

**EGLES SKUJU DZELTĒŠANA UN BARĪBAS VIELU APRITES TRAUCĒJUMI
NOSUSINĀTĀS KŪDRAS AUGTENĒS**
***YELLOWING OF SPRUCE NEEDLES AND DISTURBANCES IN NUTRIENT
CIRCULATION IN DRAINED PEAT SOILS***

**Gunta Čekstere¹, Anita Osvalde¹, Guntars Šņepsts²,
Laura Āboliņa¹ un Māris Laiviņš²**

¹ Latvijas Universitātes Bioloģijas institūts, Augu minerālās barošanās laboratorija,
O. Vācieša iela 4, Rīga, LV-1004, e-pasts: gunta.cekstere@lu.lv

² Latvijas Valsts mežzinātnes institūts "Silava", Rīgas iela 111, Salaspils, LV-2169

Kopsavilkums. Latvijā nosusinātās kūdras augtenes bieži apmežo ar eglēm, veidojot plantācijas tipa stādījumus, kuros eglēm sasniedzot 30–40 gadu vecumu, nereti novērojama intensīva skuju dzeltēšana. Pētījuma mērķis bija noskaidrot barības vielu koncentrāciju augsnes virskārtā, veselās, vidēji iekrāsotās (dzeltējošās) un stipri dzeltējošās viengadīgās un divgadīgās egļu skujās saistībā ar ar: 1) vainagu fizioloģiskā stāvokļa parametriem un tekošo koksnes pieaugumu, 2) aminoskābes (prolina) kā potenciāla stresa biomarkiera pielietojumu egļu plantācijas audzēm. Pētījumi veikti piecās modeļaudzēs Viduslatvijas (Tīreļi, Olaine), Tālavas (Valka) un Austrumlatvijas (Kalsnava, Birži) zemienē.

Pētījumā konstatēts, ka dažādā pakāpē bojātu egļu sakņu zonā nav konstatētas statistiski būtiskas ķīmisko elementu koncentrāciju atšķirības, tas nozīmē, ka eglēm potenciāli pieejamo barības vielu krājumi augsnē mežaudzēs visumā ir līdzīgi. Dažāda vecuma skujās atšķiras fizioloģiski svarīgu ķīmisko elementu koncentrācija. Viengadīgās skujās, salīdzinot ar divgadīgām, ir būtiski lielāka P, K, Zn, Cu un būtiski mazāka Ca, Mg, Fe, Mn, B koncentrācija. Viena un divus gadus vecos skuju paraugos, kas ievākti no bojātām eglēm (stipri izretināts vainags un koši dzeltenas skujas), salīdzinot ar vitālām eglēm (nedaudz bojāts vainags un vāji iekrāsotas skujas), ir statistiski būtiski mazāks K (vairāk nekā divas reizes), Ca, Zn, B un N daudzums, bet lielāks – Fe un Cu daudzums skujās.

Eglēm ar dzeltējošām skujām un izretinātiem vainagiem, salīdzinājumā ar veselām eglēm, jau vairākus gadus saglabājas neliels koksnes pieaugums, individuāli atrodas stresa stāvoklī ar traucētu barības vielu apriti. Par to liecina ciešā sakarība starp vainaga parametriem un vidējiem pēdējo piecu un desmit gadu gadskārtu platumiem.

Noskaidrotas reģionālas atšķirības starp Viduslatvijas zemienes (Tīreļi un Olaine) un Austrumlatvijas un Tālavas zemienes (Valka, Kalsnava un Birži) plantācijas tipa egļu mežaudžu metabolisma procesiem. Augtene lielākā mērā ir eitroficējusies klimata ziņā mērenākajā un cilvēka saimnieciskās darbības vairāk ietekmētajā Tīreļu un Olaines ainavapvidū, salīdzinot ar iekšzemes Valkas, Kalsnavas un Biržu mežaudzēm.

Nozīmīgākie egļu mežaudžu vitalitātes indikatori nosusinātās kūdras augtenēs ir egles vainagu defoliācija, dehromācija, koka gadskārtu vidējais platums pēdējos piecos (i5) un desmit (i10) gados, kā arī prolīna, kālija un dzelzs koncentrācija egļu skujās.

Raksturvārdi: Parastā egle, vainaga parametri, gadskārtu platumi, barības elementi augsnē un skujās, prolīns.

Summary. In Latvia, drained peat soils are often afforested with spruce, establishing plantation-type stands. Intensive yellowing of needles is often observed for spruces reaching the age of 30–40. The aim of the study was to determine the nutrient concentration in the topsoil of healthy, medium-discolored and strongly yellowing one-year and two-year old spruce needles in relation to: 1) crown health parameters and annual increment of tree stem, 2) application possibility of amino acid (proline) as a stress biomarker for spruce plantations. The research was carried out in five model stands in the lowlands of Central Latvia (Tīreļi, Olaine), Tālava (Valka) and Eastern Latvia (Kalsnava, Birži).

The study did not reveal statistically significant differences in the concentrations of chemical elements in the root zone of different status spruces, indicating on potentially similar nutrient stocks in the in forest soil. Concentrations of physiologically important chemical elements differed between both age needles. One-year old needles had significantly higher concentrations of P, K, Zn, Cu and significantly lower concentrations of Ca, Mg, Fe, Mn, and B compared to two-year old needles. Both age needle samples collected from damaged spruces (heavily thinned crown and bright yellow needles) had a statistically

significant lower content of K (more than twice) Ca, Zn, B and N, compared to healthy spruces (slightly damaged crown and poorly discolored needles), but higher Fe and Cu content.

For spruces with yellowing needles and thinned crowns, a small increase in stem annual increment had been stated for several years, indicating that individuals were in stress status with impaired nutrient circulation for a long time. It was confirmed by the close relationship between crown parameters and the average annual increment for the last five (i5) and ten (i10) years.

Regional differences between the metabolic processes of plantation-type spruce stands at Central Latvian lowland (Tīreļi and Olaine) on the one hand, and Eastern Latvia and Tālava lowland (Valka, Kalsnava and Birži) on the other hand, had been identified. The topsoil was more eutrophic in the most temperate landscape area of Tīreļi and Olaine, compared to the inland forest stands – Valka, Kalsnava and Birži.

The most important indicators of the vitality of spruce forest stands in drained peat soils were defoliation and dehromation of spruce crowns, average annual increment for the last five (i5) and ten (i10) years, as well as proline, potassium and iron content in spruce needles.

Key words: Norway spruce, crown parameters, annual increment, nutrient content in soil and needles, proline.

IEVADS

Vienvecuma plantācijas tipa parastās egles (*Picea abies*) audžu apsaimniekošana jau vairākus gadu desmitus tiek izmantota kā viena no mežsaimniecības praksēm ne tikai Latvijā, bet arī Fennoskandijā un citos reģionos (Lībiete & Zālītis, 2007; Kuuluvainen et al., 2012; Lībiete et al., 2019). Diemžēl šādām audzēm nosusinātās purva jeb organiskās augsnēs ārpus tipiskas meža zemes nereti ir zema produktivitāte un konstatējama vitalitātes samazināšanās. Koku nokalšana bieži vien novērojama sākotnēji produktīvās, 30–40 gadus vecās egļu monokultūrās Latvijā (Zālītis & Špalte, 2002; Lībiete & Zālītis, 2007; Čekstere et al., 2018; Ruņģis et al., 2019). Arī dažādās Eiropas valstīs ir novērota egļu nokalšana un vitalitātes samazināšanās (Cape et al., 1990; Małek et al., 2012; Błońska et al., 2015). Līdzšinējie pētījumi par egļu produktivitātes samazināšanos (Zālītis un Lībiete, 2005) un nokalšanu kūdras augsnē Latvijā (Klavina et al., 2016) liek domāt, ka viens no faktoriem, kas to ietekmē, varētu būt saistīts ar gruntsūdens līmeņa svārstībām un anaerobo apstākļu veidošanos, kas negatīvi ietekmē koku sakņu sistēmas attīstību. Savukārt citi pētījumi parāda, ka egļu audžu iznīkšana, to zemā vitalitāte un produktivitāte varētu būt saistīta ar augsnes ķīmisko sastāvu (Berger et al., 2009; Moilanen et al., 2010; Błońska et al., 2015). Mūsdienās papildus problēma ir augsnes ķīmiskā sastāva izmaiņas, kas radušās gaisa piesārņojuma, piemēram, slāpekļa oksīdu, kā arī sēra dioksīda nosēšanās rezultātā, un tā ietekme uz meža dzīvotspēju un produktivitāti (Lomský et al., 2013). Barības vielu izskalošanās no augsnes skābo nokrišņu rezultātā un koku prasību pieaugums pēc barības vielām, palielinoties N₂ ienesei no atmosfēras, ir raisījis diskusijas par barības vielu nelīdzsvarotību meža ekosistēmās Eiropā un Ziemeļamerikā (Nilsen & Abrahamsen, 2003; Berger et al., 2009).

Boreālajos mežos uz kūdras augsnēm būtisks jautājums ir egļu nodrošinājums ar barības elementiem. Vairākos pētījumos uzsvērts ir K deficīts (Finer, 1989; Tripler et al., 2006; Caisse et al., 2008; Moilanen et al., 2010; Sarkkola et al., 2016), B deficīts (Möttönen et al., 2005), kā arī citu barības elementu disbalanss. Turklāt K akumulēšanās augsnē pēdējās desmitgadēs ir samazinājusies (Ruoho-Airola et al., 2003), kas varētu būt nozīmīga problēma otrās rotācijas mežos nosusinātajās kūdras augsnēs (Nieminen et al., 2016). No vienas puses, pietiekama apgāde ar augiem nepieciešamajiem barības elementiem, veicina ne tikai koku augšanu, bet arī toleranci un izturību pret slimībām, kukaiņu bojājumiem un

ārēju stresu (Halmschlager & Katzensteiner, 2017), piemēram, salu, sausumu, karstumu u.c. faktoriem. Šāda stresa apstākļos svarīgs ir nodrošinājums ar K, Cu, Zn, Ca, B u.c. elementiem (Mengel & Kirkby, 2001; Saarsalmi & Tamminen, 2005). No otras puses, egļu atbildes reakcijas fizioloģiskais mehānisms un tolerance pret barības elementu nesabalansētību hemi-boreālajā zonā globālo klimata izmaiņu ietekmē nav pilnībā noskaidrota. Stresa apstākļos augi spēj uzkrāt lielu daudzumu dažādu veidu organisku savienojumu, ieskaitot aminoskābi prolīnu. Palielināta prolīna biosintēze šūnās, kā augu aizsardzības mehānisms osmotiskā stresa apstākļos un prolīna loma šūnu adaptācijā, lai samazinātu ūdens zudumus, ir plaši dokumentēta (Meena et al., 2019). Pastāv arī citi stresa faktori, kas var izraisīt paaugstinātu prolīna uzkrāšanos augos, piemēram, palielināts sāļainums, fotooksidatīvais stress, smago metālu toksicitāte u.c. endogēnie un eksogēnie faktori (Hare & Cress, 1997; Cekstere et al., 2015; Seneviratne et al., 2019). Tomēr zinātniskajā literatūrā ir maz pētījumu par prolīna iespējamo lomu barības elementu disbalansa apstākļos, īpaši skujukokiem (Hare & Cress, 1997; Ahmad et al., 2014). Lai arī daudzos pētījumos ir pierādīta cieša korelācija starp prolīna biosintēzi, uzkrāšanos un vides stresa izraisītāju ietekmi (Ashraf & Foolad, 2007; Hayat et al., 2012), sakarība starp prolīna veidošanos un stresa toleranci augos ne vienmēr ir pārlicinoša (Seneviratne et al., 2019). Tā kā prolīna biosintēze un uzkrāšanās augā var notikt arī viegla un mērena stresa apstākļos (Sharma & Verslues, 2010), iespējams, ka prolīna akumulācija var būt arī kā tā stresa signāla daļa, kas ietekmē augu adaptīvās reakcijas.

Diemžēl koku vitalitātes un produktivitātes zuduma vizuālie simptomi bieži parādās pārāk vēlu, lai pilnībā varētu veikt pasākumus stresa novēršanai. Tāpēc ir nepieciešami bioķīmiskie parametri, kas agrīni reaģē uz vides stresu pirms vizuālu simptomu parādīšanās kokos, jeb agrīnā stresa biomarkieri. Zinātniskajā literatūrā atrodami tikai daži pētījumi (Kätzel et al., 2005), kur prolīns izmantots kā stresa biomarkieris meža kokiem, barības vielu disbalansa apstākļos.

Pētījuma mērķis bija noskaidrot: barības elementu uzkrāšanos un problēmas sistēmā augsne-augs saistībā ar indivīda veselības stāvokli (vainaga defoliācija un dehromācija) un koksnes uzkrāšanās intensitāti (i), kā arī novērtēt parastās egles vitalitāti un stresa stāvokli, kā biomarkieri izmantojot prolīna koncentrāciju skujās (ii).

PĒTĪJUMU OBJEKTI UN METODES

Pētījuma vietu raksturojums

Egļu veselības stāvokļa analīzei Vidus- un Austrumlatvijā izvēlētas piecas pētījuma vietas. Pētījuma vietas izvēlētas trīs dabas rajonos (Tālavas zemiene, Austrumlatvijas zemiene un Viduslatvijas zemiene) četros dabas apvidos (Sedas un Tīreļu līdzenumā, Āronas paugurlīdzenumā un Aknīstes nolaidenumā) līdzīgos augšanas apstākļos (meža tips – platlapju kūdrēnis, *Oxalidoso turf. mel.*), 3–30 m attālumā no grāvja (1. tab.). Pētījuma vietas izmērs – 50 × 50 m, vidējais egļu audzes vecums – 30–40 gadi. Visas egļu audzes atrodas saimnieciskajos mežos, apsaimniekotas atbilstoši apsaimniekošanas praksei Latvijā.

1. tabula. Pētījuma vietu raksturojums
Table 1. Study site characteristics

Pētījuma vieta / meteorostacija <i>Study site / Meteorostation</i>	Fizioģeogrāfiskais reģions <i>Physiogeographical region</i>	Ģeogrāfiskās koordinātes <i>Geographical coordinates</i>		Augstums, m v.j.l. <i>Elevation, m a.s.l.</i>	Klimats (1981–2010)* <i>Climate (1981–2010)*</i>			
		Y	X		T (°C) gadā <i>T (°C), annual</i>	T (°C) janvārī <i>T (°C), January</i>	T (°C) jūlijā <i>T (°C), July</i>	Nokrišņi gadā, mm <i>Annual amount of precipitation, mm</i>
Valka (Rūjiena)	Tālavas zemiene Sedas līdzenums	627201 57°41'	6395856 26°08'	51,5	5.9	−4.8	17.4	701
Kalsnava (Madona)	Austrumlatvijas zemiene Āronas paugurlīdzenums	612657 56°40'	6283628 25°50'	98,0	5.7	−5.1	17.5	697
Birži (Zilāni)	Austrumlatvijas zemiene Aknīstes nolaidenums	599724 56°25'	6254200 25°37'	87,5	6.1	−4.7	17.7	697
Olaine (Rīga-LU)	Viduslatvijas zemiene Tīreļu līdzenums	507052 56°49'	6297227 24°06'	9,5	7.6	−2.3	19.1	676
Tīreļi (Jelgava)	Viduslatvijas zemiene Tīreļu līdzenums	489372 56°50'	6298858 23°49'	15,0	6.7	−3.3	17.6	678

* VSIA “Latvijas Vides, ģeoloģijas un meteoroloģijas centrs” dati / *Data: SILC “Latvian Environment, Geology and Meteorology Centre”*.

Pētījuma vietas nosauktas pēc tuvāk esošajām lielākajām apdzīvotajām vietām. Pētījuma vietu kvartāra nogulumu, virsas un klimatiskās situācijas raksturošanai izmantoti dabas apvidu detalizētie apraksti (Šķiņķis, 1998; Zelčs, 1994, 1994a, 1998; Stivriņš, 2018).

Valkas pētījuma vieta atrodas Tālavas zemienes Sedas līdzenumā, Gaujas kreisajā krastā 500 m no Kokšu–Grodupes ceļa pie Lašupītes (A/S “Latvijas valsts meži” Strenču iecirkņa 113. kvartāla 37. nogabals). Kvartāra nogulumu biezums 10–20 m, irdenos nogulumus veido glaciofluviālie un eolie smilts nogulumi, lēzenajos pazeminājumos un gar Lašupīti – purvu nogulumi.

Kalsnavas pētījuma vieta atrodas Austrumlatvijas zemienes Āronas paugurlīdzenumā nosusinātā meža masīvā (biezs grāvju tīkls) starp Neļubīša un Spīganas ezeriem (Meža pētīšanas stacijas Kalsnavas novada 148. kvartāla 40. nogabals). Kvartāra nogulu biezums no 10 līdz 30 m, tos veido Aiviekstes senās deltas nogulumi, nereti ar plašām kūdras iegulām.

Biržu pētījuma vieta atrodas Austrumlatvijas zemienes Aknīkstes nolaidenuma rietumu daļā uz dienvidaustrumiem no Vecziedānu mājām pie Piestiņas upes (A/S “Latvijas valsts meži” Viesītes iecirkņa 140. kvartāla 2., 3. nogabals). Kvartāra segas biezums 10–30 m, irdenos kvartāra nogulumus veido morēnšmilšmāls, smilts, paraugvietu ieskauj Švēriņu–Medņu, Zēvaldu un Vārnavas purvu masīvi.

Tīreļu un Olaines pētījuma vietas atrodas Viduslatvijas zemienes Tīreļu līdzenumā. Tīreļi atrodas nosusinātā meža masīvā uz rietumiem no kūdras ieguvē izmantotās Cenas

tīreļa daļas (Rīgas mežu Tīreļu mežniecības 240. kvartāla 8. nogabals). Kvartāra segas biezums 2–25 m, to veido Baltijas jūras attīstības stadiju smilts un aleirīta nogulumi un jaunāki purvu nogulumi. Olaines pētījuma vieta atrodas uz ziemeļiem no Ēbeļmuižas purva masīva, Salaspils–Jūrmalas apvadceļa labajā pusē (Rīgas mežu Olaines mežniecības 109. kvartāla 28. nogabals). Kvartāra segas biezums Tīreļu un Rīgavas zemienes kontakzonā ļoti mainīgs no dažiem metriem līdz 70 m, to veido smilts un aleirīta irdenie nogulumi.

Koku dimensiju un gadskārtu mērījumi

Katrā pētījuma vietā izvēlētas 25 egles ar vizuāli atšķirīgu defoliācijas un skuju dehromācijas pakāpi, veikta to numerācija, ar tērauda lentu (*Hultafors Talmeter* 3 m) izmērīts caurmērs 1,3 m augstumā un noteikts koka augstums (*Vertex IV*, Haglöf Sweden). No visām eglēm 1,3 m augstumā ar Preslera svārpstu iegūti koksnes paraugi gadskārtu skaita un platuma noteikšanai.

Radiālā pieauguma mērīšana veikta izmantojot iekārtu LINTAB IV, LVMI “Silava”. Datu pirmapstrādei izmantota datorprogrammu TSAP Win Scientific 0.55 un MS Excel.

Vainaga parametri

Pēc acumēra procentos novērtēti šādi vainaga parametri: vainaga garums, vainaga blīvums, vainaga atmirums, defoliācija un dehromācija (UN/ECE, 2006; Schomaker et al. 2007). Trīs ballēs (1–3) noteikts indivīda stāvoklis audzē: 1 – valdošie koki, 2 – līdzvaldu koki, 3 – nomāktie koki. *Vainaga garums* rāda, kādu daļu no koka garuma aizņem dzīvais vainags. *Vainaga blīvums* ir zaru un skuju daudzums, kas neļauj gaismai izplūst caur vainagu, šo vainaga daļu novērtē pret ideālo vainaga formu, kas ir raksturīga katrai koku sugai. *Vainaga atmirums* ir sauso zariņu daudzums vainagā. *Vainaga caurredzamība* ir gaismas caurplūdums tikai caur vainaga dzīvo daļu. *Vainaga defoliācija* ir integrāls vainaga veselības stāvokļa vērtējums, to nosaka galvenokārt pēc skuju zuduma vainagā, ņemot vērā arī vainaga blīvuma, atmiruma un caurredzamības rādītājus.

