

LATVIJAS UNIVERSITĀTE  
BIOLOĢIJAS FAKULTĀTE  
BOTĀNIKAS UN EKOĢIJIJAS KATEDRA

PARASTĀS MELLENES *Vaccinium myrtillus* (L.) RAMETU  
VECUMA UN IZMĒRU STRUKTŪRAS SALĪDZINĀJUMS  
DAŽĀDA VECUMA MĒTRĀJU AUDZĒS SLĪTERES  
NACIONĀLĀ PARKA TERITORIJĀ UN TĀ APKĀRTNĒ

Maģistra darbs

Autors: Diāna Jansone

Stud. Apl. Nr. dj16012

Darba vadītāji: Dr. silv. Āris Jansons

Dr. biol. Didzis Elferts

Konsultante: Msc. biol. Linda Robalte

RĪGA 2018

## KOPSAVILKUMS

Mellene ir sīkrūmu suga, kas ir viena no biežāk sastopamajām zemsedzes veģetācijas sugām boreālo mežu ekosistēmās, tomēr tā netiek pietiekami novērtēta. Mellene pozitīvi ietekmē bioloģisko daudzveidību, un tās klātbūtne ir viens no rādītājiem par mežu augšanas apstākļu bagātināšanos. Līdzīgi kā kokiem arī mellenes gadskārtas sniedz informāciju par apstākļiem konkrētajā teritorijā, taču par īsāku laika periodu.

Par pētījuma vietu izvēlēts Slīteres nacionālais parks un tā apkārtnē, jo tajā pārstāvēti dažāda vecuma mētrāji, kā arī tādēļ, ka noteiktā Slīteres nacionālā parka teritorijā iepriekš veidojies degums. Šajā teritorijā kopumā izveidots 21 parauglaukums (10 x 10m). Seši parauglaukumi izveidoti jaunaudzēs (13 – 21 gadu vecās), pārējie parauglaukumi izveidoti mētrāju audzēs vecumā no 42 līdz 257 gadiem. Katrā no parauglaukumiem pēc noteiktas shēmas izveidoti pieci 1 x 1 m lieli parauglaukumiņi, kuros noteica veģetācijas procentuālo segumu un sugu sastāvu, pa diagonāli ievāca trīs melleņu rametu paraugus. Iegūtos rametu paraugus apstrādāja laboratorijā, mērīja diametru, augstumu, kā arī noteica vecumu. Lai analizētu veģetācijas atšķirības, izmantota DCA analīze. Bet, lai noskaidrotu mežaudzes vecuma ietekmi uz mellenes rametu parametriem, izveidots lineārs jaukta efekta modelis.

Pētījumā secināts, ka veģetācija starp dažāda vecuma mētrāju audzēm neatšķiras. Turpretī mellenes projektīvais segums atšķiras un tam ir statistiski būtiska pozitīva saistība ar mežaudzes vecumu. Tāpat mežaudzes vecums pozitīvi ietekmē arī melleņu rametu parametrus – diametru, augstumu, vecumu. Tomēr, pieaugot mežaudzes vecumam, samazinās iespējamība, ka parauglaukumā būs trīs līdz piecus gadus vecas mellenes, kurām vērojama visintensīvāka jaunu klonu veidošana. Jaunaudzju veģetācijā novērojama grupēšanās divās daļās, attiecīgi veģetācija degušajās un veģetācija nedegušajās audzēs. Nav novērojamas būtiskas atšķirības mellenes projektīvajam segumam starp abu veidu mežaudzēm. Mellenes rametu diametri starp abām grupām būtiski neatšķiras, bet augstums un vecums būtiski atšķiras.

Maģistra darbs izstrādāts Latvijas Universitātes, Bioloģijas fakultātes, Botānikas un ekoloģijas katedrā un Latvijas Valsts mežzinātnes institūtā "Silava". Darbs izstrādāts laika posmā no 2016. gada augusta līdz 2018. gada maijam.

Atslēgas vārdi: *Vaccinium myrtillus*, sīkrūmi, rametu parametri, melleņu vecums, veģetācijas segums, meža ugunsgrēki

## SUMMARY

Bilberry is a dwarf shrub that is one of the most abundant species on ground vegetation in boreal forest ecosystems, however it is not enough valued. It has a positive impact on species biological diversity and its presence is one of the indicators for enrichment in growing conditions (Bryant 1983). Similar to trees bilberry annual rings provide information about conditions in specific territory, nevertheless about shorter period of time (Schwingruber, Poschold 2005).

Slitere national park and its surrounding was chosen as a study area because of the various aged *Vacciniosa* stands found in this territory. Also because of the forest fire which affected part of its territory. In total 21 plots (10 x 10 m) were made. Six of them were established in *Vacciniosa* young stands (13 – 21 years old), the rest of them were established in *Vacciniosa* stands with age ranging from 42 to 257 years. In each of the sampling plots five subplots were made based on specific scheme. In each subplot vegetation cover (%) and specie composition was determined. Diagonally three bilberry ramet samples were collected. Samples were processed in laboratory, measured the diameter, height and determined the age. DCA ordination analysis was used to determine differences in vegetation between sites. Generalized mixed linear model was made, to determine forest age influence on bilberry ramet parameters.

This study finds that vegetation between different aged *Vacciniosa* stands do not differ. Whereas bilberry cover (%) differs and has a positive correlation with the stand age. Likewise forest stand age positively affects bilberry ramet parameters – diameter, height, age. Yet increased forest stand age decrease presence possibility of three to five year old bilberry ramets which have the most intensive formation of new clones. In young stands vegetation groups into two parts, respectively vegetation in burned and unburned stands. Significant differences in bilberry cover between both stand types were not observed.

Master's Thesis was established in University of Latvia, Faculty of Biology, at the department of Botany and Ecology and in Latvian State Forest Research Institute “Silava” from May 2016 till May 2018.

