No zariem.

- Nē, no saknēm, viss nāk no saknēm. Ja saknes ir labas, koks dod labus augļus.

/Sv. Hosemarija un Rosalia/