Egles pēc vainagu defoliācijas pakāpes ir sadalītas četrās defoliācijas klasēs: vizuāli veseli indivīdi – defoliācija $\leq 10\%$, indivīdi ar nelielu skuju zudumu – defoliācija $10\%–25\%$, vidēji bojāti indivīdi – defoliācija $25\%–60\%$, stipri bojāti indivīdi – defoliācija $> 60\%$.

Savukārt *vainaga dehromācija* ir iekrāsoto (dzeltēto) skuju apjoms vainagā. Pēc skuju dzeltēšanas intensitātes egles grupētas četrās dehromācijas klasēs, kas nedaudz atšķiras no starptautiski pieņemtas: indivīdi ar skujām bez dzeltēšanas pazīmēm jeb veseli koki, dehromācija $\leq 5\%$; indivīdi ar nedaudz iekrāsotām skujām jeb nedaudz bojāti, dehromācija $5\%–20\%$; indivīdi ar vidēji stipri iekrāsotām skujām jeb vidēji bojāti koki, dehromācija, dehromācija $20\%–60\%$ un egles ar stipri iekrāsotām skujām vainagā jeb stipri bojāti koki, dehromācija $> 60\%–99\%$.

Veģetācijas pētījumi un vides faktori

Sugas inventarizētas 140–400 m² lielos laukumos četros galvenajos mežaudzes stāvos: koku stāva E3, krūmu stāvā E2, lakstaugu un sīkkrūmu stāvā E1 un sūnu stāvā E0. Pēc acumēra procentos novērtēts stāva kopējais un pa stāviem atsevišķi katras su-

gas projektīvais segums (Dierschke, 1994). Augu sugu sastāvs apkopots pārskata tabulā pielikumā (1. pielikums).

Pamatojoties uz augu sugu Ellenberga ekoloģisko faktoru (gaisma, siltums, kontinentalitāte, mitrums, augtenes reakcija un bioloģiski aktīvais slāpekļis) vērtībām (Ellenberg et al., 1992), kā arī ņemot vērā sugu projektīvā seguma datus, aprēķināta augtenes vides apstākļu kapacitāte.

Augu un augsnes ķīmiskās analīzes

2018. gada augusta sākumā katrā parauglaukumā atsevišķi no 10 kokiem ar dažādu vainaga stāvokli 3 m augstumā noņemti 10 skuju paraugi ķīmiskām analīzēm un 5–10 paraugi bioķīmiskām (prolīna) analīzēm no tekošā gada egļu dzinumiem un tik pat liels skaits paraugu ievākts no iepriekšējā gada jeb divgadīgiem dzinumiem. Kopā 20 skuju paraugi ķīmiskām analīzēm un 10–20 – bioķīmiskām analīzēm no katra parauglaukuma, jeb kopā 100 paraugi ķīmiskām analīzēm un 72 paraugi bioķīmiskām analīzēm. Vienlaicīgi ar skuju paraugiem katrā parauglaukumā paņemti arī 10 augsnes paraugi 0–20 cm dziļumā (bez O horizonta) ķīmiskām analīzēm. Katrs augsnes paraugs sastāvēja no 5 apakšparaugiem, kas ievākti koka vainaga perimetra zonā ar augsnes zondi. Paraugi ievietoti plastmasas paraugu maisiņos un nogādāti laboratorijā.

Augsnes un egļu skuju paraugu ķīmiskās analīzes veiktas Latvijas Universitātes Bioloģijas institūta Augu minerālās barošanās laboratorijā. Augsnes paraugi žāvēti divas dienas +35°C temperatūrā, pēc tam izsijāti caur 2 mm sietu. Skuju paraugi ķīmiskām analīzēm noskaloti ar destilētu ūdeni, izžāvēti +60°C temperatūrā un samalti, iegūstot viendabīgu skuju vidējo paraugu.

Augsnes izvilkums N, P, K, Ca, Mg, S, Fe, Mn, Zn, Cu, un B noteikšanai iegūts, augsni ekstrahējot ar 1 M HCl šķīdumu. Tajā pāriet ne tikai viegli uzņemamais, bet arī veģetācijas perioda laikā potenciāli pieejamais barības elementu daudzums (Osvalde, 1996). Šī metode sekmīgi izmantota arī citu kokaugu minerālās barošanās pētījumos (Čekstere & Osvalde, 2013; Čekstere et al., 2016). Augsnes un 1 M HCl tilpumattiecība bija 1 : 5. P un S noteikšanai augsnes izvilkums tika oksidēts, izmantojot HNO₃, H₂O₂ un HClO₄, iegūtie sāļi izšķīdināti HCl un destilētā ūdenī (Ринькис и др., 1987). Augsnes reakcijas (pH) noteikšanai izmantots 1 M KCl augsnes izvilkums. Augsnes un 1 M KCl tilpumattiecība bija 1 : 2,5. Augsnes elektrovadītspējas noteikšanai iegūts destilēta ūdens izvilkums; augsnes un destilēta ūdens tilpumattiecība 1 : 5. Augsnes ķīmisko analīžu rezultāti izteikti mg L⁻¹, jo augu saknes aug noteiktā tilpumā un kūdras augsnes tilpums būtiski atšķiras no šādas augsnes timpummasas. Vidējā tilpummasa kūdras augsnei bija: 0,47 ± 0,01 g cm⁻³ Kalsnavā, 0,62 ± 0,02 g cm⁻³ Valkā, 0,55 ± 0,01 g cm⁻³ Biržos, 0,58 ± 0,03 g cm⁻³ Tīrelī, 0,46 ± 0,03 g cm⁻³ Olainē.

P, K, Ca, Mg, Fe, Mn, Zn un Cu noteikšanai egļu skuju paraugos izmantota sausā pārpelnošana ar HNO₃ tvaikiem procesa noslēgumā, pēc tam pelni izšķīdināti atšķaidītā HCl šķīdumā (HCl un destilēta ūdens tilpumattiecība 3 : 100). Katra parauga iesvars – 2,50 g. N noteikšanai lapu paraugiem veikta slapjā pārpelnošana ar koncentrētu H₂SO₄, procesa noslēgumā atšķaidot ar destilētu ūdeni, S – ar koncentrētu HNO₃. Savukārt B noteikšanai skujās paraugiem veikta sausā pārpelnošana ar HNO₃ tvaikiem procesa noslēgumā (Ринькис и др., 1987).

Ca, Mg, Fe, Cu, Zn un Mn koncentrācija augsnes un skuju paraugos noteikta, izmantojot atomabsorbcijas spektrofotometru *Perkin Elmer AAnalyst 700* acetilēna-gaisa liesmā (Page et al. (Ed.), 1982; Analytical Methods ..., 2000). K analizēts ar liesmas fotometru (JENWAY PFPJ). N, P un B analizēts kolorimetriski, S – turbidimetriski, izmantojot spektrofotometru (JENWAY 6300); N augos – ar modificēto Kjeldāla metodi, bet N augsnes izviljumā (minerālais (NH₄+NO₃) + organiskais un minerālais) – ar Neslera reaģentu sārmainā vidē. P analizēts ar amonija molibdātu skābā reducētā vidē; B – ar hinalizarīnu sērskābā vidē; S – ar BaCl₂. Augsnes elektrovadītspēja noteikta, izmantojot konduktometru *Hanna EC 215*, augsnes reakcija – izmantojot pH-metru *Sartorius PB-20*. Organiskās vielas saturs augsnē noteikts pēc Tjurina metodes (Ринькис и др., 1987). Paraugu analīzes veiktas trīs atkārtojumos.

Prolīna koncentrācija egļu skuļās noteica spektrofotometriski ar ninhidrīna metodi (Bates et al., 1973). 1 g svaiga augu materiāla tika homogenizēts 3% sulfosalicilskābes šķīdumā un izfiltrēts. Ekstraktam pievienoja skābo ninhidrīnu un ledus etiķskābi. Paraugu karsēja vienu stundu 100°C ūdens vannā. Pēc atdzesēšanas veica ekstrakciju toluolā, brīvā prolīna saturu nosakot ar spektrofotometru *Jenway 6300*, viļņu garums 528 nm.

Datu statistiskā apstrāde

Vidējo rezultātu atspoguļošanai un analīzei katram pētījuma laukumam aprēķinātas standartklūdas (SE), datu variācijas būtiskums starp pētījuma vietām novērtēts ar Stjudenta t-testu, *one-way ANOVA* un *Tukey's* ticamības atšķirību testu ($p < 0,05$). Barības elementu un prolīna satura skuļās, koka vainaga stāvokļa un tā raksturojošo parametru sakarību izvērtēšanai veikta regresijas analīze un aprēķināti *Pearson* korelācijas koeficienti izmantojot datorprogrammu *Statistica 7.0*, kā arī veikta GLMM (general linear mixed models) analīze, izmantojot datorprogrammu *SPSS 14.0 for Windows*. GLMM analīzē kā nejaušais (random) faktors izmantota pētījuma vieta. Veikta egles indivīdu ordinācija ar galveno komponentu metodi (PCA) datorprogrammā *PC-ORD* pēc indivīdu taksācijas, gadskārtu platuma, vainagu parametru, skuju ķīmiskā sastāva datiem, kā arī augsnes ķīmiskā sastāva.

Pētījuma vietu augu sugu sastāva atšķirību novērtēšanai lietota detrendētā korespondentanalīze (DCA) datorprogrammā *PC-ORD, version 6* (McCune & Grace, 2002). Vides gradientu identificēšanai DCA ordinācijā izmantotas Ellenberga skaitļu vērtības, kas aprēķinātas katram pētījuma laukumam, pamatojoties uz augu sugu projektīvā seguma datiem.

Kokaudzes mērījumu dati uzkrāti datu bāzē *Excel 13.0* versija, veģetācijas apraksti – *TURBOWEG* datubāzē.

REZULTĀTI

Egļu audžu sugu kompozīcija pētījuma vietās

Katrā pētījuma vietā trīs dažāda lieluma laukumos (144–400 m²) inventarizētas kopumā 103 vaskulāro un 16 sūnu sugas. Veģetācijas aprakstā uzskaitītas vidēji 38,5 vaskulāro augu un sūnu sugas. Ar sugām bagātākās pētījuma vietas ir Tīreļi un Valka – aprakstos

vidēji attiecīgi 47,3 un 43,3 sugas, bet sugām nabadzīgākā ir Kalsnava – aprakstā vidēji 29,7 sugas. Biržu pētījuma vietā aprakstos vidēji uzskaitītas 37,3 sugas, bet Olainē – 35,0 sugas (1. pielikums).

Koku stāvā dominējošā suga ir parastā egle *Picea abies* ar purva bērza *Betula pubescens* un āra bērza *Betula pendula* piejaukumu. Egļu vainagu slēgums pētījuma vietās ir vidēji biezs – vidējais vainagu slēgums – 61,7%, bet atšķirīgs starp pētījuma vietām. Sabiezināts egļu vainagu klājs ir Kalsnavas audzē – vainagu slēgums 70–85%, izretinātāks, ar nelieliem atvērumiem – Biržu un Valkas audzē, kur vainagu slēgums attiecīgi ir 35–55% un 45–55%.

Krūmu stāvā paraugvietās ir sastopamas 14 sugas, daudzveidīgākais krūmu stāva sugu sastāvs ir Valkas paraugvietā – 10 sugas. Krūmu stāvs ir rets, vidējais slēgums 6%, izplatītākās ir divas sugas – *Frangula alnus* un *Sorbus aucuparia*, kuras ir sastopamas visās pētījuma vietās (1. pielikums). Nereti krūmu stāvā ir kārkli – *Salix cinerea* un *S. caprea*, bet trīs sugas – *Pinus sylvestris*, *Euonymus europea* un *Quercus robur* – ir sastopamas tikai kādā vienā pētījuma vietā ar nelielu indivīdu skaitu un egļu plantācijās ir netipiskas, gadījuma rakstura sugas. Piejūras zemienes audzēs Tīreļos un Olainē krūmu stāvā ir sastopams mitrāku un auglīgāku augteņu indikators – melnalksnis *Alnus glutinosa*.

Sugām bagātākais ir lakstaugu stāvs. Egļu audzēs kopā uzskaitītas 75 vaskulāro augu sugas. Lielākais sugu skaits lakstaugu stāvā ir Tīreļu audzē – 52 sugas, bet mazākais – visvairāk noēnotajā Kalsnavas egļu audzē – 30 sugas (1. pielikums). Lakstaugu stāvs ir vidēji biezs (vidējais projektīvais segums – 55%), bet stipri mainīgs un egļu plantācijās lielā mērā ir atkarīgs no vainagu slēguma. Koku stāva vainaga izretinājumos Biržos lakstaugu stāva projektīvais segums ir 75%, bet noēnotajā Kalsnavas audzē tikai 25–35%.

Lakstaugu stāvā visos veģetācijas aprakstos konstanta suga ir *Urtica dioica*. Bez *Urtica dioica* vēl četrām sugām sastopamība ir lielāka par 80% – nitrofilajai sugai *Rubus idaeus*, trūdainu acidofilu augteņu un meža lauču sugām *Deschampsia cespitosa* un *Angelica sylvestris*, ka arī skujkoku mežu plašās ekoloģiskās valences suga *Dryopteris carthusiana*. Lakstaugu stāvā ir raksturīgs plašs, pēc fitosocioloģiskām un ekoloģiskām pazīmēm atšķirīgu graudzāļu sugu sastāvs. Piejūras zemienes pētījuma vietās lielākā daudzumā ir sastopamas *Calamagrostis canescens*, *C. epigeios*, *Deschampsia cespitosa*, *Elymus caninus*, *Phragmites australis*, iekšzemes pacēlumu un nolaidu egļu audzēs – *Festuca rubra*.

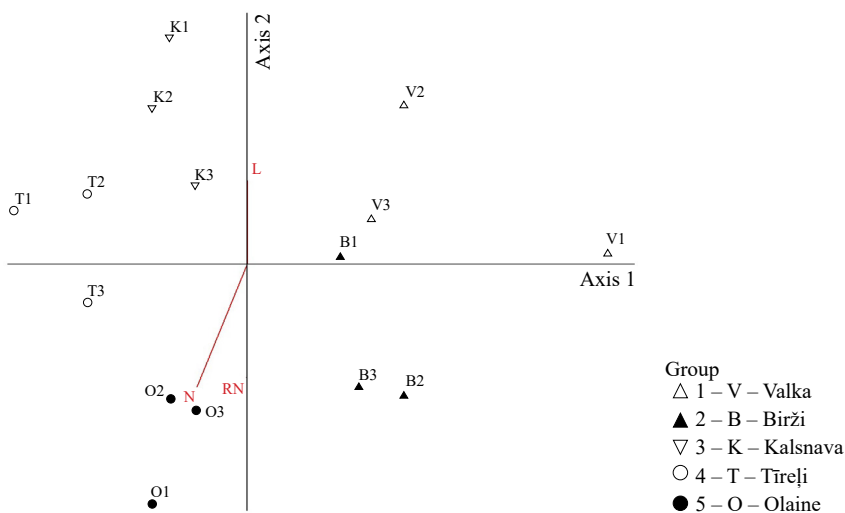
Visās pētījuma vietās ir salīdzinoši liels, tikai konkrētajā vietā sastopamo sugu skaits, šīs sugas nosacīti var uzskatīt arī par gadījuma rakstura sugām. Ar gadījuma rakstura sugām bagātākās ir Tīreļu (34% no kopējo sugu skaita), Valkas (31%) un Olaines (24%) mežaudzes. Mazāks gadījuma rakstura sugu skaits ir Biržu un Kalsnavas mežaudzēs, attiecīgi 13% un 9%.

Sūnu stāvā visās pētījuma vietās konstantas ir trīs sugas: *Brachytegium oedipodium*, *Hylocomium splendens* un *Pleurozium schreberi*. Piejūras zemienes pētījuma vietās ir lielāka skrajlapju sugu (*Plagiomnium affine*, *P. ellipticum*) sastopamība.

Veģetācijas aprakstu sugu sastāva un Ellenberga ekoloģisko faktoru ordinācijā (1. att.) informatīvākā pazīme pirmajai asij (īpašvērtība 0,1871; $p = 0,01$) ir bioloģiski aktīvā slāpekļa saturs augtenē (tau vērtība, $N = -0,314$), ar vidēji bagātu un bagātu augteņu

indikatorsugām – *Elymus caninus* (–0,570), *Alnus glutinosa* (–0,559), *Scutellaria galericulata* (–0,527), kas uzskatāmi nošķir Olaines, kā arī Tīreļu paraugvietas. Otrā ass (īpašvētība 0,1189; $p = 0,02$) diferencē gaišāko Valkas mežaudzi (L = 0,333), indikatorsugas *Rhytidiadelphus squarrosus* (0,655), *Viola tricolor* (0,570) no barības vielām bagātākās (N = –0,467, N + R = –0,295) Olaines mežaudzes.

Tātad daudzdimensiju ordinācijas pirmā ass atspoguļo atšķirības augšanas apstākļu nodrošinājumā ar barības vielām, aktīvāku organisko vielu mineralizācijas pakāpi Piejūras zemienes paraugvietās – Olainē un Tīreļos, salīdzinot ar mazāk eitrofajām iekšzemes mežaudzēm Valkā, Kalsnavā un Biržos. Augu sugu ekoloģisko apstākļu indikatorvērtības iezīmē otru nozīmīgu vides faktoru – mežaudzes neviendabīgo gaismas režīmu, kas, piemēram, Valkas, daļēji arī Biržu paraugvietā raksturo šīm audzēm piemītošo mozaikveida uzbūvi, veidojot atvērumu/izretinājumus struktūras un atspoguļojot mežaudzes transformācijas tendences.



1. attēls. Pētījuma vietu veģetācijas aprakstu sugu projektīvā seguma un Ellenberga ekoloģisko faktoru ordinācija ar detrendēto korespondentanalīzi (DCA).

Figure 1. Ordination of projective cover of vegetation descriptions of research sites and Ellenberg ecological factors by detrended correspondent analysis (DCA).

Egles audžu indivīdu parametru heterogenitāte

Egļu audzes pētījuma vietās ir jaunaudzēs vecuma audzes, indivīdu vidējais vecums, mērot 1,3 m augstumā, paraugkopā ir mazāks par 40 gadiem (2. tab.). Pārbaudot indivīdu vecuma variēšanu pētījuma vietās ar t-testu, atšķirības starp pētījuma vietām ir būtiskas ($p < 0,05$). Vienas vecumklases robežās egles ir Kalsnavas, Biržu un Olaines pētījuma vietā. Arī Valkas un Tīreļu stādījumā lielākajai daļai egļu vecuma atšķirības nepārsniedz 20 gadus, izņemot katrā audzē dažas egles. Kopumā mazākais vidējais caurmērs un vidējais augstums ir Kalsnavas eglēm, bet lielākais – Tīreļu pētījuma vietas eglēm (2. tab.).

No noteiktajiem egles vainagu raksturojošiem rādītājiem, starp pētījuma vietām viskonservatīvākais un vismazāk variējošais ir vainaga blīvums (2. tab.). Vidējo vainaga blī-

vuma rādītāju atšķirības pētījuma vietās nepārsniedz 3,1%. Arī sauso zariņu apjoma atšķirības starp pētījuma vietām iekļaujas 5,1% robežās. Lielāks sauso zariņu apjoms ir Tīreļu, mazāks – Kalsnavas egļu audzē. Pārejās trīs audzes – Valkā, Biržos un Olainē vainaga atmiruma vidējās vērtības un sauso zariņu daudzuma variēšana starp indivīdiem ir nebūtiska.