Keywords: *Vaccinium myrtillus*, dwarf shrubs, ramet parameters, bilberry age, vegetation cover, forest fires

# SATURS

IEVADS .....	5
1. LITERATŪRAS APSKATS.....	6
1.1. Parastās mellenes ekoloģija .....	6
1.2. Parastās mellenes morfoloģija.....	6
1.3. Parastās mellenes vairošanās .....	7
1.4. Parastās mellenes socioekonomiskā un bioloģiskā nozīme.....	8
1.5. Abiotisko, biotisko un antropogēno faktoru ietekme uz mellenes augšanu un attīstību	9
1.5.1. Mežsaimnieciskā darbība .....	9
1.5.2. Ieplūstošās gaismas daudzums.....	10
1.5.3. Sniega segas biezums.....	11
1.5.4. Mežu ugunsgrēki .....	12
1.5.5. Dzīvnieku barošanās ietekme .....	13
2. MATERIĀLS UN METODES .....	14
2.1. Pētījuma vietas raksturojums .....	14
2.2. Pētāmo audžu raksturojums un paraugu ievākšana.....	15
2.3. Paraugu apstrāde un mērīšana .....	17
2.4. Datu apstrādes metodes .....	20
3. REZULTĀTI.....	21
3.1. Dažāda vecuma mežaudžu raksturojums .....	21
3.2. Jaunaudžu raksturojums.....	26
4. DISKUSIJA.....	32
4.1. Dažāda vecuma mežaudzes .....	32
4.2. Degušās un nedegušās jaunaudzes.....	35
SECINĀJUMI .....	39
PATEICĪBAS.....	40
LITERATŪRAS SARAKSTS .....	41
PIELIKUMS .....	49

## IEVADS

Latviju uzskata par vienu no mežainākajām Eiropas valstīm, tādēļ mežus var uzskatīt par vienu no tās galvenajām vērtībām (Anonīms 2018). Par tās galveno resursu uzskata koksni, tomēr svarīgi ir arī meža sniegtie nekoksnes resursi. Mežs ir gan svarīga dzīvotne, gan pārtikas ieguves avots, gan arī nozīmīga vieta rekreācijai. Meža zemsedzē atrodamas daudzas vērtīgas sugas, tomēr galvenokārt uzmanība tiek pievērsta retajām un aizsargājamajām sugām. Svarīgi būtu pētīt arī plaši izplatītās sugas, jo tām piemīt ekosistēmas līmeņa nozīme (Hooper et al. 2005). Viena no šādām sugām ir melle. Tā izveido lielu ikgadējo biomasu (Havas, Kubin 1983) un akumulē daudz humusa (Jäderlund et al. 1996). Tāpat tā ir svarīga barības bāze dzīvniekiem, to skaitā arī īpaši aizsargājamām sugām, piemēram, rubenim (Tommervik et al. 2004), tādēļ ir nozīmīgi veikt pētījumus par šo sugu. Noskaidrojot mellenes rametu parametru dimensiju un seguma saistību ar mežaudzes vecumu ir iespējams spriest par tai piemērotākajiem apstākļiem un, veicot mežizstrādi, ņemt vērā tās prasības. Būtisks iemesls melleņu pētniecībai Latvijā ir arī maz iepriekš veiktie pētījumi saistībā ar sīkkrūmiem, tādēļ arī fundamentāla informācija ir uztverama kā vērtīga.

**Darba mērķis:** noskaidrot, vai mežaudzes vecums ietekmē melleņu rametu vecumu, izmērus un segumu, kā arī noskaidrot mežu ugunsgrēku ietekmi uz rametu parametriem jaunaudzēs.

### **Darba uzdevumi:**

1. Raksturot veģetāciju ierīkotajos parauglaukumiņos
2. Raksturot melleņu rametu augstumu, diametru, vecumu un segumu dažāda vecuma mētrājos Slīteres Nacionālā parka teritorijā un tā apkārtnē
3. Noskaidrot, vai vecākās mežaudzēs augušie melleņu rameti ir vecāki un ar lielākām dimensijām
4. Noskaidrot melleņu rametu ar intensīvāko atjaunošanos sastopamības biežumu
5. Veikt rametu izmēru dimensiju un segumu salīdzināšanu degušās un nedegušās jaunaudzēs

**Hipotēze:** Pieaugot mežaudzes vecumam, pieaug melleņu rametu parametru lielumi. Meža ugunsgrēks uzskatāms par labvēlīgu traucējumu melleņu attīstībā.

# 1. LITERATŪRAS APSKATS

## 1.1. Parastās mellenes ekoloģija

Parastā melle ir daudzgadīgs, vasarzaļš sīkkrūms, kas ir plaši izplatīts Eirāzijas boreālajos mežos (Hultén, Fries 1986). Visbiežāk suga aug vidēji auglīgos mežos, kuros kokaudzes pirmajā stāvā dominē parastā egle *Picea abies* un parastā priede *Pinus sylvestris*, tomēr suga sastopama arī tai netipiskākos augšanas apstākļos, piemēram, izcirtumos, ja tā ir nodrošināta ar pietiekamu ūdens daudzumu (Janke 1970, Nestby et al. 2011). Sausieņu rindas meža tipos – mētrājā, lānā un damaksnī melle ir raksturīga zemsedzes suga (Cajander 1926, Berķis u. c. 2003). Dažos meža tipos tā ir kā dominējošā zemsedzes suga, kas aizņem lielas platības (Miina et al. 2009). Pateicoties mikorizas veidošanai ar sēnēm un klonālai augšanai, suga var būt sastopama arī mežos ar zemu auglību, jo sēnes palīdz uzņemt vairāk minerālvielu, ko bez simbiotiskajām attiecībām nebūtu iespējams uzņemt (Frak, Jean-Francois 2002). Mellenes sakņu virsma nespēj uzņemt no augsnes vajadzīgo slāpekļa daudzumu, bet ar mikorizas palīdzību vajadzīgās barības vielas ir iespējams pārvietot efektīvāk tieši no augsnes uz saimniekorganismu (Jongmans et al. 1997).