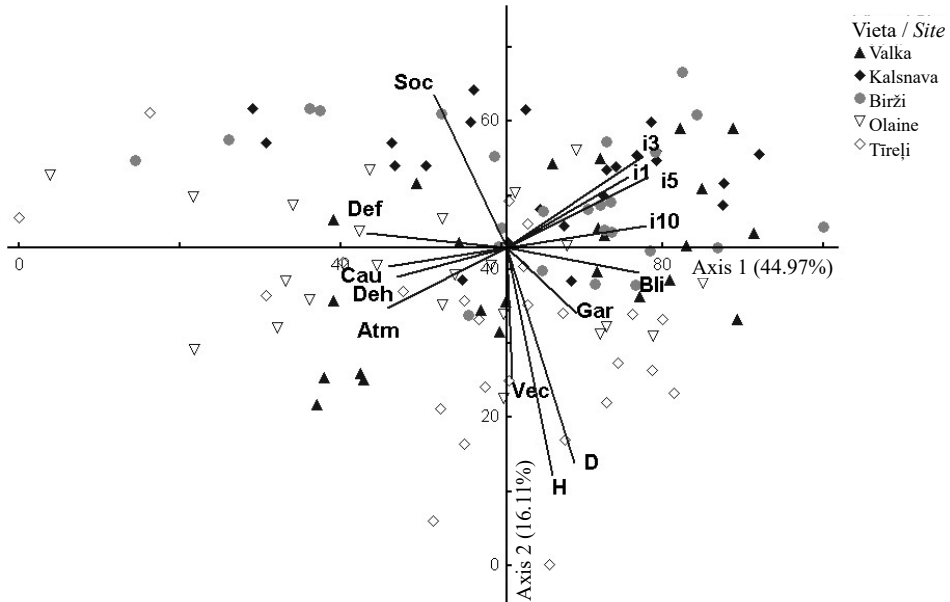
Skuju zudums vainagā jeb vainaga defoliācija, tāpat arī vainaga caurredzamība, ir vislabākie indivīda veselības stāvokļa indikatori. Vidējā egles vainagu defoliācija egles audžu pētījuma vietās ir 25,3%, kas kopumā atbilst starptautiskajā monitoringa sistēmā pieņemtajai, nedaudz bojāto koku vainaga defoliācijas pakāpes robežai – 25,0%. Lielāks skuju zudums vainagā un tātad arī stiprāk bojātās egles ir Olaines pētījuma vietā (vidējā defoliācija 32,8%). Arī Tīreļos lielākā daudzumā ir vidēji bojātas egles (vidējā defoliācija 26,6%). Abas pētījuma vietas atrodas Piejūras zemienē. Iekšzemes pētījuma vietās Vidzemē un Sēlijā (Birži) egļu defoliācija (vidēji 22,4–22,5%) atbilst nedaudz bojātu koku vainagu klasei.

Visstiprāk starp pētījuma vietām, tāpat arī lokāli vienā audzē, izmainās vainagu garums un skuju dzeltēšanas jeb dehromācijas pakāpe. Vainaga vidējā garuma un vidējās dehromācijas rādītāji starp pētījuma vietām atšķiras vairāk nekā par 23%. Vainaga garums vislielākais starp pētījuma vietām ir Valkas audzē (Valkas audzē starp eglēm ir arī vislielākās vecuma atšķirības), bet vismazākais – Olainē. Savukārt Olainē ir vislielākais nodzeltējošo skuju īpatsvars.

2. tabula. Pētījuma vietu kokaudzes parametru vidējie rādītāji, atšķirību būtiskums un standartklūda
Table 2. Stand parameters of the study sites: mean, statistical differences and standard error

Audzes parametri <i>Stand parameters</i>	Pētījuma vietas <i>Study sites</i>					Vidēji pētījuma vietās <i>Average per site</i>
	Valka	Kalsnava	Birži	Olaine	Tīreļi	
D, cm	19,5 ± 0,7 a*	16,3 ± 0,6 b	17,8 ± 0,9 ab	17,7 ± 1,3 a	24,8 ± 1,3 c	19,3 ± 0,5
H, m	14,5 ± 0,3 a	12,7 ± 0,3 b	14,1 ± 0,4 a	15,7 ± 0,4 bc	17,3 ± 0,5 d	14,9 ± 0,2
Vecums, gadi (1,3 m augstumā) <i>Age, years (at a height of 1.3 m)</i>	38,0 ± 3,1 a	22,3 ± 0,3 b	24,5 ± 0,5 c	27,2 ± 0,6 d	30,3 ± 1,1 e	28,9 ± 0,9
Vainaga garums <i>Crown length</i>	91,9 ± 1,9 a	84,1 ± 2,2 b	76,0 ± 3,5 c	68,3 ± 2,9 d	83,4 ± 3,7 bc	80,8 ± 1,5
Vainaga blīvums <i>Crown density</i>	57,3 ± 2,8 a	58,7 ± 2,5 a	58,8 ± 2,9 a	55,7 ± 4,0 a	55,8 ± 3,6 a	57,3 ± 1,4
Vainaga atmirums <i>Crown dieback</i>	14,0 ± 1,5 a	11,3 ± 1,0 ab	14,2 ± 1,2 a	14,1 ± 1,6 a	16,4 ± 1,4 ac	14,0 ± 0,6
Vainaga caurredzamība <i>Crown transparency</i>	21,5 ± 2,3 a	10,4 ± 0,9 b	14,8 ± 1,6 c	19,3 ± 3,6 ac	20,6 ± 3,6 ac	17,4 ± 1,2
Defoliācija <i>Defoliation</i>	22,5 ± 2,0 a	22,4 ± 2,9 a	22,4 ± 2,8 a	32,8 ± 5,0 b	26,6 ± 3,8 ab	25,3 ± 1,6
Dehromācija <i>Dechromation</i>	32,7 ± 6,6 a	33,3 ± 5,6 a	47,2 ± 5,4 bc	56,5 ± 6,2 c	35,2 ± 5,8 ab	40,9 ± 2,7

* atšķirīgie burti norāda statistiski būtiskas ($p < 0,05$) atšķirības starp rādītāju variēšanu datu kopā / *Different letters indicate on statistically significant ($p < 0,05$) differences between variables in the data set.*



2. attēls. Egles individu (n = 120) ordinācija ar galveno komponentu metodi (PCA) pēc individu taksācijas, gadskārtu platuma un vainagu stāvokļa parametriem.

Figure 2. Ordination of spruce trees (n = 120) by the principal component method (PCA) according to individual taxation, annual width and crown condition parameters.

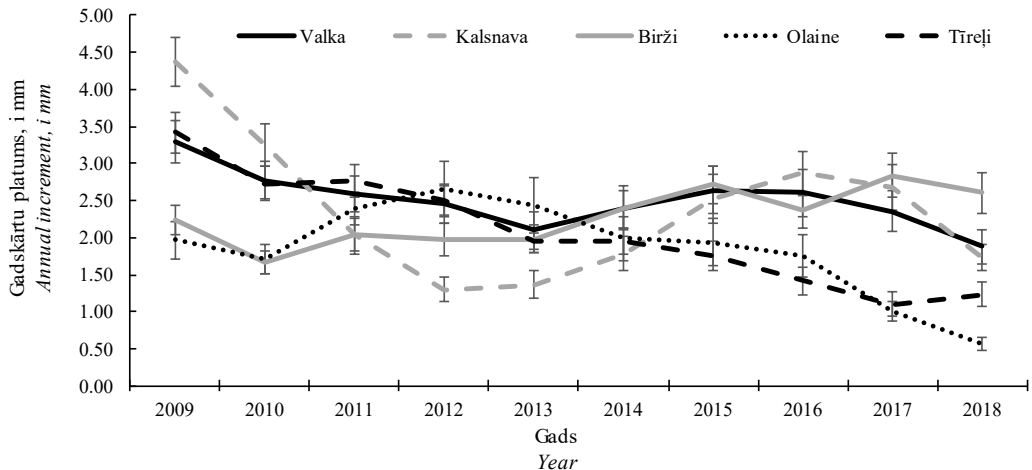
Parametri / Parameters: Vec – egles vecums / spruce age, D, cm – egles caurmērs / diameter, H, m – egles augstums / height, Soc – egles sociālais stāvoklis / social status of tree, i1 – 2018. gada gadskārtu platums / increment in 2018, i3 – 2016.–2018. gadu gadskārtu vidējais platums / annual mean increment 2016–2018, i5 – 2014.–2018. gadu vidējais platums / annual mean increment 2014–2018, i10 – 2009.–2018. gadu gadskārtu vidējais platums / annual mean increment 2009–2018, Gar – vainaga garums / crown length, Bli – blīvums / density, Atm – atmirums / decay level, Cau – caurredzamība / transparency, Def – defoliācija / defoliation, Deh – vainaga dehromācija / dechromation.

Egles individu orginācijas 2. attēla 1. ass apraksta 44,9% no kopējās dispersijas, $p = 0,001$, lielākās pozitīvās korelācijas ar (*tau*- koeficients) 1. asi ir vidējam gadskārtu platumam pēdējos piecos gados (0,746) un pēdējos desmit gados (0,709), bet negatīvās – vainagu defoliācijai (–0,711) un vainaga atmirumam (–0,521). Savukārt 2. ass apraksta 16,1% no kopējās dispersijas, $p = 0,001$, lielākās pozitīvās korelācijas (*tau*- koeficients) ar 2. asi ir individu sociālajam stāvoklim kokaudzē (0,490), bet negatīvās – koku augstuma (–0,673), caurmēram (–0,569) un koku vecumam (–0,544).

Atsevišķi egļu individu ordinācijas telpā neveido kopas, tātad pēc analizē izmantotajām pazīmēm starp tiem ir kontinuums. Pirmā ass diferencē egles pēc to vainagu veselības stāvokļa (kritiskās pazīmes ir vainaga defoliācija un vainaga atmirums) un koksnes uzkrāšanās intensitātes (gadskārtu vidējais platums pēdējos piecos un pēdējos desmit gados). Bet otrā ass diferencē individu kokaudzē pēc caurmēra un augstuma no vienas puses, un sociālā stāvokļa no otras puses. Divdimensiju koordinātu sistēmas negatīvajos kvadrantos lielākā skaitā ir pārstāvētas Olaines un Tīreļu egles, tātad Piejūras zemienes pētījuma vietu individu, savukārt pozitīvajos – iekšzemes pētījuma vietu – Kalsnavas, Valkas un Biržu egles.

Egļu gadskārtu platuma dinamika un vainagu fizioloģiskais stāvoklis

Gadskārtu platums analizēts desmit gadu periodā (2009–2018). Četrās pētījuma vietās – Kalsnava, Tīreļi, Valka un Olaine – lielākais gadskārtu platums konstatēts novērojumu perioda sākumā 2009. gadā, bet pēc tam šajās paraugvietās ir tendence gadskārtu platumam samazināties. Lielākais samazinājums ir Tīreļu līdzenuma paraugvietās Olainē (par 70,6%) un Tīreļos (par 63,7%). Mazāks gadskārtu platuma samazinājums 10 gadu periodā ir divās iekšzemes paraugvietās – Kalsnavā (par 60,4%) un Valkā (par 42,8%), bet Biržos ir tendence vidējam gadskārtu platumam modeļkokiem pat palielināties (par 16,0%) (3. att.). Tāpat salīdzinot egļu vidējo gadskārtu platumu starp paraugvietām 3, 5 un 10 gadu intervālos, iezīmējas noteiktas atšķirības starp Tīreļu līdzenuma (Tīreļi, Olaine) un iekšzemes (Valka, Kalsnava, Birži) egļu gadskārtu platumiem (3. tab.). Šaurākas gadskārtas un mazāki pieaugumi ir Tīreļu līdzenuma egļu audzēm, platākas gadskārtas un intensīvāka koksnes uzkrāšanās ir iekšzemē augošajās audzēs. Atzīmējams, ka četrās pētījuma audzēs – Valka, Kalsnava, Tīreļi un Olaine – pēdējo gadu gadskārtu platums ir mazāks pat par 2 mm gadā.



3. attēls. Egļu vidējā gadskārtu platuma dinamika pētījuma vietās 2009.–2018. gadā.

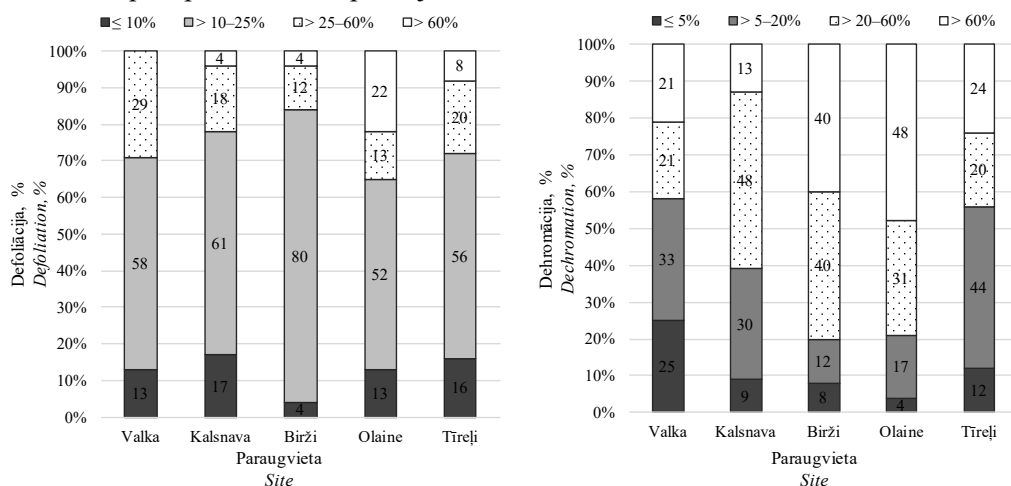
Figure 3. Dynamics of the average annual width of spruce in the study sites in 2009–2018.

3. tabula. Egļu vidējais gadskārtu platums (mm) pētījuma vietās dažādos laika intervālos

Table 3. The average annual increment of spruces (mm) at the study sites at different time intervals

Laiks, gadi Time, year	Pētījuma vieta Study site					Vidēji pētījuma vietās On average at sites
	Valka	Kalsnava	Birži	Olaine	Tīreļi	
2018	1,88 ± 0,23 a	1,73 ± 0,17 a	2,60 ± 0,28 b	0,58 ± 0,09 c	1,24 ± 0,17 d	1,62 ± 0,11
2016–2018	2,28 ± 0,26 a	2,43 ± 0,24 a	2,59 ± 0,25 a	1,12 ± 0,16 b	1,26 ± 0,16 b	1,94 ± 0,11
2014–2018	2,37 ± 0,27 a	2,32 ± 0,24 a	2,58 ± 0,23 a	1,46 ± 0,21 b	1,49 ± 0,15 b	2,05 ± 0,11
2009–2018	2,51 ± 0,23 a	2,39 ± 0,16 a	2,28 ± 0,18 ab	1,85 ± 0,21 b	2,08 ± 0,14 ab	2,22 ± 0,08

Mūsu pētījumā informatīvākās egles veselības stāvokli raksturojošās pazīmes ir vainaga defoliācija un skuju dzeltēšanas apjoms vainagā jeb skuju dehromācija. Visās paraugvietās vainaga izretinājums eglēm ir niecīgs, pēc indivīdu skaita pāri par 50% indivīdu skuju zudums paraugvietās nav lielāks par 25%, tātad egles atbilst nedaudz bojātu koku defoliācijas klasei. Indivīdu sadalījums četrās dehromācijas klasēs, salīdzinot ar vainagu defoliāciju, ir izlīdzinātāks (4. att.). Raksturīgi, ka gan pēc skuju zuduma vainagā, gan dzeltēšanas pakāpes, lielāks stipri bojāto koku skaits ir Tīrainē un Olainē.



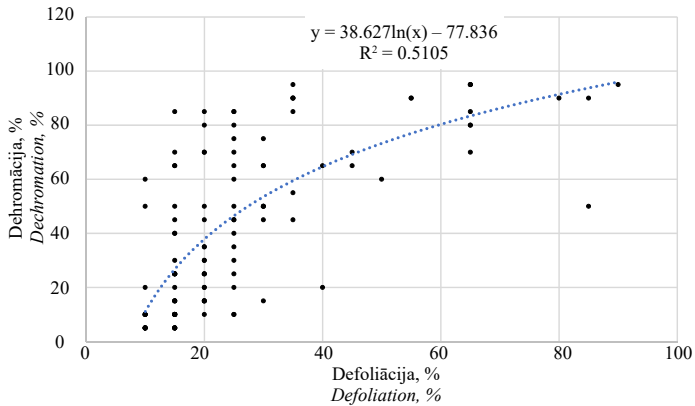
4. attēls. Egles indivīdu sadalījums defoliācijas un dehromācijas klasēs pētījuma vietās.

Figure 4. Distribution of spruce individuals in defoliation and dehromation classes at study sites.

Pētījumos ir konstatēta cieša un statistiski būtiska ($R^2 = 0,51$, $p < 0,05$, $n = 120$) sakarība starp skuju zudumu un skuju iekrāsošanos vainagā (5. att.). Kā redzams attēlā, skuju dzeltēšana plašā diapazonā eglēm notiek jau pie neliela skuju zuduma vainagā. Atsevišķām eglēm ar niecīgu (20%) skuju zudumu vainagā, skuju dzeltēšanas pakāpe var sasniegt pat 80%, piemēram, Biržos, Tīreļos, Olainē. Tātad skuju dzeltēšana ir jutīga indikatorpazīme, kas savlaicīgi norāda par fizioloģisko procesu un metabolisma traucējumiem augā.

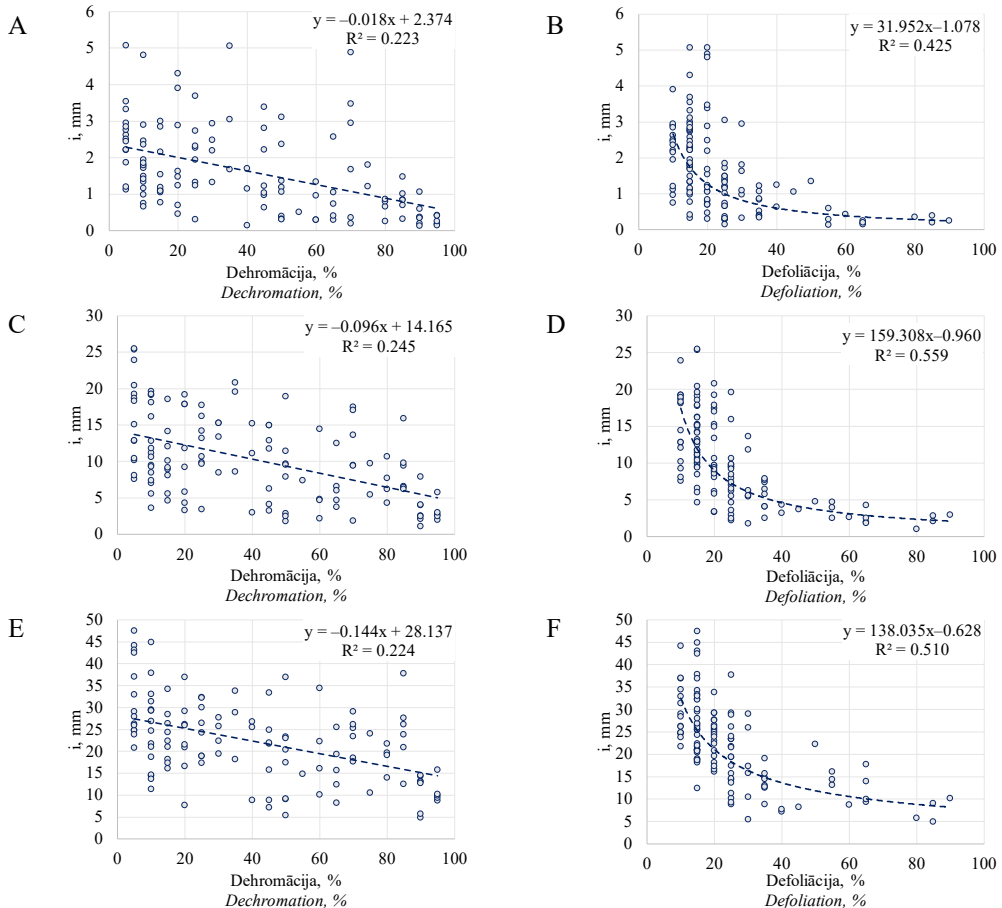
Vainaga stāvoklis – skuju zudums vainagā, kā arī skuju iekrāsojums jeb dehromācija, atspoguļo indivīda veselības stāvokli un var norādīt, ar kādu intensitāti kokā notiek krājas uzkrāšanās. Sakarība starp skuju dehromāciju un gadskārtu platumu trīs gadu periodiem (pēdējam 2018. gadam, pēdējiem pieciem gadiem (2014.–2018. gads) un pēdējiem desmit gadiem (2009.–2018. gads)) ir vidēji cieša (6. A, C, E att.), determinācijas koeficienta (R^2) vērtības variē no 0,22 līdz 0,25.