## 1.2. Parastās mellenes morfoloģija

Melleni uzskata par plastisku sugu un tās morfoloģija var būt mainīga atkarībā no abiotisko faktoru ietekmes. Piemēram, mainoties gaismas apstākļiem un ūdens pieejamībai, primāri mainās mellenes ķīmiskais sastāvs, kas noved pie morfoloģiskām izmaiņām (Atlegrim, Sjöberg 1996), bet, piemēram, paaugstināta gaisa temperatūra samazina sīkkrūma kopējo biomasu (Gerdol et al. 2012).

Mellenes sasniedz 5 – 90 cm augstumu. Tās stublājs ir taisns ar ložņājošiem pazemes rizomiem, no kuriem vertikālā virzienā caur minerālaugsnei aug saknes (Eriksson, Froberg 1996, Frak, Jean-Francois 2002). Rizomi atrodas 15 – 20 cm dziļā augsnes slānī un to plašā horizontālā augšana un simpodiālā zarošanās veicina strauju mellenes izplatību (Heath et al. 1938). Izteikta rizoma augšana un zarošanās ir vērojama tieši pavasarī un rudenī, jaunie rizomi veidojas martā – aprīlī. No rizoma veidojas auga virszemes daļas ar šķautņainiem zariem, pie kuriem piestiprinātas nelielas gaiši zaļas olveidīgas lapas ar tīklveida dzīslējumu. Lapām zāģzobaina mala un smails lapas gals (Vimba 2014, Kļaviņš 2015).

Jaunie (viengadīgie) dzinumi ir stāvi, zaļi, ar izteikti trīsstūrainām zaru šķautnēm, pie kuriem piestiprinātas divas līdz trīs lapu rindas. Dzinumi un lapas ir kailas, tos nesiedz matiņu kārtā, kas ir viena no pazīmēm kā melleni atšķirt no citiem sīkkrūmiem (Flower-Ellis 1971).

Vecākos dzinumus (>1 gads) iespējams atšķirt pēc cilindriskās formas un pārkoksnējušā stumbra. Mellene zied maijā, ziediem ir zvanveida forma, un to krāsa variē no baltas līdz sarkanai (Eriksson, Froborg 1996). Ziedi veidojas jauno zaru sānos, lapu žāklēs pa vienam, vai pa pāriem (Ritchie 1956, Vimba 2014). Oga veidojas četras nedēļas pēc apputeksnēšanās un nogatavojas augustā (Ritchie 1956, Kļaviņš 2015).

### 1.3. Parastās mellenes vairošanās

Mellene spēj vairoties gan ģeneratīvi, gan veģetatīvi (Jacquemart, Thompson 1996), no kuriem galvenais veids ir vairošanās ar rizomiem, kā rezultātā rodas populācijas ar variējošu rametu skaitu un izmēru (Tolvanen, Laine 1997, Albert et al. 2004). Par rametu sauc individuālu virszemes dzinumumu, kas zarojas no augsnē esošā horizontālā rizoma (Shevtsova et al. 1995). Augiem, kas izplatās šādā veidā, ir raksturīga apaļu un lokveidīgu laukumu veidošana zemsedzē. Laukumi bieži vien ir veidojušies no viena ģeneta, un to diametrs sasniedz pat 15 m (Ritchie 1956, Flower-Ellis 1971). Atkarībā no biotopa kurā augs aug, gada radiālais pieaugums mellenes veidotajiem laukumiem atšķiras, piemēram, tūrelī tie ir pieci līdz desmit centimetri (Ritchie 1955). Šādos laukumos izveidoto ceru dēļ ir grūti identificēt ģenētiski individuālus organismus, jo tie šķiet kā viens īpatnis, tomēr bieži vien cers sastāv no vairākiem genotipiski dažādiem rametiem (Albert et al. 2004).

Mellenes rizomi augsnē aug pat 45 cm dziļumā, tie aug simpodiāli un veido tīklu (Heath et al. 1938), tomēr zinātnieku novērojumi liecina, ka galvenokārt tie sastopami līdz 10 cm dziļumam (Tolvanen 1994). Vecākie rizomi bieži ir deformēti, vairāk zaroti, tumši brūni un suberizēti, turpretī jaunie ir rozā, klāti ar brūnām zvīņām (Heath et al. 1938) un to saknes ir ļoti smalkas un parasti atrodamas humusa slāņa augšpusē (Flower-Ellis 1971). Jaunie rameti veidojas no rizomiem, kas jaunāki par 15 gadiem un lai arī mellenes rameti spēj sasniegt pat 100 gadu vecumu, pēc 15 gadu sasniegšanas jaunie rameti veidojas reti (Albert et al. 2004). Lai arī dominējošā ir vairošanās ar rizomiem, tomēr iespējama arī vairošanās ar sēklām jeb ģeneratīvā vairošanās (Ritchie 1955, Flower-Ellis 1971). Vairojoties ar rizomiem jeb klonālās vairošanās gadījumā, katrs jaunais ramets ir ģenētiski identisks ģenetam, bet, vairojoties ar sēklām, genotipi atšķiras. Lai vairotos, vajadzīgās sēklas veidojas mellenes ogās, kas savukārt veidojas gan pašapputes, gan svešapputes ceļā, tomēr lielāks skaits sēklu ir atrodams ogās, kuras veidojušās svešapputes ceļā (Nuortila et al. 2006). Vienā mellenes ogā veidojas aptuveni 25 – 40 sēklu, no tām pilnībā nobriest aptuveni 18 sēklas. Sēklu izplatībā būtiski ir dzīvnieki, kas patērē mellenes ogas, tādā veidā mellenes sēklas izplatās tālāk, un veidojas ģenētiski daudzveidīgāka populācija, tomēr mellenes šādā veidā vairojas reti (Ritchie 1956, Flower-Ellis 1971).

#### 1.4. Parastās mellenes socioekonomiskā un bioloģiskā nozīme

Mellene ir plaši pielietojams augs, kas ir gan bioloģiski, gan ekonomiski vērtīgs. Mūsdienās mellenes pielietojums ir daudzveidīgs, to plaši pielieto medicīnā un pārtikā. No socioekonomiskā viedokļa tā ir svarīga cilvēkiem, bet no bioloģiskā viedokļa tā ir svarīga barības bāze lielam skaitam dzīvnieku (Featherstone 2002, Wegge, Karstdalen 2008). Mellenes ir viens no galvenajiem barības avotiem alņiem *Alces alces* un briežiem *Cervus elaphus*. Ar mellenes zaļo biomasu barojas arī dažādi putni, piemēram, baltirbe *Lagopus lagopus*, baltais rubenis *Lagopus mutus* un rubenis *Tetrao tetrax* (Tommervik et al. 2004). Dažādās sezonās putni ir specializējušies pārtikt no dažādām mellenes daļām, piemēram, ziemas periodā putni barojas ar stublājiem un pumpuriem, vasarā un pavasarī ar lapām, bet vasaras nogalē ar mellenes ogām (Featherstone 2002).

Mellene ir vērtīgs resurss ne vien dzīvniekiem, bet arī cilvēkiem. Daudzās valstīs, tostarp Somijā, nosakot meža vērtību agrāk uzskaitīja tikai koku materiālo vērtību, tomēr mūsdienās arvien vairāk tiek pieskaitīta arī sīkkrūmu potenciālā vērtība (Kangas 1998). Somijā ar ogošanu nodarbojas 65 % - 90% iedzīvotāju, Ziemeļu valstīs ik gadu salasa vairāk nekā 100 miljonus kilogramu mellenes ogu (Saastamoinen et al. 2000), kas norāda uz to, ka ogošana ir nozīmīgs iedzīvotāju hobijs, un iespējams, arī papildus peļņas avots (Kangas, Markkanen 2001). Mellenes ir svarīgas ne vien kā resurss, kuru iegūst no meža, bet arī kā būtisks meža ekosistēmas veidotājs. Sīkkrūmu slānis, kuru veido arī mellenes, palielina biotopa bioloģisko daudzveidību, jo mežā esošās sugas tiek nodrošinātas gan ar papildus mikrobiotopu, gan pārtikas ieguves avotu (Welch et al. 1994 cit. pēc Nin et al. 2017). Tomēr mellenes klātbūtne var ne vien palielināt sugu skaitu biotopā, bet arī ierobežot kādas sugas izplatību. To klātbūtne mežaudzes zemsedzē negatīvi ietekmē egļu sējeņu izdzīvotību un augšanu. Tā iemesls ir savstarpējā konkurence par augsnē esošajiem resursiem, kā arī mellenes sakņu izdalītās vielas, kas kavē egļu sēkļu dīgšanu un sējeņu augšanu (Jäderlund et al. 1997). Tādēļ var apgalvot, ka mellene daļēji spēj ietekmēt audzē esošo koku sastāvu, pateicoties sakņu izdalītajām iedarbīgajām vielām.

Iedarbīgas vielas ir iespējams atrast jebkurā mellenes augu daļā, tomēr izteikti daudz vērtīgu vielu satur mellenes ogas, kas tiek plaši pielietotas medicīnisko preparātu izveidē. Tās ir būtisks cukuru, vitamīnu, minerālvielu un anticianīnu avots. Tādēļ tās pielieto gan sirds slimību, gan arī dažādu kancerogēnu slimību ārstēšanas, gan redzes uzlabošanas medikamentos (Neto 2007).

## **1.5. Abiotisko, biotisko un antropogēno faktoru ietekme uz mellenes augšanu un attīstību**

### **1.5.1. Mežsaimnieciskā darbība**

Mežsaimnieciskā darbība ietekmē lielāko daļu boreālo mežu platības (Nielsen et al. 2007). Arvien vairāk dabisko traucējumu sāk aizstāt cilvēka mežsaimnieciskā darbība, iekļaujot tajā kailcirti, augsnes sagatavošanu, koku stādu stādīšanu un retināšanu. Mūsdienu mežsaimniecībā viens no galvenajiem apsaimniekošanas veidiem ir kailciršu veidošana (Hannerz, Hanell 1997), tā rezultātā mūsdienu boreālie meži galvenokārt sastāv no jaunām vienāda vecuma un izmēra eglēm vai priedēm (Nielsen et al. 2007). Uzskata, ka mellene ir izturīga pret fiziskiem bojājumiem, pateicoties pazemes daļās uzkrātajām oglekļa un barības vielu rezervēm (Pakonen et al. 1998). Tomēr pētījumi rāda, ka mežizstrāde var ietekmēt mellenes augšanu un vairošanos gan pozitīvi, gan negatīvi, gan arī neietekmēt nemaz (Bergstedt, Milberg 2001, Nielsen et al. 2007, Nybakken 2013).

Izveidojot kailcirti, strauji izmainās barības vielu pieejamība, uzlabotie gaismas apstākļi palielina fotosintēzes intensitāti un tādējādi ietekmē oglekļa rezerves, bet izcirstie koki palielina barības vielu pieejamību (Palviainen et al. 2005). Tomēr palielinātais gaismas daudzums var izraisīt augā stresu un samazināt barības vielu transportu viena ģeneta ietvaros, īpaši, ja ģeneta savstarpējās klonālās daļas ir mehāniski bojātas (Nybakken 2013). Tā kā, veicot mežizstrādi, mellenes pazemes daļas tiek bojātas, tad sagaidāms, ka šāda apstrāde mellenes vairošanos ietekmē negatīvi.