Savukārt sakarība starp gadskārtu platumu (tiem pašiem trīs laika periodiem, kādi izmantoti dehromācijas un gadskārtu platumu sakarību analīzei) un defoliāciju ir cieša (6. B, D, F att.), determinācijas koeficients mainās no 0,43 līdz 0,56). Ciešākā korelācija starp gadskārtu platumu no vienas puses un dehromāciju un defoliāciju no otras puses ir pēdējo piecu gadu eglu vidējam gadskārtu platumam ($R^2 = 0,56$, $n = 120$), bet visvājākā sakarība ir ar pēdējā – 2018. gada vainaga stāvokļa un gadskārtu platumu datiem ($R^2 = 0,43$, $n = 120$). Tāpēc, iespējams, ka egles indivīdi ar dzeltējošām skujām, izretinātiem un iekrāsotiem vainagiem jau ilgstoši atrodas stresa stāvoklī ar traucētu barības vielu apriti.



5. attēls. Sakarība starp skuju zudumu un skuju dzeltēšanu egles vainagā pētījuma vietās.

Figure 5. Relationship between needle loss and needle yellowing in the spruce crown at study sites.



6. attēls. Sakarība starp egļu ($n = 120$) gadskārtu platumu un vainaga dehromācijas un defoliācijas līmeni 2018. gadā (A, B), 2014.–2018. gadā (C, D) un 2009.–2018. gadā (E, F).

Figure 6. Relationship between spruce ($n = 120$) annual width and crown dechromation and defoliation rate in 2018 (A, B), 2014–2018 (C, D) and 2009–2018 (E, F).

Gadskārtu platuma, egļu taksācijas un vainaga stāvokļa dati statistiski būtiski atšķiras defoliācijas un dehromācijas klasēs (4. tab.), kas dod iespēju augsnes un skuju ķīmiskā sastāva un kopumā vielas aprites rādītājus analizēt pēc veselības stāvokļa atšķirīgās eglēs.

4. tabula. Kokaudzes struktūras rādītāju vidējās vērtības un standartklūda defoliācijas un dehromācijas klasēs

Table 4. Mean values and standard errors of stand structure parameters for defoliation and dehromation classes

Kokaudzes struktūras rādītāji <i>Stand structure parameters</i>	Defoliācija, % <i>Defoliation, %</i>			Dehromācija, % <i>Dechromation, %</i>		
	< 25	> 25–60	> 60	< 20	> 20–60	> 60
<i>Gadskārtu platums, mm / Annual increment, mm</i>						
2018	2,15 ± 0,14 a*	1,05 ± 0,11 b	0,41 ± 0,10 c	2,07 ± 0,16 a	1,81 ± 0,20 a	0,93 ± 0,16 b
2016–2018	2,54 ± 0,13 a	1,31 ± 0,13 b	0,54 ± 0,08 c	2,43 ± 0,18 a	2,16 ± 0,20 a	1,17 ± 0,14 b
2014–2018	2,66 ± 0,12 a	1,42 ± 0,13 b	0,60 ± 0,06 c	2,54 ± 0,17 a	2,17 ± 0,19 a	1,37 ± 0,14 b
2009–2018	2,69 ± 0,09 a	1,72 ± 0,12 b	1,17 ± 0,13 c	2,65 ± 0,13 a	2,17 ± 0,15 b	1,77 ± 0,12 c
<i>Kokaudzes parametri / Stand parameters</i>						
Vecums, gadi <i>Age, years</i>	27,9 ± 1,1 a	32,6 ± 1,9 b	24,6 ± 1,1 c	30,6 ± 1,7 a	27,5 ± 1,3 a	28,1 ± 1,3 a
D, cm	20,3 ± 0,6 a	19,1 ± 0,9 a	14,8 ± 1,0 b	20,3 ± 0,7 a	19,1 ± 0,8 ab	18,2 ± 0,9 b
H, m	15,2 ± 0,3 a	15,1 ± 0,4 a	12,8 ± 0,6 b	15,5 ± 0,4 a	14,4 ± 0,3 b	14,5 ± 0,4 b
Sociālais stāvoklis <i>Social status</i>	1,2 ± 0,1 a	1,4 ± 0,1 b	1,8 ± 0,2 c	1,3 ± 0,1 a	1,4 ± 0,1 a	1,4 ± 0,1 a
<i>Vainaga parametri / Crown parameters</i>						
Garums, cm <i>Length, cm</i>	82,7 ± 1,7 a	82,2 ± 2,7 a	67,5 ± 5,9 b	85,1 ± 1,9 a	80,0 ± 2,6 ab	76,4 ± 3,1 b
Blīvums, % <i>Density, %</i>	66,9 ± 0,9 a	48,1 ± 1,9 b	32,5 ± 3,9 c	63,5 ± 1,6 a	60,3 ± 2,3 a	47,4 ± 2,7 b
Atmirums, % <i>Dieback, %</i>	10,8 ± 0,5 a	16,4 ± 0,9 b	24,3 ± 1,8 c	10,6 ± 0,7 a	13,2 ± 0,7 b	18,8 ± 1,2 c
Caurredzamība, % <i>Crown transparency, %</i>	10,8 ± 0,7 a	22,1 ± 1,6 b	38,2 ± 5,7 c	13,7 ± 1,5 a	13,8 ± 1,2 a	24,6 ± 2,8 b
Defoliācija, % <i>Defoliation, %</i>	15,4 ± 0,4 a	28,9 ± 0,8 b	65,7 ± 3,8 c	16,8 ± 0,9 a	22,3 ± 2,3 b	37,8 ± 3,3 c
Dehromācija, % <i>Dechromation, %</i>	27,2 ± 2,8 a	52,2 ± 4,7 b	80,4 ± 4,3 c	11,2 ± 0,8 a	38,2 ± 1,7 b	78,1 ± 1,9 c

* atšķirīgie burti norāda par statistiski ticamām atšķirībām starp pazīmes gradācijas klasēm ($p < 0,05$) / Different letters indicate statistically significant differences between the gradation classes of the parameter ($p < 0,05$).

Augsne

Paraugvietās kūdras augsnes virskārtā konstatēta plaša elementu koncentrācijas izkliede (5., 6. tabula). Vislielākā elementu koncentrācijas mainība konstatēta Fe, Ca un P, mazāka – Cu un B. Līdz ar to rezultāti neuzrādīja statistiski būtisku ($p < 0,05$) atšķirību augsnes ķīmiskajā sastāvā starp veselīgu, vidēji bojātu un bojātu egļu augsnēm. Augstākais augiem pieejamais Ntot., Nmin., P, K, S, Fe, Zn un B saturs tika noteikts Valkā, Ca

un Mn – Biržos, bet Mg un Cu – Tīrelī. Turpretim zemākais saturs vairumam elementu konstatēts Olainē (Ntot, Nmin., P, K, S, Fe, Mn, Cu); Ca un Mg – Kalsnavā, Zn un B – Tīrelī. Augsnes pH variēja no $4,01 \pm 0,07$ Kalsnavā līdz $4,60 \pm 0,07$ Tīrelī, cieši korelēnot ar Ca un Mg saturu augsnē ($p < 0,05$). Elementu attiecību analīze atklāja ievērojami zemāku Mg : K attiecību vidēji bojātiem kokiem, salīdzinot ar kokiem, kuriem bija stipri bojāts vainags. Ca : Mg un Fe : Mn attiecība starp eglēm ar dažādu veselības stāvokli nebija būtiski atšķirīga (7. tabula). Neskatoties uz to, kokiem ar veselīgu vainagu tika konstatēta šaurākā Fe : Mn attiecība.

Kopumā eglu apgādi ar Nmin., K, Mg, S, Zn un B, kā arī augsnes pH, EC līmeni varētu raksturot kā pietiekamu, P, Ca, Fe un Mn kā palielinātu, bet Cu deficīta līmenī (6. tab.). Tomēr dažās pētījuma vietās konstatēts nepietiekams, vai optimālas koncentrācijas zemākai robežai atbilstošs, atsevišķu barības elementu saturs: P, K Tīrelī, Olainē un Biržos, S – Olainē, Mg – Kalsnavā; Zn, B – Olainē, Tīrelī un Kalsnavā, Cu – visās pētījuma vietās. Tādējādi Valkā un Kalsnavā tika konstatēts relatīvi vislabākais nodrošinājums ar barības elementiem augsnē, bet Olainē un Tīrelī vairākiem elementiem ir relatīvi zemākais saturs, ko kopumā norāda arī Galvenā komponentu analīzes (PCA) rezultāti (7. att.).

5. tabula. Kūdras augsnēs ķīmiskais sastāvs eglu audžu pētījuma vietās Latvijā (n = 50)
Table 5. Chemical composition of peat soil at the Norway spruce study sites in Latvia (n = 50)

Parametrs Parameter	Vieta Site					Optimāli* Sufficiency range*
	Valka	Kalsnava	Birži	Olaine	Tīreļi	
Org. viela, % Organic matter, %	68,57 ± 3,57	83,88 ± 0,68	82,02 ± 0,53	73,12 ± 7,16	54,31 ± 3,40	-
pH/KCl	4,11 ± 0,10	4,01 ± 0,07	4,23 ± 0,06	4,12 ± 0,17	4,60 ± 0,07	4,0–5,2
EC mS/cm	0,65 ± 0,04	0,56 ± 0,02	0,83 ± 0,06	0,44 ± 0,03	0,45 ± 0,05	1,00–2,00
Ntot., mg L ⁻¹	477,50 ± 36,85	384,50 ± 18,95	273,60 ± 24,17	107,50 ± 7,52	221,30 ± 19,47	-
Nmin., mg L ⁻¹	138,50 ± 15,12	95,90 ± 6,52	38,40 ± 3,23	25,30 ± 4,38	68,70 ± 3,60	80–140
P, mg L ⁻¹	986,4 ± 325,6	294,4 ± 24,34	114,8 ± 7,1	93,5 ± 4,3	101,3 ± 2,9	100–200
K, mg L ⁻¹	108,30 ± 6,51	85,50 ± 5,66	76,10 ± 5,56	69,10 ± 4,53	74,50 ± 2,55	80–150
Ca, mg L ⁻¹	6250 ± 584	3170 ± 204	7420 ± 205	3835 ± 456	5430 ± 214	1000–2000
Mg, mg L ⁻¹	338,00 ± 36,26	182,50 ± 11,24	399,00 ± 13,33	375,50 ± 39,47	427,50 ± 34,85	200–450
S, mg L ⁻¹	59,90 ± 6,44	52,40 ± 4,16	31,60 ± 2,11	13,99 ± 1,77	30,80 ± 1,53	20–60
Fe, mg L ⁻¹	21745 ± 2592	10350 ± 527	4490 ± 306	1790 ± 283	5830 ± 242	600–2000
Mn, mg L ⁻¹	288,00 ± 26,52	24,90 ± 4,11	296,00 ± 27,97	11,77 ± 4,70	45,30 ± 7,39	15–30
Zn, mg L ⁻¹	21,31 ± 4,20	3,57 ± 0,34	14,10 ± 1,32	2,57 ± 0,41	2,27 ± 0,11	5–15
Cu, mg L ⁻¹	1,25 ± 0,06	1,46 ± 0,04	1,50 ± 0,06	0,96 ± 0,07	1,54 ± 0,09	2–5
B, mg L ⁻¹	0,78 ± 0,14	0,22 ± 0,04	0,61 ± 0,13	0,21 ± 0,04	0,17 ± 0,04	0,4–1,2

* Pēc V. Nollendorfs (nepublicēti dati) / according to Nollendorfs V. (unpublished data).

6. tabula. Kūdras augsnēs ķīmiskais sastāvs eglu audzēm Latvijā (n = 50)
Table 6. Chemical composition of peat soil for Norway spruce stands in Latvia (n = 50)

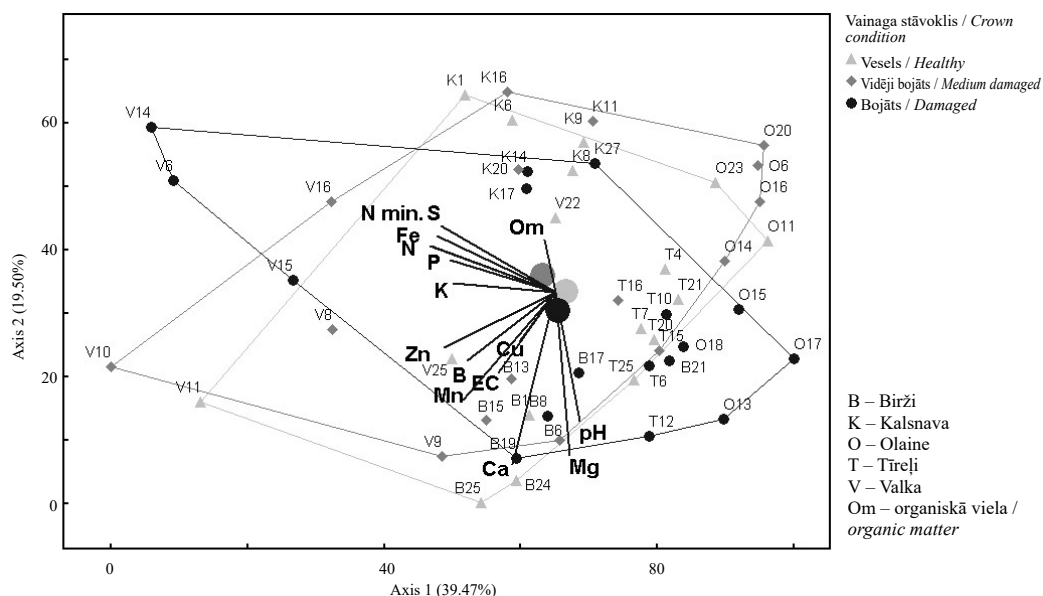
Parametrs Parameter	Vidēji Mean	Diapazons Range	Variance Variance	Optimāli* Sufficiency range*
Organiskā viela, % Organic matter, %	72,18 ± 2,3	14,08–88,95	259,03	-

pH/KCl	4,21 ± 0,05	3,44–4,95	0,14	4,0–5,2
EC mS/cm	0,59 ± 0,03	0,32–1,1	0,04	1,00–2,00
Ntot., mg L ⁻¹	292,88 ± 20,9	76–685	21831,5	-
N min., mg L ⁻¹	73,36 ± 6,74	13–208	2271,3	80–140
P, mg L ⁻¹	318,08 ± 79,44	68–2834	315496	100–200
K, mg L ⁻¹	82,7 ± 2,96	43–134	438,79	80–150
Ca, mg L ⁻¹	5221 ± 272,35	2100–10100	3708683	1000–2000
Mg, mg L ⁻¹	344,5 ± 17,69	120–650	15638	200–450
S, mg L ⁻¹	37,74 ± 2,84	6,9–95	402,76	20–60
Fe, mg L ⁻¹	8841 ± 1128	750–33000	6,4E+07	600–2000
Mn, mg L ⁻¹	133,19 ± 20,09	3,7–465,0	20179,9	15–30
Zn, mg L ⁻¹	8,76 ± 1,39	1,15–49,00	96,02	5–15
Cu, mg L ⁻¹	1,34 ± 0,04	0,6–2,15	0,09	2–5
B, mg L ⁻¹	0,4 ± 0,05	0,1–1,4	0,14	0,4–1,2

* Pēc V. Nollendorfs (nepublicēti dati) / according to Nollendorfs V. (unpublished data).

7. tabula. Elementu saturs attiecības kūdras augsnē eglēm pētījuma vietās Latvijā
 Table 7. Element ratio in peat soil at the Norway spruce study sites in Latvia

Koku vainaga veselības statuss Status of tree crown	n	Ca : Mg	Mg : K	Fe : Mn
Vesels / Healthy	17	15,43 ± 1,26 a	4,31 ± 0,47 ab	190,14 ± 43,34 a
Vidēji bojāts / Medium damaged	16	17,45 ± 1,20 a	3,87 ± 0,43 a	246,10 ± 76,08 a
Bojāts / Damaged	17	14,93 ± 1,07 a	5,15 ± 0,57 b	200,90 ± 56,82 a



7. attēls. Eglu pētījuma vietu augsnes ķīmiskā sastāva komponentanalīze (n = 50).
 Figure 7. Distribution of the studied spruce trees in Latvia within the axes of principal component analysis of soil chemical dataset (n = 50).

PCA parāda koku grupēšanos ordinācijas telpā, atbilstoši pētījuma vietas īpatnībām jeb ķīmiskā sastāva variācijām. 1. un 2. ass izskaidro 58,97% no kopējās dispersijas ($p = 0,001$). Augstākās korelācijas (tau vērtības) 1. asij tika noteiktas ar N, S, Fe, Zn (no $-0,65$ līdz $-0,73$), savukārt 2. asij augstākās vērtības tika noteiktas ar Ca, Mg ($-0,62$ un $-0,72$). PCA un korelācijas analīze atklāja arī vairākas asociācijas starp ķīmiskajiem parametriem augsnē: Ca, Mg un pH; N, P, K, Fe un S; kā arī mikroelementiem Zn, Mn, B un Cu.

Skujas

Ķīmisko analīžu rezultāti un GLMM aprēķini parādīja, ka pastāv statistiski būtiskas ($p < 0,05$) atšķirības starp barības elementu saturu tekošā gada (viengadīgās) un iepriekšējā gada dzinumū (divgadīgās) skužās (8. tab.), izņemot N un S. Būtiski augstāks P, K, Zn un Cu saturs, bet zemāks Ca, Mg, Fe, Mn un B saturs tika konstatētas viengadīgās skužās, salīdzinājumā ar divgadīgām skužām.