Tomēr zinātniskajā literatūrā viedokļi par mežizstrādes ietekmi uz mellenes augšanu un vairošanos ir dažādi. Piemēram, Nielsen et al. (2007) pētījumā noskaidrots, ka kailcirtē izveidojušies apstākļi būtiski ietekmē mellenes augšanu un izdzīvotību, bet ne to vairošanās sekmes. A. Tolvanen (1994) pētījumā noskaidrots, ka mehāniski rizomu bojājumi samazina jauno dzinumu biomasu un kailcirtes veidošana var pat pozitīvi ietekmēt, tomēr ne ilglaicīgā periodā. Tāpat pētījumā noskaidroja, ka Norvēģijā mellenes projektīvais segums, augstums, diametrs, biomasas, augšana un dzimumvairošanās visaugstākā ir mežaudzēs, kurās nesen veikta kailcirte. Senāki pētījumu rezultāti rāda, ka mellenes ziedu un ogu veidošanās intensitāte un virszemes biomasas ir augstāka saulainās, nevis ēnainās vietās (Kuusipalo 1983, Atlegrim 1991), kas nozīmē, ka mellenes vairošanos limitē gaismas daudzums un kailcirte īstermiņā nerada nepiemērotus apstākļus, tam, lai mellene vairotos. Nybakken (2013) pētījumā noskaidrots, ka kailcirtē izveidotie apstākļi, salīdzinot ar vecu mežaudzi, sniedz augam lielāku pieeju resursiem, ko iespējams izmantot, lai vairotos un augtu. Turpretī Bergstedt un Milberg (2001) pētījumā noskaidrots, ka jebkāda veida mežsaimnieciskā darbība atstāj negatīvu ietekmi uz

mellenes rametiem, neatkarīgi no tās intensitātes. Potenciālu negatīvu iespaidu atstāj ne vien kailcirtes veidošana, bet arī mežaudzes atjaunošana. Visbiežāk pēc kailciršu izveidošanas veic mežaudzes atjaunošanu. Pēc vairākiem gadiem tā rezultātā audze sastāv no jauniem, vienāda vecuma, blīvi saaugušiem kokiem, kas veido nepiemērotus apstākļus mellenes augšanai, šādā situācijā pareizi izvēlēta mežizstrāde atstātu pozitīvu iespaidu (Nielsen et al. 2007).

Tomēr Atlegrim, Sjöberg (1996) pētījumā minēts, ka mežizstrāde atstāj negatīvu iespaidu. Izveidojot kailcirti, iepriekšējā meža teritorijā, strauji izmainās biotopa iepriekšējie augšanas apstākļi, kā rezultāta tiek nelabvēlīgi ietekmēta mellenes augšana (Atlegrim, Sjöberg 1996). Izveidojot kailcirti, zemsedzei piekļūst ievērojami lielāks gaismas daudzums, kas žāvē augsnes augšējos slāņus, kuros atrodas arī mellenes saknes, tādā veidā negatīvi ietekmējot ūdens režīmu augā (Taulavuori et al. 2010). Sausuma periodi, kad nav pieejams pietiekams ūdens daudzums, atstāj negatīvu ietekmi uz mellenes rametiem, tomēr jaunie rameti ir izturīgāki pret sausuma periodiem, jo to lapām ir aktīvāka osmotiskā regulācija, kas nodrošina lielāku izturību pret sausumu (Taulavuori et al. 2010). Tāpat kailcirtes rezultātā tiek mehāniski bojāta augsne, un rametu izdzīvotība ir zemāka, nekā, piemēram, izlases cirtē. Tā ir alternatīva mežu apsaimniekošanas metode, kas rada mazāku ietekmi (Hannerz, Hanell 1997). Atlegrim un Sjöberg pētījuma (1996) rezultāti rāda, ka koku retināšana vai grupas cirte ir mazāk destruktīva un šādas apstrādes gadījumā, atstātos laukumus aizpildīs blakus esošo koku vainagi vai jaunie stādi, tādējādi izmaiņas nebūs tik radikālas. Šādas cirtes rezultātā mellenes izdzīvotība ir lielāka, nekā pēc kailcirtes. Pastāv uzskats, ka sausieņu rindas mežaudzēs, kurās veikta kopšanas cirte, mellenes atjaunošanās sākas pēc 10 gadiem, bet atjaunošanās pēc kailcirtes noris vairāk nekā pēc 20 gadiem (Löhmus, Remm 2017). Mellenes zudums nav tūlītējs pēc cirsma veikšanas, kas daļēji varētu izskaidrot tās publikācijas, kurās apgalvots, ka mežizstrāde neatstāj nelabvēlīgu iespaidu, tas ir ilglaicīgs process. Vairāku gadu garumā mellenes segums procentos samazinās arvien vairāk, līdz sasniedz punktu, kad mellene sāk atjaunoties (Bergstedt, Milberg 2001).

Tomēr jāņem vērā, ka mežizstrādi nevar viennozīmīgi uzskatīt par labu, vai sliktu mežu apsaimniekošanas veidu. Apsaimniekošanas veida izvēle atkarīga no mežaudzes tipa un vainaga sastāva (Pukkala et al. 2011). Piemēram, audzēs, kur vainags ir slēgts, koku retināšana sniedz pozitīvu ietekmi uz mellenes augšanu (Löhmus, Remm 2017).