Konstatētas vairākas statistiski būtiskas atšķirības ($p < 0,05$), analizējot barības elementu akumulāciju veselīgās, vidēji bojātās un bojātu egļu skužās, izmantojot viena faktora dispersijas analīzi (one-way ANOVA) un Tukey's post-hoc testu (9., 10. tab.). Vislielākā atšķirība bija K saturā – līdz pat divām reizēm zemāka koncentrācija bojāto egļu tekošā un divgadīgās skužās, salīdzinot ar veselīgo egļu skužām. Vidēji bojāto un bojāto egļu tekošā gada dzinumū skužās konstatēta arī būtiski zemāka Ca, Zn un B koncentrācija, kā arī N koncentrācija divgadīgās skužās, salīdzinot ar veselīgiem kokiem. Turpretim augstāks Fe saturs abu gadu skužās un Cu saturs tekošā gada skužās bija bojātām eglēm. GLMM rezultāti arī apstiprināja augstāku Fe un Cu saturu, bet zemāku K un Ca bojātu koku skužās salīdzinājumā ar veselīgiem (10. tab.). Savukārt N, P, Mg, S un Mn tekošā gada skužās un P, Ca, Mg, S, Mn, Zn un Cu divgadīgās skužās būtiski neatšķīrās eglēm ar atšķirīgu veselības stāvokli (11. tab.).

Kopumā tekošā gada egļu skužās neatkarīgi no vainaga veselības stāvokļa konstatēts K, Fe, Cu, B, N un P deficīts, bet bojāto koku skužās arī Zn deficīts. Savukārt divgadīgās skužās neatkarīgi no koka vainaga veselības stāvokļa deficīta līmenī bija K, P, S, Zn un Cu, veselīgiem un vidēji bojātiem kokiem – Fe, vidēji bojātiem un bojātiem kokiem – N. Tā kā Mn saturs visos ievāktajos paraugos raksturojams kā paaugstināts, tas būtiski pārsniedza Fe saturu: no 9 reizēm bojāto koku tekošā gada skužās līdz 15 reizēm veselu un vidēji bojātu koku divgadīgās skužās. Jāatzīmē, ka visumā plašs elementu diapazons konstatēts katrā pētījuma vietā un kokiem ar atšķirīgu vainaga statusu, īpaši Mn.

8. tabula. Skuju vecuma un koku statusa ietekme uz augu elementu saturu parastās egles skužās Latvijā nosusinātā kūdras augsnē

Table 8. Main effects of needle age and tree status on plant nutrients within needles of Norway spruce on drained peat soil in Latvia

Faktors Source	Numenator df Numerator df	Denominator df Denominator df	Atkarīgais mainīgais Dependent variable			
			Makroelementi Macronutrient		Mikroelementi Micronutrient	
			F	Sig.	F	Sig.
			N		Fe	
Brīvais loceklis / Intercept	1	94	6963,536	0,000	953,100	0,000
Skuju vecums / Needle age	1	94	2,213	0,140	10,566	0,002

Koka statuss / <i>Tree status</i>	2	94	1,303	0,277	3,461	0,035
Skuju vecums * koka statuss <i>Needle age * Tree status</i>	2	94	1,334	0,268	0,294	0,746
			P		Mn	
Brīvais loceklis / <i>Intercept</i>	1	94	1594,637	0,000	275,764	0,000
Skuju vecums / <i>Needle age</i>	1	94	14,964	0,000	16,447	0,000
Koka statuss / <i>Tree status</i>	2	94	0,019	0,981	0,170	0,844
Skuju vecums * koka statuss <i>Needle age * Tree status</i>	2	94	0,601	0,550	0,114	0,892
			K		Zn	
Brīvais loceklis / <i>Intercept</i>	1	94	902,487	0,000	1505,288	0,000
Skuju vecums / <i>Needle age</i>	1	94	32,100	0,000	17,598	0,000
Koka statuss / <i>Tree status</i>	2	94	25,461	0,000	1,884	0,158
Skuju vecums * koka statuss <i>Needle age * Tree status</i>	2	94	1,161	0,318	0,207	0,814
			Ca		Cu	
Brīvais loceklis / <i>Intercept</i>	1	94	617,860	0,000	2844,058	0,000
Skuju vecums / <i>Needle age</i>	1	94	75,418	0,000	12,748	0,001
Koka statuss / <i>Tree status</i>	2	94	2,465	0,090	6,481	0,002
Skuju vecums * koka statuss <i>Needle age * Tree status</i>	2	94	0,193	0,825	1,254	0,290
			Mg		B	
Brīvais loceklis / <i>Intercept</i>	1	94	2596,324	0,000	643,267	0,000
Skuju vecums / <i>Needle age</i>	1	94	11,427	0,001	18,955	0,000
Koka statuss / <i>Tree status</i>	2	94	0,306	0,737	0,322	0,725
Skuju vecums * koka statuss <i>Needle age * Tree status</i>	2	94	0,791	0,456	0,660	0,519
			S			
Brīvais loceklis / <i>Intercept</i>	1	94	1796,374	0,000		
Skuju vecums / <i>Needle age</i>	1	94	2,554	0,113		
Koka statuss / <i>Tree status</i>	2	94	1,175	0,313		
Skuju vecums * koka statuss <i>Needle age * Tree status</i>	2	94	0,843	0,434		

* GLM modeļos kā random factors izmantota pētījuma vieta. Statistiski būtiski modeļi ($p \leq 0,05$) ir izcelti, izmantojot treknrakstu ($n = 100$) / (*Within GLM models, the site was treated as a random factor. The significant models ($p \leq 0,05$) are outlined using bold characters ($n = 100$).*)

9. tabula. Barības elementu saturs tekošā gada egļu skuļās ar dažādu koku veselības statusu
Table 9. Nutrient concentration in the current year needles of Norway spruce with different health status

Koka veselības statuss <i>Tree health status</i>		K, %	Ca, %	Fe, mg/kg	Zn, mg/kg	Cu, mg/kg	B, mg/kg
Veselas ($n = 17$) <i>Healthy ($n = 17$)</i>	Vidēji	0,28 c	0,38 b	39,50 ab	20,33 b	2,86 a	17,28 b
	SE	0,02	0,03	2,69	1,15	0,13	1,39
	Min	0,21	0,17	22	13,60	2,00	8
	Max	0,47	0,59	58	32,00	4,00	30
Vidēji bojātas ($n = 16$) <i>Medium damaged ($n = 16$)</i>	Mean	0,19 b	0,31 a	37,93 a	19,64 ab	2,92 a	15,87 ab
	SE	0,01	0,02	2,21	1,21	0,17	1,65

	Min	0,13	0,13	22	12,50	2,00	7
	Max	0,30	0,45	50	27,50	4,40	26
Bojātas (n = 17)	Mean	0,14 a	0,30 a	44,59 b	17,75 a	3,42 b	13,47 a
Damaged (n = 17)	SE	0,01	0,03	3,15	0,88	0,15	1,00
	Min	0,09	0,18	28	11,60	2,00	8
	Max	0,19	0,59	68	27,50	4,60	24
Optimuma līmenis*		0,4–1,6	0,2–0,8	60–300	20–150	4–15	20–100
Sufficiency range*							

* Vidējās vērtības ar dažādiem burtiem (a, b, c) bija statistiski atšķirīgas (Tukey's post-hoc test, $p < 0,05$) starp kokiem ar atšķirīgu veselības statusu izmantojot one-way ANOVA, $p < 0,05$ / Means annotated with different letters (a, b, c) were significantly different (Tukey's post-hoc test, $p < 0,05$) between tree health status by one-way ANOVA, $p < 0,05$.

** Pēc V. Nollendorfa (nepublicēti dati), Bergmann (1988), Mellert & Göttlein (2012) apkopojuma / According to compilation by Nollendorfs V. (unpublished), Bergmann (1988), Mellert & Göttlein (2012).

10. tabula. Barības elementu saturs saturs tekošā gada un divgadīgās egļu skuļās pētījuma vietās Latvijā, 2018. gada augusts (n = 50)

Table 10. Nutrient concentration in the current and two-year old needles from the Norway spruce study sites in Latvia, August 2018 (n = 50)

Elements Nutrient	Vidēji ± SE Mean ± SE	Diapazons Range	Variance Variance	Optimuma diapazons* Sufficiency range*
<i>Tekošā gada skuļas / Current year needles</i>				
N, %	1,17 ± 0,02	1,00–1,40	0,0118	1,2–2,5
P, %	0,13 ± 0,004	0,07–0,20	0,001	0,15–0,50
Mg, %	0,11 ± 0,003	0,07–0,14	0,0003	0,1–0,4
S, %	0,05 ± 0,002	0,04–0,08	0,0001	0,1–0,4
Mn, mg kg ⁻¹	375,28 ± 32,49	80–1100	52790,16	30–250
<i>Divgadīgās skuļas / 2-years-old needles</i>				
P, %	0,11 ± 0,004	0,06–0,17	0,0007	0,15–0,50
Ca, %	0,69 ± 0,04	0,31–1,43	0,0717	0,2–0,8
Mg, %	0,12 ± 0,004	0,08–0,18	0,0006	0,1–0,4
S, %	0,06 ± 0,002	0,01–0,09	0,0002	0,1–0,4
Mn, mg kg ⁻¹	618,84 ± 49,06	128–1480	120322,2	30–250
Zn, mg kg ⁻¹	15,49 ± 0,63	9–30	19,97	20–150
Cu, mg kg ⁻¹	2,68 ± 0,07	1,75–3,60	0,2242	4–15
B, mg kg ⁻¹	22,06 ± 1,23	8,0–50,0	75,16	20–100

* Pēc V. Nollendorfa (nepublicēti dati), Bergmann (1988), Mellert & Göttlein (2012) apkopojuma / According to compilation by Nollendorfs V. (unpublished), Bergmann (1988), Mellert & Göttlein (2012).

11. tabula. Barības elementu saturs divgadīgās egļu skuļās ar dažādu koku veselības statusu
Table 11. Nutrient concentration in the two-year old needles of Norway spruce with different health status

Koka veselības statuss Tree health status		N, %	K, %	Fe, mg/kg
Veselas (n = 18)	Mean	1,19 b	0,19 b	46,06 a
Healthy (n = 18)	SE	0,03	0,01	3,32

	Min	0,99	0,15	23
	Max	1,45	0,33	68
Vidēji bojātas (n = 15)	Mean	1,08 a	0,12 a	47,93 a
<i>Medium damaged</i>	SE	0,04	0,01	4,30
(n = 15)	Min	0,83	0,09	25
	Max	1,48	0,19	90
Bojātas (n = 17)	Mean	1,12 ab	0,10 a	57,00 b
<i>Damaged</i> (n = 17)	SE	0,04	0,01	5,16
	Min	0,88	0,08	25
	Max	1,48	0,19	106
Optimuma līmenis*		1,2–2,5	0,4–1,6	60–300
<i>Sufficiency range*</i>				

* Vidējās vērtības ar dažādiem burtiem (a, b) bija statistiski atšķirīgas (Tukey's post-hoc test, $p < 0,05$) starp kokiem ar atšķirīgu veselības statusu izmantojot one-way ANOVA, $p < 0,05$ *Means annotated with different letters (a, b) were significantly different (Tukey's post-hoc test, $p < 0,05$) between tree health status by one-way ANOVA, $p < 0,05$).*

** Pēc V. Nollendorfa (nepublicēti dati), Bergmann (1988), Mellert & Göttlein (2012) apkopojuma / *According to compilation by Nollendorfs V. (unpublished), Bergmann (1988), Mellert & Göttlein (2012).*

Veicot elementu satura analīzi sistēmā augsne-augi, tā parāda, ka pastāv vairākas statistiski būtiskas negatīvas sakarības starp elementu saturu augsnē un tekošā gada skujās: pH un Mn, pH-Zn, Ntot, min-Ca, Mg; P-Ca, Mg; Ca-Fe; Fe-Ca, Mg; Fe-Fe, Mn-Fe ($-0,35 < r < -0,69$, $p < 0,05$), turpretim pozitīvas sakarības bija starp K saturu skujās un augsnē, kā arī Mn saturu augsnē un skujās ($r = 0,33$ un $0,45$, attiecīgi, $p < 0,05$).

Savukārt tekošā gada skujās statistiski būtiskas ($p < 0,05$) pozitīvas sakarības noteiktas starp N un P, S, Zn, Cu; P un Mn, Zn, Cu; Ca un Mg, Zn, B; Mg un Zn ($0,30 < r < 0,66$), bet negatīvas starp Fe-Mn un Fe-B ($-0,36$, $-0,40$). Divgadīgās skujās pozitīvas sakarības pastāvēja starp N un P, K, S; P un S; Ca un Mg, Zn, B; S-Zn, Fe-Cu, Mn un Cu, B; Zn-B ($0,30 < r < 0,53$), bet negatīva starp Fe-B ($-0,53$).

Korelācijas aprēķini parādīja statistiski būtisku negatīvu sakarību ($-0,38 < r < -0,66$) starp K saturu tekošā un divgadīgās skujās ar egļu vainaga defoliācijas, dehromācijas un atmiruma intensitāti, bet pozitīvu – ar koku vainaga blīvumu un koku augstumu ($0,30 < r < 0,45$), kā arī koksnes gadskārtējo pieaugumu (i_1 , i_5 , i_{10} , $0,47 < r < 0,70$). Bez tam koku augstumam pastāvēja arī pozitīva sakarība ar Ca saturu tekošā gada skujās, S un Zn saturu divgadīgās skujās ($0,31 < r < 0,39$), bet negatīva sakarība ar Mn saturu abu vecumu skujās ($r_{1.g.} = -0,31$, $r_{2.g.} = -0,38$). Jāatzīmē, ka B saturs tekošā gada skujās uzrādīja būtiski pozitīvu sakarību ar vainaga blīvumu ($r = 0,34$), koksnes gadskārtējo pieaugumu ($r_{i5} = 0,29$, $r_{i10} = 0,29$), bet negatīvu ar defoliācijas intensitāti ($r = -0,39$).

Barības elementu K, Cu un B satura skujās saistību ar koku vainaga defoliācijas līmeni, K, Fe un Cu saistību ar dehromācijas intensitāti, kā arī K un B saistību ar koka vainaga blīvumu apstiprināja arī GLMM rezultāti (12. tab.).

12. tabula. Skuju vecuma, barības elementu un prolīna satura saistība ar egļu vainaga parametriem nosusinātā kūdras augsnē, izmantojot GLMM analīzi

Table 12. Main effects of needle age, nutrient and proline content within needles of Norway spruce on drained peat soil on crown status parameters

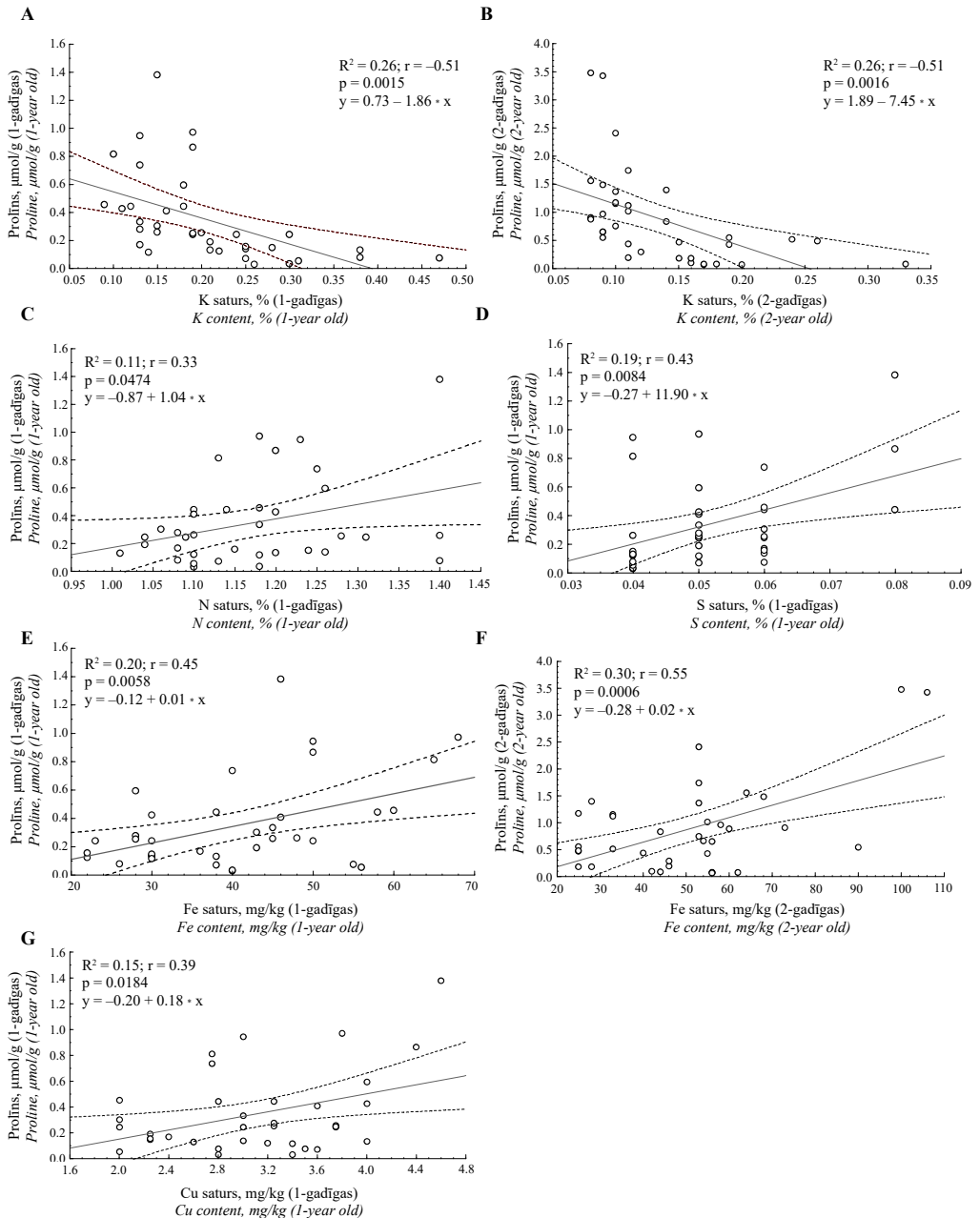
Atkarīgais mainīgais <i>Dependent Variable</i>	Faktors <i>Source</i>	Denominatorā df <i>Denominator df</i>	F	Būtiskums <i>Significance</i>
Dehromācija <i>Dechromation</i>	Brīvais loceklis / <i>Intercept</i>	68	27,517	0,000
	Skuju vecums / <i>Needle age</i>	68	0,095	0,759
	Prolīns / <i>Proline</i>	68	15,073	0,000
	Skuju vecums * Prolīns <i>Needle age * Proline</i>	68	4,178	0,045
Dehromācija <i>Dechromation</i>	Brīvais loceklis / <i>Intercept</i>	96	123,256	0,000
	Skuju vecums / <i>Needle age</i>	96	0,017	0,898
	K	96	39,607	0,000
	Skuju vecums * K <i>Needle age * K</i>	96	1,719	0,193
Dehromācija <i>Dechromation</i>	Brīvais loceklis / <i>Intercept</i>	96	2,198	0,141
	Skuju vecums / <i>Needle age</i>	96	0,025	0,874
	Fe	96	4,331	0,040
	Skuju vecums * Fe <i>Needle age * Fe</i>	96	0,143	0,706
Dehromācija <i>Dechromation</i>	Brīvais loceklis / <i>Intercept</i>	96	0,023	0,880
	Skuju vecums / <i>Needle age</i>	96	1,012	0,317
	Cu	96	5,599	0,020
	Skuju vecums * Cu <i>Needle age * Cu</i>	96	0,717	0,399
Defoliācija <i>Defoliation</i>	Brīvais loceklis / <i>Intercept</i>	68	74,488	0,000
	Skuju vecums / <i>Needle age</i>	68	0,215	0,644
	Prolīns / <i>Proline</i>	68	17,248	0,000
	Skuju vecums * Prolīns <i>Needle age * Proline</i>	68	5,366	0,024
Defoliācija <i>Defoliation</i>	Brīvais loceklis / <i>Intercept</i>	96	111,469	0,000
	Skuju vecums / <i>Needle age</i>	96	0,040	0,842
	K	96	20,064	0,000
	Skuju vecums * K <i>Needle age * K</i>	96	0,408	0,524
Defoliācija <i>Defoliation</i>	Brīvais loceklis / <i>Intercept</i>	96	0,748	0,389
	Skuju vecums / <i>Needle age</i>	96	0,203	0,653
	Cu	96	4,278	0,041
	Skuju vecums * Cu <i>Needle age * Cu</i>	96	0,098	0,755
Defoliācija <i>Defoliation</i>	Brīvais loceklis / <i>Intercept</i>	96	54,030	0,000
	Skuju vecums / <i>Needle age</i>	96	1,637	0,204
	B	96	4,353	0,040
	Skuju vecums * B <i>Needle age * B</i>	96	2,727	0,102
Blīvums <i>Density</i>	Brīvais loceklis / <i>Intercept</i>	68	784,115	0,000
	Skuju vecums / <i>Needle age</i>	68	0,012	0,915