### **1.5.2. Ieplūstošās gaismas daudzums**

Mellenes augšanai un attīstībai ir vajadzīgas ne vien minerālvielas, bet arī gaisma, kas var būt gan kā augšanu veicinošs, gan limitējošs faktors. Šī suga spēj augt dažādos gaismas

apstākļos – gan ēnainos (tomēr ar ne mazāku kā 10% relatīvo gaismas daudzumu) (Timoshok 2000), gan arī relatīvi saulainos apstākļos, tomēr pētījumos minēts, ka tā nav toleranta pret tiešiem saules stariem (Salo 1995). Līdzīgi rezultāti iegūti arī iepriekšējos pētījumos Latvijā (Robalte 2014). Citos pētījumos izteikti pretēji pieņēmumi – nevar apgalvot, ka tā nav toleranta pret atvērtiem apstākļiem, kuros ieplūst liels daudzums saules gaismas. Mellene ir sastopama arī augstkalna apstākļos, kur nav sastopamas pat šādiem apstākļiem raksturīgas sugas, piemēram, virši (Ritchie 1956). Mellenēm ir zema transpirācijas rezistence, tādējādi to izplatība ir tieši saistīta ar ūdens pieejamību (Janke 1970). Eriksson un Froborg (1996) pētījumā noskaidrots, ka ieplūstošajam gaismas daudzumam redzama pozitīva ietekme un, palielinoties mežaudzes vecumam, samazinās mellenes produkcija un augšana, jo gaismas ieplūde šādās mežaudzēs ir samazināta

(Eriksson, Froborg 1996). Lai arī mellene savu maksimālo produktivitāti sasniedz atvērtos apstākļos, suga spēj sasniegt arī augstu produktivitāti ēnainos apstākļos. Tas var būt izskaidrojams ar dažādas augšanas stratēģijas pielietošanu stresa apstākļos Kuusipalo (1983). Tomēr mellenes produktivitāte palielinās līdz ar audzes vecumu līdz noteiktam līmenim un tad samazinās (Miina et al. 2009). Literatūrā minēts, ka optimālais gaismas starojums mellenes rametiem ir 0,35 (kur 0 nozīmē pilnībā pārklāts vainags, 1 – bez vainaga pārklājuma) (Parlane et al. 2006). Uzskata, ka mellenes vislabāk izplatās pie relatīvi zema gaismas daudzuma (Väisänen et al. 1997), tādējādi šo sugu var uzskatīt par ēncietīgu, kas labi adaptējusies vairoties zem koku vainagiem.

### **1.5.3. Sniega segas biezums**

Mellenes augšanu, attīstību un vairošanos ietekmē faktori, kas izpaužas gan vasaras, gan ziemas sezonā. Ziemas sezonā būtisks faktors ir sniegs, kas ir īpaši svarīgs augiem, kas pārziemo zem sniega segas jeb hamefītiem. Pastāv uzskats, ka mellene ir suga, kas ir mēreni pielāgojusies sala bojājumiem (Palacio et al. 2015). Tomēr, ja sniega sega ir vien pāris centimetrus bieza, tad augi ir uzņēmīgāki pret stresu (Taulavuori et al. 2010). Mūsdienās ir vērojama sniega segas biezuma samazināšanās, kam par iemeslu ir globālā sasilšana, tomēr mellenēm ir svarīgs pietiekams sniega nodrošinājums, jo tas pasargā mellenes no zemām temperatūrām un izžūšanas (Taulavuori et al. 2010), nodrošinot stabilu ūdens režīmu augā (Havas 1971). Ja sniega kārtas biezums samazinās, mellenēm vērojama aizkavēta turpmākā attīstība un tieši šis ir viens no faktoriem, kas nosaka to, cik garš izaugs mellenes ramets turpmākajos gados (Gerdol et al. 2012). Ja sniega segas biezums sasniedz vien pāris centimetrus, tad mellenēm izpaužas aizkavēta vielmaiņa, pumpuru augšana un stumbru

augšanas intensitāte, tāpat rametiem veidojas bojājumi un tiem neveidojas ziedpumpuri, kā arī tiek bojāti nesen atvērušies ziedi (Jacquemart, Thompson 1996, Tahkokorpi et al. 2007, Taulavuori et al. 2010). Mērenā klimatā augušanas mellenes uzskata par izturīgākām, jo tās ir pielāgojušās raksturīgajām temperatūrām ziemā un plānajai, neilgajai sniega segai (Taulavuori et al. 2010).

#### 1.5.4. Mežu ugunsgrēki

Būtisks ekoloģiskais faktors, kas kontrolē sukcesiju mežos ir ugunsgrēki. Uguns izmaina augsnes fizikālos, ķīmiskos un mineralogiskos procesus, kas ir galvenie ietekmējošie faktori, veidojot augu virszemes biomasu. Pēdējā gadsimta laikā ugunsgrēku biežums hemiboreālajā zonā ir ievērojami samazinājies. Tas ir izskaidrojams ar uzlabotu un efektīvāku uguns kontroles un novēršanas sistēmu (Bergeron et al. 2002). Tomēr tas ir svarīgs mežu traucējumu veids, jo ugunsgrēki spēj mainīt audzes sukcesionālo stadiju, kā arī ietekmēt veģetācijas sastāvu (Johnson 1992 cit. pēc Hautala et al. 2001). Pēc mērena intensitātes ugunsgrēka zemsedzes veģetācijas virszemes daļa parasti iet bojā, jo augiem nav bieza miza, kas tos pasargātu no uguns iedarbības (Schimmel, Granstrom 1996). Tādēļ rodas iespaids, ka meža ugunsgrēki atstāj negatīvu iespaidu, tomēr uguns var būt labvēlīgs traucējums, un atkarībā no degšanas intensitātes, pat pozitīvi ietekmēt dažādu grupu augus. Uzskata, ka skrejuguns pozitīvi ietekmē arī mellenes izplatību, tomēr intensīva meža ugunsgrēka gadījumā mellenes rameti iet bojā, jo augsnē izveidojas augstas temperatūras. Tieši ugunsgrēku intensitāte un intervāls starp tiem tiek definēti kā galvenie zemsedzi ietekmējošie faktori saistībā ar mežu ugunsgrēkiem (Heinselman 1981 cit. pēc Schimmel, Granstrom 1996). Mellenes rizomi iet bojā pēc 10 minūšu atrašanās 55 – 59 °C karstumā (Granstrom, Schimmel 1993 cit. pēc Schimmel, Granstrom 1996). Tomēr, ja rizoms pēc ugunsgrēka ir saglabājies, tas veidos jaunus dzinumus ar vienu stumbru, kuri turpmākajos gados zarosies virszemē (Flower-Ellis 1971). Pirmajos gados pēc traucējuma mellenes sastopamība un projektīvais segums strauji samazinās, bet jau pēc pieciem gadiem tās ir atjaunojušās līdz iepriekšējam līmenim (Marozas et al. 2007), citā literatūrā minēts, ka tās atjaunojas divu līdz četrus gadu laikā (Schimmel, Granstrom 1996). Mellenes un brūklenes ir sugas, kas atjaunojas lēnāk nekā citas, piemēram, sila virsis *Calluna vulgaris*. Tas skaidrojams ar vairošanās stratēģiju, jo virši vairojas galvenokārt ar sēklu palīdzību, bet mellene no pazemē esošajiem rizomiem, kas ir laikietilpīgāks process (Taulavuori et al. 2010).