	Prolīns / <i>Proline</i>	68	9,444	0,003
	Skuju vecums * Prolīns <i>Needle age * Proline</i>	68	2,206	0,142
Blīvums <i>Density</i>	Brīvais loceklis / <i>Intercept</i>	96	103,539	0,000
	Skuju vecums / <i>Needle age</i>	96	0,130	0,719
	K	96	12,524	0,001
	Skuju vecums * K <i>Needle age * K</i>	96	0,090	0,764
Blīvums <i>Density</i>	Brīvais loceklis / <i>Intercept</i>	96	108,619	0,000
	Skuju vecums / <i>Needle age</i>	96	1,459	0,230
	B	96	6,743	0,011
	Skuju vecums * B <i>Needle age * B</i>	96	2,779	0,099

* GLM modeļos “vieta” izmantota kā random faktors. Tabulā iekļauti tikai statistiski nozīmīgi modeļi ($p < 0,05$), to atspoguļošanā izmantots “bold” burtu šifrs / *Within GLM models, the site was treated as a random factor. In the table, only significant models ($p < 0.05$) have been included and outlined using bold characters.*

Prolīns

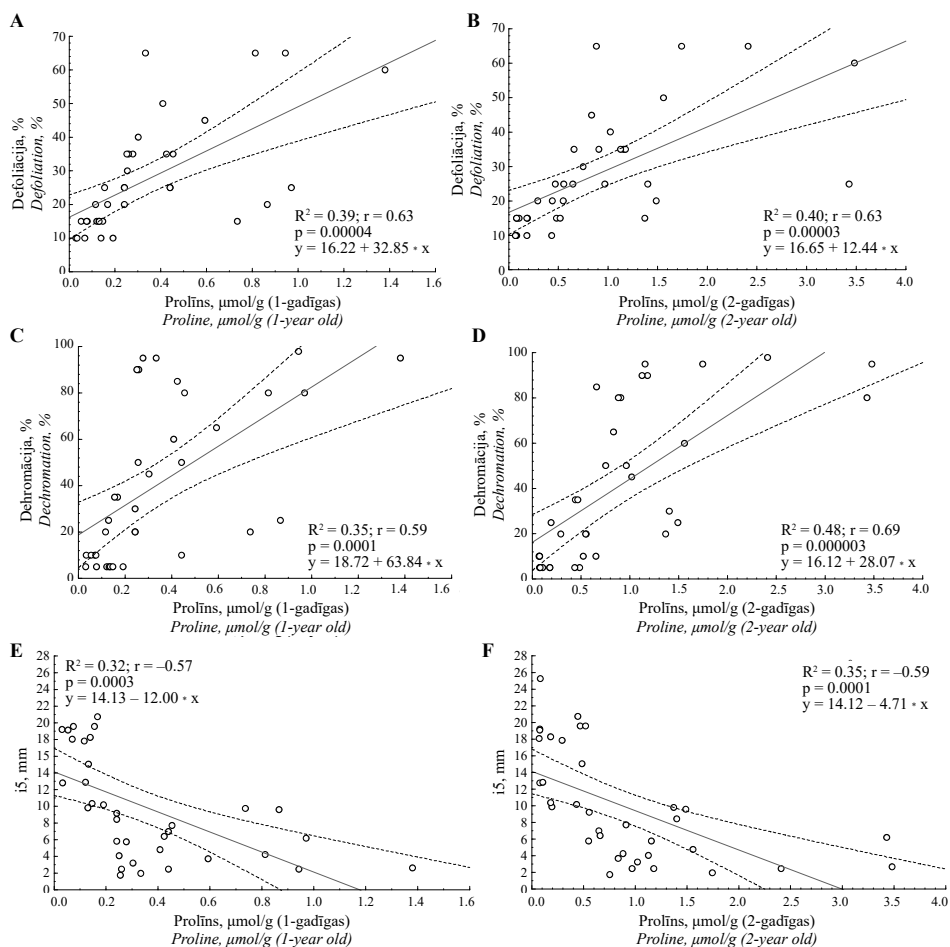
Prolīna saturs analīze egļu skuļās uzrādīja statistiski būtisku ciešu sakarību ar barības elementu saturu skuļās, kā arī koku vainaga stāvokli un stumbra koksnes gadskārtu pieaugumu. GLMM analīze apstiprināja būtisku augstāku prolīna saturu bojāto koku skuļās, salīdzinot ar veselajiem kokiem ($F = 7,464$, $p = 0,008$). Regresijas un Pīrsona korelācijas analīze atklāja statistiski būtisku negatīvu saistību starp prolīna un K saturu abu vecumu skuļās. Turpretim statistiski būtiska pozitīva saistība tika konstatēta starp prolīnu un Fe saturu abu gadu skuļās, N, S un Cu viengadīgās skuļās (8. att.). Savukārt GLMM analīze apstiprināja statistiski būtisku saistību starp N, K, Fe un B saturu egļu skuļās un prolīna saturu – $p < 0,05$, $3,91 < F < 7,18$. Jāatzīmē, ka prolīna saturs pieaugums abu gadu skuļās uzrādīja statistiski būtisku pozitīvu korelāciju ar vainaga dehromācijas un defoliācijas intensitāti, bet negatīvu ar koku ikgadējo stumbra koksnes pieaugumu, visciešāk korelēnot ar i5 (9. att.). GLMM analīze arī uzrādīja būtisku saistību starp prolīna saturu skuļās un koka defoliācijas, dehromācijas intensitāti un vainaga blīvumu (12. tab.).



8. attēls. Izmaiņas prolīna saturā atkarībā no barības vielu uzkrāšanās dažāda vecuma egļu skuņās.

Figure 8. Changes in the proline content as a function of nutrient accumulation within different age spruce needles.

Katrs datu punkts apzīmē koku ($n = 36$). Nepārtrauktā un pārtrauktās līnijas norāda uz statistiski nozīmīgu ($p \leq 0,05$) lineāru regresiju un 95% ticamības intervālu / Each data point represents a tree ($n = 36$). Solid and dashed lines indicate significant ($p \leq 0.05$) linear regressions and 95% confidence intervals.



9. attēls. Koku vainaga parametru izmaiņas un ikgadējais pieaugums atkarībā no proļina satura dažāda vecuma eglu skuļās.

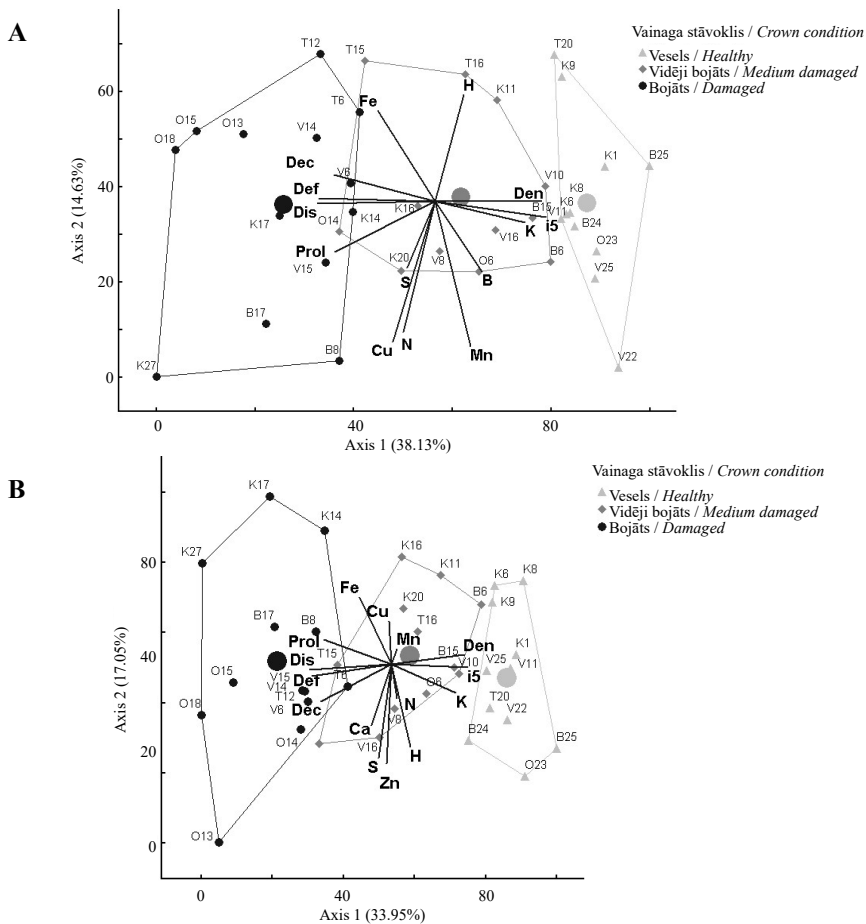
Figure 9. Changes in tree crown parameters and annual increment, as a function of proline accumulation within different age spruce needles.

Datu punkts apzīmē koku ($n = 36$). Nepārtrauktā un pārtrauktās līnijas norāda uz statistiski nozīmīgu ($p \leq 0,05$) lineāru regresiju un 95% ticamības intervālu / Each data point represents a tree ($n = 36$). Solid and dashed lines indicate significant ($p \leq 0.05$) linear regressions and 95% confidence interval.

Lai noteiktu/atrastu svarīgākos parametrus, kas raksturo eglu vitalitātes stāvokli, PCA analizē tika izmantoti vairāku barības elementu un proļina saturs viengadīgās un divgadīgās skuļās, koka vainaga stāvokļa raksturojošie parametri un stumbra koksnes gadskārtu pieaugums pēdējo 5 gadu laikā jeb i_5 . Rezultāti parādīja relatīvi labu struktūru individuālajiem kokiem ordinācijas telpā un grupēšanos atkarībā no vainaga stāvokļa (10. att.). PCA rezultāti, izmantojot tekošā gada skuju analīžu datus, parādīja, ka 1. un 2. ass izskaidro 52,76% no kopējās variācijas (10 A. att.). Lielākās negatīvās korelācijas (tau vērtības)

1. asij konstatētas ar vainaga parametriem kā dehromācija, defoliācija, atmirums un prolīna saturs ($-0,761, -0,752, -0,630, -0,679$), bet pozitīvas tau vērtības ar K, i5 and vainaga blīvumu ($0,574, 0,672, 0,621$), turpretim 2. asij lielākās negatīvās tau vērtības bija ar Mn, N un Cu ($-0,550, -0,489, -0,478$).

PCA rezultāti, izmantojot divgadīgās skuju datus, parādīja, ka 1. un 2. ass izskaidro 50,99% no kopējās variācijas (10 B. att.). Lielākās tau vērtības 1. asij konstatētas ar defoliāciju, dehromāciju, atmirumu un prolīna saturu ($-0,779, -0,771, -0,655, -0,645$), bet pozitīvas tau vērtības ar K, i5 un vainaga blīvumu ($0,610, 0,691, 0,631$), savukārt 2. asij lielākās tau vērtības noteiktas ar S, Zn un koku augstumu ($-0,626, -0,626, -0,490$).



10. attēls. Viengadīgu (A) un divgadīgu (B) egļu skuju ķīmiskā sastāva un vainaga parametru datu komponentanalīze ($n = 36$).

Figure 10. Distribution of spruce trees within the axes of principal component analysis of current (A) and two-year old (B) needle chemical and crown status dataset ($n = 36$).

B – Birži, K – Kalsnava, O – Olaine, T – Tīreļi, V – Valka, Prol – prolīns / proline, Dis – dehromācija / dechromation, Def – defoliācija / defoliation, Dec – atmirums / decay, Den – blīvums / density, H – augstums, m / height, m, i5 – gadskārtu pieaugums 2014–2018 / annual increment 2014–2018.

DISKUSIJA

Latvijā vienvecuma egļu audzēm ir zema ģenētiskā diferenciacija starp audzēm un grupām ar dažādu augšanas potenciālu, kas norāda, ka augšanas potenciāls ir vairāk pakļauts vides faktoru un apsaimniekošanas režīma ietekmei, nevis ģenētiskiem faktoriem (Ruņģis et al., 2019). Barības elementu saturam augsnē, to pieejamībai un uzņemšanai līdz ar to varētu būt liela nozīme, nodrošinot un regulējot augu augšanu, attīstību un biomasas uzkrāšanos. Svarīgs aspekts koku augšanas apstākļu nodrošināšanai ir arī atbilstoša augsnes reakcija un barības elementu attiecības augsnē. Tā kā mūsu pētījumā eglēm netika konstatētas būtiskas novirzes no optimālā augsnes pH, ko nodrošināja pietiekama vai augsta Ca un Mg koncentrācija, egļu vitalitātes samazināšanās kūdras augsnēs galvenais iemesls, iespējams, bija saistīts ar barības vielu nesabalansētību, kas izraisījusi K, B, S, Cu deficītu, kā arī zemu N un Zn apgādes līmeni skujās.

Vairāki pētījumi liecina, ka K un B, kā arī P un N zemā pieejamība ir galvenie ierobežojošie faktori koku augšanai nosusinātās kūdras augsnēs. K nozīme ir īpaši aktuāla, jo audzes biomasā saistītais K daudzums var pārsniegt K daudzumu sakņu zonā, īpaši bieža slāņa kūdras augsnēs (Finér, 1989; Hoosbeek et al., 2002; Westman & Laiho, 2003; Sarkkola et al., 2016). Lai gan mūsu rezultāti neatklāja K deficītu egļu audžu augsnes virsējā slānī (paraugu ņemšanas dziļums 0–20 cm), noteikšanai izmantojot 1 M HCl ekstraktu, tomēr tie parādīja pārliecinošu K deficītu egļu skujās, tam būtiski korelējot ar K saturu augsnē. Pēc Laiho et al. (1999) pētījumiem mežos, kas aug uz biezas kūdras augsnes, K raksturīgs ir vertikāls sadalījums – lielāks tā saturs ir augsnes augšējos 10 cm, bet dziļākas strauji samazinās līdz ļoti zemam K saturam jau 30 cm dziļumā. Mūsu pētījumā gandrīz visām eglēm tika konstatēts zems K saturs skujās, savukārt vidēji bojātiem un bojātiem kokiem, īpaši iepriekšējā jeb divus gadus vecām skujām, pat ļoti smags K deficīts ar vizuāli novērojamām deficīta pazīmēm. Statistiski būtiski ciešā saistība ar koku vainaga parametriem un ikgadējo pieaugumu arī apstiprināja K deficītu kā vienu no galvenajiem augšanas traucējumu iemesliem egļu audzēm nosusinātās kūdras augsnēs Latvijā. Diemžēl K ienese sauszemes ekosistēmā pēdējās desmitgadēs ir samazinājusies. Sarkkola et al. dati (nepublicēti) parāda, ka mūsdienās boreālajā zonā, K izskalojoties no minerotrofiskas augsnes, egļu audzēm kūdras augsnēs (Nieminen et al., 2016), vidēji gadā tiek zaudēti 2 kg ha⁻¹ K. Tādējādi, iespējams, ka dabiskā K ienese nosusinātās kūdras augsnēs varētu nenosegt to K daudzumu, kas tiek zaudēts, K izskalojoties. Savukārt, kokiem augot un palielinoties to vajadzībai pēc K, nākotnē prognozējama K deficīta problēmas palielināšanās, kas varētu vēl nelabvēlīgāk ietekmēt egļu audžu vitalitāti un produktivitāti.

Mikroelementa B deficīts kokiem pasliktina primāro šūnu apvalku veidošanos, nelabvēlīgi ietekmē apikālo meristēmas šūnu attīstību un pārtrauc orgānu un visa auga strukturālo attīstību, izraisot vadošo dzinumus nokalšanu, negatīvi ietekmējot koku augšanu, koksnes kvalitāti, izturību pret aukstumu un sausumu (Lehto et al., 2010; Wang et al., 2015). Tā kā B tiek uzņemts reizē ar transpirācijas plūsmu, B pieejamību lielā mērā nosaka ūdens pieejamība augsnē (Thelin, 2000). Lai gan gada ūdens balance Latvijā ir pozitīva, kopumā nokrišņu sadalījums vasarā ir kļuvis nevienmērīgāks (Avotniece et al., 2010). Tādējādi ūdens nodrošinājums, kā arī paaugstināts

Ca saturs augsnē un nešķīstošu B savienojumu veidošanās, varēja izraisīt B deficītu egļu skujās.

Viens no galvenajiem augstas koksnes produktivitātes priekšnosacījumiem ir pietiekams N nodrošinājums. Lai arī mūsu rezultāti vairumā pētījuma vietu uzrādīja pietiekamu N daudzumu augsnē, N saturs egļu skujās raksturojams kā zems vai pazemināts, īpaši vidēji bojātu un bojātu egļu divus gadus vecām skujām. Kūdras augsnēs N galvenokārt ir organiskā formā, kas nav tieši pieejama augiem (Moilanen et al., 2010), tādējādi ievērojami ierobežot koku augšanu. N mineralizācijas ātrums ir atkarīgs no kūdras temperatūras, mitruma un mikroorganismu aktivitātes u.c. faktoriem, tāpēc īpaši aukstākā veģetācijas sezonā, tas var izraisīt nopietnu N deficītu augiem (Pietiläinen & Kaunisto, 2003).

Sēra dioksīda emisijas atmosfērā no 20. gs. 90-jiem gadiem visā pasaulē ir būtiski samazinājušās. Rezultātā ievērojami samazinājies arī S daudzums, kas nonāk meža ekosistēmā (Jonard et al., 2012). Šādos apstākļos S nodrošinājums koku vainagā ir ļoti atkarīgs no augsnē pieejamā S daudzuma augiem. Līdzīgi kā N gadījumā egļu pētījuma vietās kūdras augsnē, izņemot Olaini, netika konstatēts S deficīts. Tomēr organisko vielu, kuru sastāvā ietilpst arī S, mineralizācijas laiks un ātrums, visticamāk, neatbilst aktīvas barības elementu uzņemšanas un egļu augšanas periodam, kā rezultātā viedojas S deficīts egļu skujās. Arī citos pētījumos Eiropā ir norādīts uz zemu S saturu skujkoku skujās sakarā ar samazinātu S piegādi no atmosfēras (Pietrzykowski et al., 2013; Jonard et al., 2015, Talkner et al., 2019). Tāpēc ilgtspējīgai mežsaimniecības praksei hemi-boreālajā zonā būtu arvien vairāk jāņem vērā arī sēra deficīts.