### 1.5.5. Dzīvnieku barošanās ietekme

Būtisku ietekmi uz mellenes projektīvo segumu un rametu parametriem rada arī pārnadžu barošanās, ietekme atkarīga no barošanās intensitātes. Briežiem intensīvi barojoties rameti sasniedz mazākus garuma izmērus (Pigott 1983). Tomēr, ja barošanās rezultātā patērē tikai zaru galus, mellenes nākamā gada zaļā biomasa palielinās pat par 34 % (Tolvanen 1994). Vidējas intensitātes barošanās labvēlīgi ietekmē mellenes augšanu, tā rezultātā krūms vairāk zarojas un veido blīvāku ceru (Welch et al. 1994 cit. pēc Nin et al. 2017). Pastāv viedoklis, ka pārnadžiem ir lielāka ietekme uz ziedu veidošanos, nekā klimatam, tādējādi to darbība potenciāli ietekmē ogu produkciju (Boulanger-Lapointe et al. 2017). Pēc pārnadžu bojājumiem augs novirza lielāko daļu savu resursu aizsardzībai – ataugšanai. Tā rezultātā paliek mazāk resursu, ko ieguldīt, lai vairotos, kas nozīmē lielāku zaļo biomasu, bet mazāku skaitu ogu un sēklu (Koski et al. 2017). Tomēr A. Tolvanen (1994) pētījuma rezultāti rāda, ka simulētā zālēdāju barošanās neietekmēja mellenes ražību un fertilo dzinumu skaits zālēdāju ietekmētajos parauglaukumos nemainījās, tomēr dzimumvairošanās var būt aizkavēta (Laine, Henttonen 1987). Uz šādiem bojājumiem augs sniedz atbildes reakciju - ķīmiskā sastāva maiņu. Fenolisko savienojumu saturs būtiski pieaug. Tie ir oglekļa bāzes savienojumi, kas veidojas kā auga aizsargreakcija pret saules radiāciju, bakteriālajām infekcijām un zālēdāju izraisītiem bojājumiem (Atlegrim, Sjoberg 1996). Rezultātā dzīvnieki kā barības avotu izvēlas citus augus. Augs kļūst mazāk vērtīgs augēdājiem, kas daļēji ir pozitīvas izmaiņas mellenes izplatībai, jo dzīvnieks šādu augu uzturā patērē mazāk, tādējādi populācija ir mazāk ietekmēta. Tomēr tā nav vienīgā mellenes īpašība, kas dod priekšrocības salīdzinot ar citām sugām, lai atjaunotos pēc pārnadžu bojājumiem. Pastāv uzskats, ka vasarzaļās sugas ātrāk atjaunojas pēc augēdāju bojājumiem, jo lielākas pazemes rezerves (Archer, Tieszen 1980 cit. pēc Hautala et al. 2001). Tāpat mellenes klonālā vairošanās šādā situācijā ir uztverama par priekšrocību. Klonālie augi ģeneta ietvaros ir fizioloģiski saistīti, kas ievērojami palielina ģeneta spējas atjaunoties pēc bojājuma (Pitelka, Ashmun 1985 cit. pēc Tolvanen et al. 1994).

Tomēr pastāv uzskats, ka pārnadžu ietekme attiecībā uz mellenes augšanu nav tik liela kā citu organismu ietekme. Pārnadži barošanās procesā patērē galvenokārt viengadīgo dzinumu galus. Tā rezultātā augā samazinās apikālā dominance, notiek pumpuru aktivācija un samazinās palikušo zaru konkurence par resursiem. Bet defoliācijas gadījumā, kad organisms barojas tikai ar lapām (piemēram, kukaiņu *Geometriidae* kūniņas) (Atlegrim 1991), konkurence nesamazinās (Archer, Tieszen 1980 cit. pēc Hautala et al. 2001). Ar mellenes zariem barojas arī graužēji, galvenokārt strupastu *Clethrionomys* sugas, kuras nograuž ne vien zarus, bet pat visus virszemes dzinumus (Emanuelsson 1984 cit. pēc Tolvanen 1994, Atlegrim 1991).