Gandrīz visās pētījumu vietās tika konstatēts arī Cu deficīts un augsts Mn līmenis, kas ir izplatīta problēma kūdras augsnēs. Lai gan augsnes skābums veicina mikroelementu uzņemšanu (Mengel & Kirkby, 2001), zemais Cu līmenis kūdras augsnē izraisīja ievērojamu Cu deficītu egļu skujās neatkarīgi no egles vainaga vitalitātes līmeņa. Papildus traucētai apikālai dominencei, Cu deficīts var izraisīt arī tādus bojājumus kā neatgriezeniski saliektus un sagriezušos skujkoku stumbrus un zarus, tādējādi būtiski negatīvi ietekmējot audzes kvalitāti (Thelin, 2000; South et al., 2004). Neskatoties uz to, ka Cu parasti ir cieši saistīts ar organiskajām vielām augsnē, tādējādi ierobežojot augsnes diagnostikas ticamību, mūsu pētījumā izmantotā augsnes ķīmisko elementu ekstrakcijas metode (1 M HCl) arī norāda uz zemu Cu pieejamību kokiem. Turpretim, Mn koncentrācija skujās ievērojami pārsniedza eglei optimālo līmeni (līdz 500 mg kg⁻¹, Bergmann, 1988), negatīvi ietekmējot Fe : Mn attiecību skujās un, iespējams, tādējādi samazinot Fe uzņemšanu un akumulāciju eglēs. Jāatzīmē, ka egles spēj uzņemt Mn skābā augsnē, apstākļos ar augstu saturu un pieejamību, bez koncentrācijas ierobežojumiem (Kazda & Zvacek, 1989).

Lai gan Zn koncentrācija kūdras augsnēs bija optimāla un nebija būtisku atšķirību starp veselīgajām un bojātajām eglēm, Zn deficīts viengadīgās skujās tika konstatēts tikai bojātajām eglēm. Zn deficīts negatīvi ietekmē sausumizturību, bremzē augu metabolismu, samazina sēkļu veidošanos, augsīnu sintēzi u.c. fizioloģiski bioķīmisku procesu norisi, kā rezultātā veidojas vāji attīstīti zari, pastiprinās skuju atmirums, tādējādi veicinot koku defoliāciju.

Salīdzinot vidējo gadskārtu pieaugumu eglēm starp pētījuma vietām dažādos laika intervālos pēdējo desmit gadu laikā, konstatējamas atšķirības starp egļu audzēm Piejūras zemienē (Tīreļi, Olaine) un iekšzemē (Valka, Kalsnava, Birži): būtiski mazāki gadskārtu platumi un mazāks pieaugums salīdzinājumā ar iekšzemes pētījuma vietām bija pētījuma vietām piejūras zemienē. Tas lielā mērā saskan ar mūsu augsnes ķīmiskajiem un PCA rezultātiem, kas norāda uz augstāku barības elementu nodrošinājumu Valkā un Kalsnavā, savukārt kopumā zemāks P, K, S, Zn un B līmenis konstatēts Olainē un Tīrelī. Līdz ar to nelīdzsvarots barības elementu nodrošinājums kokiem veicināja vitalitātes zudumu (krāsas maiņa, defoliācija, atmirums) un samazinātu ikgadējo pieaugumu, kas bieži novērots vidēja vecuma egļu audzēm nosusinātās kūdras augsnēs. Arī Somijā (boreālā zona) pētījumi parāda, ka koku nodrošinājums ar barības elementiem nosusinātā purvā var mainīties atkarībā no klimatiskajiem un laika apstākļiem, kā arī no vietas ģeoloģiskās vēstures (Moilanen et al., 2010). Tā kā četras no pētītajām audzēm – Valka, Kalsnava, Tīreļi un Olaine – pēdējo gadu gadskārtu platums ir mazāks par 2 mm gadā, tās ir ieskaitāmas riska grupas audzēs (Zālītis, 2006).

Pētījuma rezultāti parādīja, ka gan pēdējo piecu, gan desmit gadu radiālais pieaugums egļu stumbram būtiski korelē ar defoliācijas un dehromācijas rādītājiem, kas iegūti 2018. gadā. Tas savukārt norāda uz to, ka augsnē jau ilgstoši ir trūkušas barības vielas, nav bijis līdzsvarots barības vielu nodrošinājums sistēmā augsne-augs un koki ilgstoši ir atradušies stresa stāvoklī, bet dzeltēšana kā ārējs vizuāli novērtējams indikators ir parādījies vēlāk.

Salīdzinot vainaga defoliācijas un dehromācijas saistību ar egļu stumbra koksnes pieaugumu pēdējo desmit gadu dažādos laika posmos, redzam, ka gadskārtu platumam ciešākas sakarības ir ar skuju zudumu vainagā jeb defoliāciju. Vainaga defoliācija, salīdzinot ar dehromāciju, signalizē par vides apstākļu stresu un pieauguma pakāpenisku samazināšanos. Jādomā, ka skuju iekrāsošanās starp gadiem, salīdzinot ar skuju zudumu, ir mainīgāks vides stresa indikators. Egles skuju pētījuma vietās var vainagā iekrāsoties dažādā apjomā jebkura vecuma un jebkura sociālā stāvokļa indivīdiem. Līdz ar to defoliācija ir stabilāks koka fizioloģiskā stāvokļa un vitalitātes jeb augšanas spējas rādītājs.

Lai gan vainaga nokalšana, blīvums, defoliācija, skuju krāsas maiņa, kā arī skuju/lapu ķīmiskais sastāvs ir labi zināmi koka vitalitātes rādītāji, mūsdienās tiek meklēti un pārbaudīti arī citi koku stāvokli raksturojoši parametri. Preventīvie pasākumi vides stresa ietekmes samazināšanai prasa īpašus marķierus, kas ļautu konstatēt/noteikt stresu gandrīz veselos kokos. Par fizioloģiskā stresa, ieskaitot barības elementu disbalansu, parametriem augiem var uzskatīt dažādus bioķīmiskos savienojumus, piemēram, arginīnu, malondialdehīdu, fenola savienojumus, superoksīda dismutāzi, fotosintēzes pigmentus, prolīnu u.c. rādītājus. Ir zināms, ka prolīna uzkrāšanās fenomens augos novērojams dažādos apstākļos, piemēram, sausums, palielināts sālainums, smago metālu piesārņojums u.c. faktori (Hayat et al., 2012; Cekstere et al., 2015; Jamnická et al., 2019). Tomēr līdz šim ir maz datu un informācijas par šī bioķīmiskā parametra saturu skujās un tā saistību ar egļu vitalitāti un nodrošinājumu ar barības elementiem. Saskaņā ar Song et al. (2016) novērojumiem barības elementu deficīts varētu kavēt prolīna sintēzi un traucēt tā metabolismu koku lapās. Savu-

kārt Simmleit et al. (1991) ziņoja, ka prolīna koncentrāciju skujās varētu izmantot kā stresa rādītāju, lai aprakstītu un monitorētu egļu vitalitāti. Mūsu pētījuma rezultāti atklāj, ka prolīns ir ticams biomarķieris, kam ir būtiska saistība ar egļu vainaga stāvokļa parametriem (vainaga krāsas maiņa un defoliācijas intensitātes pieaugums), stumbra koksnes ikgadējo pieaugumu, kā arī vairāku barības elementu saturu skujās – K, Fe, S, Cu un B deficītu. Prolīna satura pieaugums egļu skujās bija ļoti izteikts jau kokiem ar vidēji bojātu vainagu. Savukārt liecības par augsnes barības elementu nodrošinājuma līmeņa saistību ar prolīna saturu skujās konstatētas pētījumos Lietuvā par koksnes pelnu mēslošanas ietekmi parastās priedes audzēs, kas aug ar barības vielām nabadzīgās augsnēs. Pētījums parādīja, ka prolīna saturs skujās samazinājās, augsni ielabojojot ar koksnes pelniem, kuru sastāvā ietilpst vairāki barības elementi kā K, P, Ca un Mg (Ozolinčius et al., 2007), tādējādi netieši parādot prolīna iespējamo saistību ar barības elementu deficītu.

Prolīns kā nespecifisks marķieris būtu piemērots lauka pētījumos, kur koki bieži ir pakļauti vairākiem stresa faktoriem. Turpmākajos pētījumos būtu jākoncentrējas uz prolīna kā potenciālu agrīnā stresa marķieri eglēm. Daži pētījumi apliecina, ka iespējams konstatēt metabolisma izmaiņas, tai skaitā prolīna uzkrāšanos kokiem, piemēram, priedēm un ozoliem, reaģējot uz vides stresu, pirms vizuālie simptomi ir novērojami (Minocha et al., 2015). Lai gan šādi dati nav tiešs koku audzes produktivitātes un ilgtspējas prognozētājs, tie varētu būt noderīgi gan agrīnai stresa noteikšanai, gan ilgtermiņa meža koku vitalitātes monitorēšanai, jo īpaši saistībā ar barības elementu disbalansu, kas vairumā gadījumu tiek uzskatīta par stresu ar lēnu un pakāpenisku attīstību.

Analizējot un apkopojot vienvecuma egles plantācijas tipa stādījumu vitalitātes pētījumu datus, jāakcentē daži nozīmīgākie secinājumi.

1. Konstatētas reģionālas atšķirības starp Viduslatvijas zemienes (Tīreļi un Olaine) no vienas puses, un Austrumlatvijas un Tālavas zemienes (Valka, Kalsnava un Birži) plantācijas tipa egļu mežaudžu metabolisma procesiem, no otras puses. Augtene lielākā mērā ir eitroficējusies stiprāk urbanizētajā un klimata ziņā mērenākajā Tīreļu un Olaines ainavapvidū, salīdzinot ar iekšzemes Valkas, Kalsnavas un Biržu mežaudzēm. Par to liecina sugu sastāva atšķirības un Ellenberga indikatorvērtību (N, N + R) vektori. Tīreļos un Olainē ir neitrālāka augsne, intensīvāk norit kūdras mineralizācija. Tajā pat laikā Tīreļu un Olaines audzēs egļu skujās sintezējas prolīns, uzkrājas Fe, Ca, N, (bet ir būtisks K deficīts), ir nozīmīgs egļu īpatsvars ar lielu vainaga defoliāciju un dehromāciju, bet maziem pieaugumiem (šaurām gadskārtām). Augsnes virskārta Tīreļos un Olainē ir nabadzīga ar augiem uzņemamo barības elementu koncentrācijām – N, P, S, K, Zn, Mn, Fe, kas liecina par intensīvāku elementu iznesi un vielu apriti audzēs, kā arī kopumā par nelīdzsvarotāku mežaudzes un vides mijiedarbību.
2. Eglēm ar dzeltējošām skujām un izretinātiem vainagiem jau vairākus gadus saglabājas neliels pieaugums, indivīdi atrodas stresa stāvoklī ar traucētu barības vielu apriti. Par to liecina ciešā sakarība starp vainaga parametriem un vidējiem pēdējo piecu un desmit gadu gadskārtu platumiem.

3. Dažāda vecuma skujās atšķiras fizioloģiski svarīgu ķīmisko elementu koncentrācija. Viengadīgās skujās, salīdzinot ar divgadīgām, ir būtiski lielāka P, K, Zn, Cu un būtiski mazāka Ca, Mg, Fe, Mn, B koncentrācija.
4. Viena un divus gadus vecu skuju paraugos, kas ievākti no bojātām eglēm (stipri izretināts vainags un koši dzeltenas skujuas), salīdzinot ar vitālākām eglēm (nedaudz bojāts vainags un vāji iekrāsotas skujuas), ir statistiski būtiski mazāks K (vairāk nekā divas reizes), Ca, Zn, B un N daudzums, bet lielāks – Fe un Cu daudzums skujās.
5. Dažādā pakāpē bojātu egļu (veselas, vidēji veselas un slimas egles) sakņu zonā nav konstatētas statistiski būtiskas ķīmisko elementu koncentrāciju atšķirības, tas nozīmē, ka eglēm potenciāli pieejamo barības vielu krājumi augsnē visumā ir līdzīgi.
6. Nozīmīgākie egļu mežaudžu vitalitātes indikatori nosusinātās kūdras augtenēs ir egles vainagu defoliācija, dehromācija, koka gadskārtu vidējais platums pēdējos piecos (i5) un desmit (i10) gados, kā arī prolīna, kālija un dzelzs koncentrācija egļu skujās.

PATEICĪBA

Pētījums veikts ar Latvijas Universitātes bāzes un snieguma finansētā projekta “Ekoloģija un bioloģiskā daudzveidība” apakšprojekta “Dzīvo organismu bioloģiskie pētījumi pilsētas, lauku un ūdens ekosistēmās” finansiālu atbalstu (projekta Nr. AAP2016/B034, ZD2015/AZ81).

LITERATŪRA

- Ahmad, P., Ashraf, M., Hakeem, K.R., Azooz, M.M., Rasool, S., Chandna, R., Akram, N.A. 2014. Potassium starvation-induced oxidative stress and antioxidant defense responses in *Brassica juncea*. *Journal of Plant Interactions* 9: 1–9.
- Analytical Methods for Atomic Absorption Spectrometry. 2000. PerkinElmer Instruments LLC.
- Ashraf, M., Foolad, M. 2007. Roles of glycine betaine and proline in improving plant abiotic stress resistance. *Environmental and Experimental Botany* 59(2): 206–216.
- Avotniece, Z., Rodinov, V., Lizuma, L., Briede, A., Kļaviņš, M. 2010. Trends in the frequency of extreme climate events in Latvia. *Baltica* 23(2): 135–148.
- Bates, L.S., Waldren, R.P., Teare, I.D. 1973. Rapid determination of free proline for water-stress studies. *Plant Soil* 39: 205–207.
- Berger, T.W., Inselsbacher, E., Mutsch, F., Pfeffer, M. 2009. Nutrient cycling and soil leaching in eighteen pure and mixed stands of beech (*Fagus sylvatica*) and spruce (*Picea abies*). *Forest Ecology and Management* 258: 2578–2592.
- Bergmann, W. 1988. Ernährungsstörungen bei Kulturpflanzen. Gustav Fischer Verlag, Jena (In German).
- Błońska, E., Małek, S., Januszek, K., Barszcz, J., Wanic, T. 2015. Changes in forest soil properties and spruce stands characteristics after dolomite, magnesite and serpentinite fertilization. *European Journal of Forest Research* 134: 981–990.
- Caisse, G., Boudreau, S., Munson, A.D., Rochefort, L. 2008. Fertiliser addition is important for tree growth on cut-over peatlands in eastern Canada. *Mires and Peat* 3: 1–15.
- Cape, J.N., Freere-Smith, P.H., Paterson, I.A., Parkinson, J.A., Wolfenden, J. 1990. The nutritional status of *Picea abies* (L.) Karst. Across Europe, and implications for ‘forest decline’. *Trees – Structure and Function* 4(4): 211–224.
- Cekstere, G., Karlsons, A., Grauda, D. 2015. Salinity-induced responses and resistance in *Trifolium repens* L. *Urban Forestry and Urban Greening* 14(2): 225–236.

- Cekstere, G., Osvalde, A., Nollendorfs, N., Karlsons, A., Pormale, J., Zalītis, P., Snepsts, G., Minova, S., Jankevica, L., Laivins, M. 2018. Effects of fertilization on *Picea abies* stands situated on drained peat soils. *Agronomy Research* 16(1): 64–83.
- Cekstere, G., Osvalde, A. 2013. A study of chemical characteristics of soil in relation to street trees status in Riga (Latvia). *Urban Forestry and Urban Greening* 12(1): 69–78.
- Čekstere, G., Osvalde, A., Laiviņš, M. 2016. Mineral nutrition of young ash in Latvia. *Proceedings of the Latvian Academy of Sciences, Section B* 70(3): 138–149.
- Dierschke, H. 1994. *Pflanzensoziologie. Grundlagen und Methoden*. Stuttgart, Verlag Eugen Ulmer, 683 S.
- Ellenberg, H., Weber, H.E., Düll, R., Wirth, V., Werner, W., Paulissen, D. 1992. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropas. *Scripta Geobotanica* 18: 1–258.
- Finer, L. 1989. Biomass and nutrient cycle in fertilized and unfertilized pine, mixed birch and pine and spruce stands on a drained mire. *Acta Forestalia Fennica* 208.
- Halmschlager, E., Katzensteiner, K. 2017. Vitality fertilization balanced tree nutrition and mitigated severity of Sirococcus shoot blight on mature Norway spruce. *Forest Ecology and Management* 389: 96–104.
- Hare, P., Cress, W. 1997. Metabolic implications of stress-induced proline accumulation in plants. *Plant Growth Regulation* 21: 79–102.
- Hayat, S., Hayat, Q., Alyemen, M.N., Wani, A.S., Pichtel, J., Ahmad, A. 2012. Role of proline under changing environments: a review. *Plant Signaling & Behavior* 7(11): 1456–1466.
- Hoosbeek, M.R., van Breemen, N., Vasander, H., Buttler, A., Berendse, F. 2002. Potassium limits potential growth of bog vegetation under elevated atmospheric CO₂ and N deposition. *Global Change Biology* 8: 1130–1138.
- Jamnická, G., Fleischer, Jr. P., Konôpková, A., Pšidová, E., Kučerová, J., Kurjak, D., Živčák, M., Ditmarová, L. 2019. Norway spruce (*Picea abies* L.) provenances use different physiological strategies to cope with water deficit. *Forests*: 10, 651.
- Jonard, M., Fürst, A., Verstraeten, A., Thimonier, A., Timmermann, V., Potočić, N., Waldner, P., Benham, S., Hansen, K., Merilä, P., Ponette, Q., De la Cruz, A.C., Roskams, P., Nicolas, M., Croisé, L., Ingerslev, M., Matteucci, G., Decinti, B., Bascietto, M., Rautio, P. 2015. Tree mineral nutrition is deteriorating in Europe. *Global Change Biology* 21(1): 418–430.
- Jonard, M., Legout, A., Nicolas, M., Dambrine, E., Nys, C., Ulrich, E., Van der Perre, R., Ponette, Q. 2012. Deterioration of Norway spruce vitality despite a sharp decline in acid deposition: a long-term integrated perspective. *Global Change Biology* 18(2): 711–725.
- Kätzel, R., Landmesser, H., Löffler, S., Ringler, C.H., Hahn, R., Wienhaus, O. 2005. Needle contents of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) as biomarkers for assessment of vitality in comparison with the crown condition. *Phyton* 45(3): 117–137.
- Kazda, M., Zvacek, L. 1989. Aluminium and manganese and their relation to calcium in soil solution and needles in three Norway spruce (*Picea abies* L. Karst.) stands in upper Austria. *Plant and Soil* 114: 257–267.
- Klavina, D., Pennanen, T., Gaitnieks, T., Velmala, S., Lazdins, A., Lazdina, D., Menkis, A. 2016. The ectomycorrhizal community of conifer stands on peat soils 12 years after fertilization with wood ash. *Mycorrhiza* 26: 153–160.
- Kuuluvainen, T., Tahvonen, O., Aakala, T. 2012. Even-aged and uneven-aged forest management in boreal Fennoscandia: a review. *Ambio* 41: 720–737.
- Laiho, R., Sallantausta, T., Laine, J. 1999. The effect of forestry drainage on vertical distributions of major plant nutrients in peat soils. *Plant Soil* 207: 169–181.
- Lehto, T., Ruuhola, T., Dell, B. 2010. Boron in forest trees and forest ecosystems. *Forest Ecology and Management* 260: 2053–2069.
- Libiete, Z., Zālītis, P. 2007. Determining the growth potential for even-aged stands of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst). *Baltic Forestry* 13: 2–9.

- Lībiete, Z., Donis, J., Jansons, J., Zālītis, P. 2019. Egļu vienvecuma fīraudžu augšanas potenciāls un tā izmaiņas. Grām.: Jansons, J. (red.) *Vienvecuma egļu meži Latvijā*. Salaspils, Latvijas Valsts mežzinātnes institūts "Silava", 11.–54. lpp.
- Lomský, B., Šrámek, V., Novotný, R. 2013. The health and nutritional status of Norway spruce stands in the Krušné hory Mts. 15 years subsequent to the extreme winter of 1995/96. *Journal of Forest Science* 59(9): 359–369.
- Małek, S., Barszcz, J., Majsterkiewicz, K. 2012. Changes in the threat of spruce stand disintegration in the Beskid Śląski and Żywiecki Mts. in the years 2007–2010. *Journal of Forest Science* 58(12): 519–529.
- McCune, B., Grace, J.B. 2002. *Analysis of Ecological Communities*. MjM Software Design, Glenden Beach, Oregon.
- Meena, M., Divyanshu, K., Kumar, S., Swapnil, P., Zehra, A., Shukla, V., Yadav, M., Upadhyay, R.S. 2019. Regulation of L-proline biosynthesis, signal transduction, transport, accumulation and its vital role in plants during variable environmental conditions. *Heliyon* 5(12): e02952.
- Mengel, K., Kirky, E.A. 2001. *Principles of plant nutrition*. 5th edn. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, the Netherlands.
- Minocha, R., Turlapati, S.A., Long, S., McDowell, W.H., Minocha, S.C. 2015. Long-term trends of changes in pine and oak foliar nitrogen metabolism in response to chronic nitrogen amendments at Harvard Forest, MA. *Tree Physiology* 35: 894–909.
- Moilanen, M., Saarinen, M., Silfverberg, K. 2010. Foliar nitrogen, phosphorus and potassium concentrations of Scots pine in drained mires in Finland. *Silva Fennica* 44: 583–601, article id 129.
- Möttönen, M., Lehto, T., Rita, H., Aphalo, P.J. 2005. Recovery of Norway spruce (*Picea abies*) seedlings from repeated drought as affected by boron nutrition. *Trees* 19: 213–223.
- Nieminen, M., Laiho, R., Sarkkola, S., Penttilä, T. 2016. Whole-tree, stem-only, and stump harvesting impacts on site nutrient capital of a Norway spruce-dominated peatland forest. *European Journal of Forest Research* 135: 531–538.
- Nilsen, P., Abrahamsen, G. 2003. Scots pine and Norway spruce stands responses to annual N, P and Mg fertilization. *Forest Ecology and Management* 174: 221–232.
- Osvalde, A. 1996. *Smagie metāli – Pb, Hg, Ni, Sn – bioloģiskajos objektos Latvijā un to toksiskuma mazināšana, regulējot augu barošanu*. Disertācijas kopsavilkums. Latvijas Universitāte, Rīga.
- Ozolinčius, R., Varnagirytė-Kabašinskienė, I., Armolaitis, K., Gaitnieks, T., Buožytė, R., Raguotis, A., Skuodienė, L., Aleinikovienė, J. and Stakėnas, V. 2007. Short term effects of compensatory wood ash fertilization on soil, ground vegetation and tree foliage in Scots pine stands. *Baltic Forestry* 13(2): 158–168.
- Page, A.L., Miller, R.H., Keeney, D.R. (Eds.) 1982. Methods of soil analysis. Part 2. Chemical and microbiological properties. Wisconsin.
- Pietiläinen, P., Kaunisto, S. 2003. The effect of peat nitrogen concentration and fertilization on the foliar nitrogen concentration of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in three temperature sum regions. *Suo – Mires and Peat* 54(1): 1–13.
- Pietrzykowski, M., Woś, B., Haus, N. 2013. Scots pine needles macronutrient (N, P, K, CA, MG, and S) supply at different reclaimed mine soil substrates – as an indicator of the stability of developed forest ecosystems. *Environmental Monitoring and Assessment* 185(9): 7445–7457.
- (Riņķis, G.) Ринькис, Г.Я., Рамане, Х.К., Куницкая, Т.А. 1987. Методы анализа почв и растений. Зинатне, Рига.
- Ruņģis, D.E., Lībiete, Z., Korica, A., Katrevičs, J., Jansons, Ā., Veinberga, I., Jansons, J. 2019. Genetic diversity and differentiation of even-aged Norway spruce stands in Latvia. *Baltic Forestry* 25(1): 45–51.
- Ruoho-Airola, T., Alapiippola, B., Salminen, K., Varjoranta, R. 2003. An investigation of base cation deposition in Finland. *Boreal Environment Research* 8: 83–95.

- Saarsalmi, A., Tamminen, P. 2005. Boron, phosphorus and nitrogen fertilization in Norway spruce stands suffering from growth disturbances. *Silva Fennica* 39(3): 351–364, article id 373.
- Sarkkola, S., Ukonmaanaho, L., Nieminen, T.M., Laiho, R., Laurén, A., Finér, L., Nieminen, M. 2016. Should harvest residues be left on site in peatland forests to decrease the risk of potassium depletion? *Forest Ecology and Management* 374: 136–145.
- Schomaker, M.E., Zarnoch, S.J., Bechtold, W.A., Latelle, D.J., Burkman, W.G., Cox, S.M. 2007. *Crown-condition classification: A guide to data collection and analysis*. General Technical Report SRS-102. Asheville NC, US Department of Agriculture. Forest Service. Southern Research Station.
- Seneviratne, M., Rajakaruna, N., Rizwan, M., Madawala, H.M.S.P., Ok, Y.S., Vithanage, M. 2019. Heavy metal-induced oxidative stress on seed germination and seedling development: a critical review. *Environmental Geochemistry and Health* 41(4):1813–1831.
- Sharma, S., Verslues, P.E. 2010. Mechanisms independent of abscisic acid (ABA) or proline feedback have a predominant role in transcriptional regulation of proline metabolism during low water potential and stress recovery. *Plant, Cell and Environment* 33: 1838–1851.
- Simmleit, N., Herrmann, R., Wild, A., Forshner, W., Gartner, E., Eichhorn, J., Schulten, H.R. 1991. Selection of biological and chemical parameters indicating or affecting the vitality of Norway spruce. *Science of the Total Environment* 106: 195–219.
- Stivriņš, N. 2018. Pēdējā aplidojuma beigu posms un tā nogulumi. Grām.: Nikodemus, O., Kļaviņš, M., Krišjāne, Z., Zelčs, V. (red.) *Latvija. Zeme, Daba, Tauta, Valsts*. Rīga, Latvijas Universitātes Akadēmiskais apgāds, 73.–77. lpp.
- Šķiņķis, P. 1998. Tīreļu līdzenumi. Grēm.: Kavacs, G. (red.) *Enciklopēdija Latvijas Daba*. Rīga, Preses nams, 5. sēj., 219. lpp.
- Song, J., Markewitz, D., Liu, Y., Liu, X., Cui, X. 2016. The alleviation of nutrient deficiency symptoms in Changbai Larch (*Larix olgensis*) seedlings by the application of exogenous organic acids. *Forests* 7: 213.
- South, D.B., Carey, W.A., Johnson, D.A. 2004. Copper deficiency in pine plantations in the Georgia Coastal Plain. In: *Proceedings of the 12th biennial southern silvicultural research conference*. Gen. Tech. Rep. SRS-71 (ed. by Connor, K.F.). Asheville, NC: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Southern Research Station, pp. 387–390.
- Talkner, U., Riek, W., Dammann, I., Kohler, M., Göttlein, A., Mellert, K.H., Meiwes, K.J. 2019. Nutritional status of major forest tree species in Germany. Status and Dynamics of Forests in Germany. *Ecological Studies (Analysis and Synthesis)* 237 (ed. by Wellbrock, N., Bolte, A.). Springer, Cham.
- Thelin, G. 2000. *Nutrient imbalance in Norway spruce*. Ph.D. Thesis. Lund University, Lund, Sweden.
- Tripler, C.E., Kaushal, S.S., Likens, G.E., Walter, M.T. 2006. Patterns in potassium dynamics in forest ecosystems. *Ecology Letters* 9: 451–466.
- UN/ECE. 2006. *Manual on methods and criteria for harmonized sampling, assesment, monitoring and analysis of the effects of air pollution on forests. Part II Visual assesment of Crown Condition*. Hamburg and Prague.
- Wang, N., Yang, C., Pan, Z., Liu, Y., Peng, S. 2015. Boron deficiency in woody plants: various responses and tolerance mechanisms. *Frontiers in Plant Science* 6: 916.
- Westman, C.J., Laiho, R. 2003. Nutrient dynamics of drained peatland forests. *Biogeochemistry* 63: 269–298.
- Zālītis, P. 2006. *Mežkopības priekšnosacījumi*. Rīga, LVMI “Silava”, 217 lpp.
- Zālītis, P., Lībiete, Z. 2005. Priedes jaunaudžu augšanas potenciāls. *Latvijas Lauksaimniecības Universitātes Raksti* 14: 83–93.
- Zālītis, P., Špalte, E. 2002. Egļu jaunaudžu augšanas gaita. *Mežzinātne* 11: 3–12.
- Zelčs, V. 1994. Aknīkstes nolaidenumi. Grām.: Kavacs, G. (red.) *Enciklopēdija Latvijas Daba*. Rīga, Latvijas Enciklopēdija, 1. sēj., 37.–38. lpp.

Zelčs, V. 1994a. Aronas paugurlīdzenums. Grām.: Kavacs, G. (red.) *Enciklopēdija Latvijas Daba*. Rīga, Latvijas Enciklopēdija, 1. sēj., 67.–68. lpp.

Zelčs, V. 1998. Sedas līdzenums. Grām.: Kavacs, G. (red.) *Enciklopēdija Latvijas Daba*. Rīga, Preses nams, 5. sēj., 66.–68. lpp.

1. pielikums. Pētījuma vietu mežaudzes stāvu vaskulāro augu un sūnu sugu sastāvs, %

Appendix I. Composition of vascular plant and moss species in the forest stands of the study sites, %

Numurs p.k. Table number		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	
Apraksta laukums, m ² Relev area, m ²		340	280	150	400	225	324	225	288	144	400	225	340	225	288	288	
Koku stāva slēgums, % Cover of tree layer, %	Audzes stāvs Stand layer	50	45	55	50	35	55	85	75	70	65	70	65	70	65	70	Sastopamība, % Frequency, %
Krūmu stāva slēgums, % Cover of shrub layer, %		15	10	8	5	8	7	3	3	2	5	3	4	7	5	5	
Lakstaugu stāva segums, % Cover of herb layer, %		60	65	58	75	65	55	25	30	35	70	65	60	50	55	60	
Sūnu stāva segums, % Cover of moss layer, %		70	75	65	65	70	70	80	75	65	75	70	60	80	70	60	
Vieta Locality		Valka1	Valka2	Valka3	Birži1	Birži2	Birži3	Kalsn1	Kalsn2	Kalsn3	Tīrelī1	Tīrelī2	Tīrelī3	Olaine1	Olaine2	Olaine3	
Sugu skaits aprakstā Number of species		54	44	32	39	33	40	34	30	25	53	41	48	33	34	38	
		Koku stāvs / Trees layer, tl															
<i>Picea abies</i>	tl	30	40	45	50	35	55	75	70	70	65	70	65	70	65	65	100
	s1	3	1	.	.	1	+	.	.	+	1	.	+	.	+	.	53
	hl	1	2	3	+	+	+	+	.	+	+	+	+	+	+	+	93
<i>Betula pubescens</i> & <i>B. pendula</i>	tl	20	5	10	5	+	.	10	5	2	+	.	+	.	+	5	80
	s1	.	1	+	.	.	.	2	1	.	2	1	.	5	1	+	60
	hl	.	.	+	3	+	+	+	.	+	.	+	.	.	.	+	53
		Krūmu stāvs / Shrub layer, s1															
<i>Frangula alnus</i>	s1	7	5	2	5	6	6	+	2	1	3	3	2	3	2	3	100
<i>Sorbus aucuparia</i>	s1	1	3	+	+	+	.	.	2	1	1	+	1	+	1	+	87
<i>Salix cinerea</i>	s1	+	1	.	.	+	+	+	+	+	1	53
<i>Salix caprea</i>	s1	.	+	+	.	+	+	+	.	+	33
<i>Alnus glutinosa</i>	s1	+	+	+	.	+	.	27
<i>Rhamnus cathartica</i>	s1	+	.	.	+	1	+	27
		Lakstaugu stāvs / Herb layer, hl															
<i>Urtica dioica</i>	hl	5	6	8	5	8	3	1	2	+	3	5	2	4	3	5	100
<i>Deschampsia cespitosa</i>	hl	2	5	7	8	12	3	.	+	2	16	10	7	12	8	7	93
<i>Angelica sylvestris</i>	hl	+	+	.	+	2	.	+	1	+	2	3	5	1	+	1	87
<i>Dryopteris carthusiana</i>	hl	7	5	3	.	2	4	1	+	.	3	5	5	3	2	3	87
<i>Rubus idaeus</i>	hl	3	4	6	25	20	5	2	3	.	.	+	3	8	5	3	87
<i>Stellaria media</i>	hl	2	1	.	.	1	3	+	1	2	5	4	1	+	.	+	80
<i>Veronica chamaedrys</i>	hl	3	4	5	4	5	2	2	+	3	1	3	3	.	.	.	80
<i>Anthriscus sylvestris</i>	hl	3	4	5	2	4	.	.	.	+	3	2	.	1	5	+	73
<i>Athyrium filix-femina</i>	hl	+	1	2	.	+	3	1	2	.	.	.	2	+	2	+	73
<i>Viola palustris</i>	hl	12	14	12	15	10	2	5	3	.	.	+	.	3	.	4	73
<i>Geum rivale</i>	hl	8	6	4	.	.	+	4	3	1	5	7	5	.	.	.	67
<i>Mycelis muralis</i>	hl	+	.	+	1	.	+	1	+	.	+	+	.	+	.	+	67
<i>Potentilla erecta</i>	hl	+	1	.	+	+	3	.	.	+	.	.	+	.	+	+	60
<i>Galium palustre</i>	hl	.	+	+	+	.	+	+	.	5	3	+	.	+	.	+	60
<i>Dryopteris cristata</i>	hl	+	.	.	3	.	+	1	.	+	.	.	+	1	.	+	53
<i>Festuca rubra</i>	hl	15	15	9	10	4	2	3	.	.	2	.	53
<i>Galeopsis tetrahit</i>	hl	1	+	.	.	.	1	+	+	.	3	2	.	.	.	+	53
<i>Galium album</i>	hl	+	1	+	2	.	2	.	.	+	.	.	+	.	.	+	53
<i>Calamagrostis epigeios</i>	hl	.	2	.	+	1	2	+	10	15	14	53
<i>Cirsium oleraceum</i>	hl	.	.	.	+	+	2	4	3	2	+	+	53
<i>Lysimachia vulgaris</i>	hl	.	+	.	+	.	.	+	+	.	1	3	+	.	.	.	47
<i>Calamagrostis canescens</i>	hl	.	.	+	.	.	.	2	+	.	10	12	10	.	.	+	47
<i>Carex nigra</i>	hl	1	2	+	.	1	.	+	.	.	+	40

<i>Oxalis acetosella</i>	hl	.	.	.	+	.	+	.	.	+	.	.	.	5	2	3	40
<i>Myosoton aquaticum</i>	hl	.	.	.	+	.	.	+	.	.	8	5	+	.	.	.	40
<i>Glechoma hederacea</i>	hl	.	.	.	+	.	+	+	2	3	3	40
<i>Agrostis stolonifera</i>	hl	3	+	.	.	.	+	2	+	.	.	.	33
<i>Melampyrum polonicum</i>	hl	2	+	.	2	+	.	+	.	.	.	33
<i>Ranunculus repens</i>	hl	2	+	+	+	+	33
<i>Solidago virgaurea</i>	hl	.	+	.	+	.	2	.	.	.	+	.	+	.	.	.	33
<i>Agrostis tenuis</i>	hl	.	.	.	+	3	.	+	+	.	.	.	33
<i>Maianthemum bifolium</i>	hl	.	.	.	2	.	+	.	.	.	+	.	.	+	.	.	33
<i>Phragmites australis</i>	hl	3	1	.	2	2	+	33
<i>Cirsium palustre</i>	hl	1	1	2	+	.	.	.	27
<i>Galeopsis bifida</i>	hl	+	.	+	+	.	+	27
<i>Agrostis canina</i>	hl	+	+	.	+	.	.	+	.	27
<i>Lycopus europaeus</i>	hl	.	.	.	+	+	+	1	.	.	.	27
<i>Stellaria palustris</i>	hl	.	.	.	+	.	.	+	+	.	+	27
<i>Artemisia vulgaris</i>	hl	+	.	.	.	1	.	+	.	+	.	27
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	hl	+	.	+	+	+	.	.	27
<i>Scutellaria galericulata</i>	hl	+	.	1	+	+	.	.	.	27
<i>Elymus caninus</i>	hl	+	+	2	.	.	.	20
<i>Eupatorium cannabinum</i>	hl	1	.	+	.	+	.	20
<i>Molinia caerulea</i>	hl	+	1	2	.	20
<i>Viola tricolor</i>	hl	+	+	1	20
<i>Galium uliginosum</i>	hl	+	.	+	+	20
<i>Moehringia trinervia</i>	hl	+	+	.	+	.	.	.	20
<i>Geranium robertianum</i>	hl	2	+	.	+	20
<i>Rumex acetosa</i>	hl	.	+	.	+	+	20
<i>Stellaria graminea</i>	hl	.	+	2	.	3	.	.	.	20I
<i>Valeriana officinalis</i>	hl	.	+	+	+	20
<i>Luzula pilosa</i>	hl	+	.	.	.	+	.	+	.	.	.	20
<i>Rubus saxatilis</i>	hl	+	.	.	.	1	+	20
<i>Trientalis europaea</i>	hl	+	+	.	+	.	.	20
Sūnu stāvs / Moss layer, ml																	
<i>Brachythecium oedipodium</i>	ml	25	15	12	28	15	10	15	10	5	+	5	8	20	10	15	100
<i>Hylocomium splendens</i>	ml	20	35	30	2	30	35	15	5	20	30	25	20	10	15	15	100
<i>Pleurozium schreberi</i>	ml	15	20	25	38	15	10	50	45	40	40	35	20	30	35	25	100
<i>Plagiomnium cuspidatum</i>	ml	10	5	+	.	10	15	+	2	+	.	.	5	12	10	1	80
<i>Climacium dendroides</i>	ml	1	1	2	.	1	.	+	2	.	.	2	3	.	.	1	60
<i>Polytrichum commune</i>	ml	.	.	+	.	.	.	+	3	+	1	2	3	.	.	.	47
<i>Cirriphyllum piliferum</i>	ml	1	2	.	.	.	2	2	4	.	+	.	40
<i>Plagiomnium affine</i>	ml	+	.	2	1	3	2	+	40
<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i>	ml	3	+	.	5	+	5	33
<i>Rhytidiadelphus squarrosus</i>	ml	5	4	3	.	+	27
<i>Plagiomnium undulatum</i>	ml	+	.	.	.	+	10	20
<i>Plagiomnium ellipticum</i>	ml	3	5	2	.	20

Retas sugas / Rare species:

Krūmu stāvs / Shrub layer: *Viburnum opulus* +(2,10), *Populus tremula* +(9,10), *Euonymus europaeus* +(1), *Pinus sylvestris* +(1) *Corylus avellana* +(4);

Lakstaugu stāvs / Herb layer: *Impatiens noli-tangere* 2(1), 1(2), *Vaccinium uliginosum* +(1,2), *Vicia cracca* +(1,3), *Quercus robur* +(1,4), *Paris quadrifolia* +(1,6), *Mercurialis perennis* +(4,6), *Epilobium montanum* +(10,11), *Carex echinata* 1(10), +(12), *Vaccinium myrtillus* +(13), 2(15), *Crepis paludosa* +(1), *Poa pratensis* +(1), *Veronica longifolia* +(1), *Cerastium holostoides* +(7), *Solanum dulcamara* +97), *Equisetum sylvaticum* +(10), *Milium effusum* 1(10), *Poa palustris* +(10), *Senecio vulgaris* +(10), *Solidago canadensis* +(13);

Sūnu stāvs / Moss layer: *Aulacomnium palustris* 2(1), 1(10), *Dicranum polysetum* 5(4), 5(6), *Plagiochila asplenoides* 10(13), 1(14), *Ptilium crista-castrensis* +(10).