## 2. MATERIĀLS UN METODES

### 2.1. Pētījuma vietas raksturojums

Pētījuma veikšanai izvēlētais teritorijas atradās Dundagas novadā, Kolkas un Dundagas pagastos, kas ģeogrāfiski novietotas Latvijas ziemeļos – Ziemeļkurzemē (1.attēls). Parauglaukumi izvietoti Slīteres nacionālā parka (turpmāk tekstā SNP) teritorijā, kur ziemeļu un austrumu robeža ir Baltijas jūra un Rīgas jūras līcis, bet Ziemeļkursas augstienes un Zilo Kalnu krauja ir dienvidu robeža (Sāmīte 2010). SNP sauszemes teritorija aizņem 16360 ha. Parka teritorija ietilpst Piejūras zemienes un Zemgales līdzenuma, kā arī Kurzemes augstienes klimatiskajos rajonos (Kalniņa 1995). SNP teritorijā galvenokārt dominē piejūras tipa klimats, vasaras ir relatīvi vēsas un ziemā dominē nepastāvīgi sala periodi un siltas temperatūras, ilgtermiņā gada vidējā gaisa temperatūra ir 6°C (Harris et al. 2014). Lai arī valsts teritorijā bezsala periods ir aptuveni 140 – 150 dienas, tomēr piekrastē tas ir ~ 200 dienas (Harris et al. 2014). Kolkas apkārtnē ilgtermiņa gada vidējais nokrišņu daudzums ir 690 mm, kas ir viens no zemākajiem rādītājiem Latvijā (Harris et al. 2014). Klimatu šajā teritorijā būtiski ietekmē Baltijas jūras tuvums. Attālums no jūras krasta līnijas ietekmē sniega segas noturīgumu sauszemē. Kolkas apkārtnes veģetācijai vērojama fenoloģisko pazīmju aizkavēšanās, salīdzinot ar Latvijas iekšzemes daļu, kas varētu būt skaidrojams ar to, ka, salīdzinot, piemēram, ar Latvijas austrumu daļu, ziemas šajā teritorijā ir par vienu līdz diviem mēnešiem īsākas (Pastors 1995). SNP dienvidrietumu daļa atrodas nedaudz kontinentālākā klimatā kā pārējā daļa, jo tā ietilpst Kurzemes augstienes klimatiskajā rajonā, tomēr pārējās nacionālā parka daļās klimats ir vienmērīgs un nav izteiktu atšķirību (Sāmīte 2010). Nacionālā parka teritorijā visbiežāk sastopamās ir podzolaugsnes un velēnu podzolaugsnes, retāk izplatītas ir velēnpodzolētās glejaugsnes un purvu augsnes (Strautnieks 1997).



1.attēls. Karte ar pētījuma parauglaukumu atrašanās vietas izvietojumu. Kartogrāfiskais materiāls no [www.google.lv/maps](http://www.google.lv/maps)

Figure 1. Map with study plots location. Cartographic material from [www.google.lv/maps](http://www.google.lv/maps)

## 2.2. Pētāmo audžu raksturojums un paraugu ievākšana

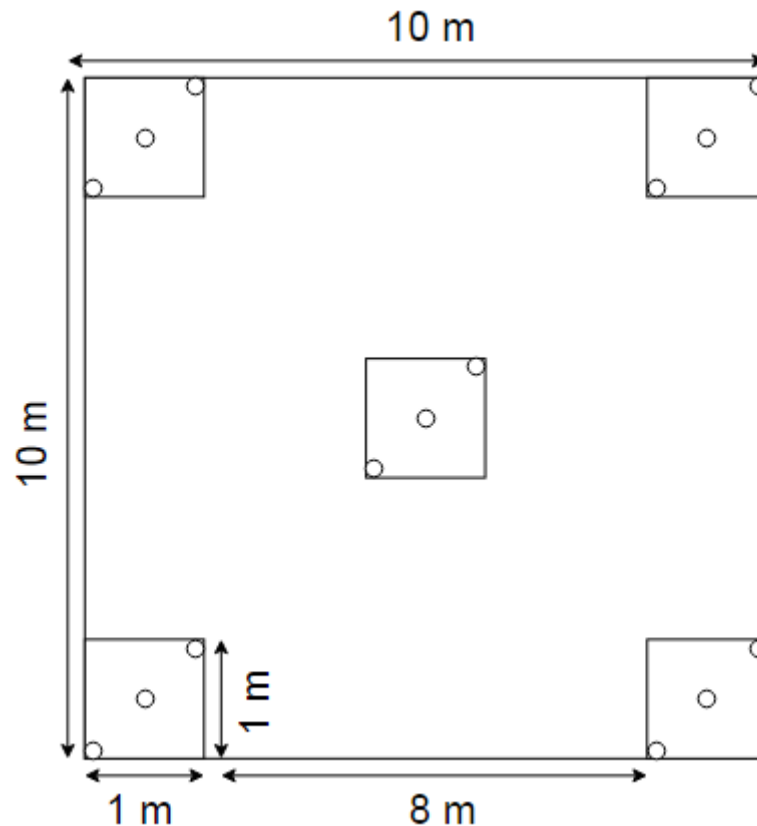
Viens no mellenes augšanai piemērotākajiem meža tipi ir mētrājs, tādēļ pētījumā izvēlēta vieta, kur šādas mežaudzes ir plaši izplatītas. No Latvijas mežaudžu plāniem atlasīti vairāki mētrāji dažādos vecumos. Atlasīja vairākus potenciālus nogabalus parauglaukuma veidošanai. Apsekoja potenciālās audzes un izvērtēja, vai audzē esošie apstākļi un veģetācija ir atbilstoši mētrājam. Ja audze bija ar raksturīgajām struktūrām un funkcijām, veidoja parauglaukumu vietā, kur mellenes segums bija vienmērīgs un aizņēma vismaz ~50% no parauglaukuma. Lai salīdzinātu mellenes rametu parametrus starp iespējami daudzveidīgākiem mežaudžu vecumiem, kopumā izveidots 21 parauglaukums audzēs ar vidējo vecumu no 13 līdz 257 gadiem. Seši no visiem parauglaukumiem izvietoti jaunaudzēs, trīs no tām veidojušās pēc ugunsgrēka 1992. gadā (Sāmīte 2010), bet trīs veidojušās pēc saimnieciskās darbības, kas tālāk

rezultātos definēta kā nedegusī jaunaudze. Tomēr apsekojot teritoriju noskaidrots, ka jaunaudzē nesen veikta kopšanas cirte. Lai ievāktu mellenes rametu paraugus, noteiktu veģetācijas parametrus un tālāko apstrādi veiktu laboratorijā, mežaudzē veidoja 10 x 10 m lielus parauglaukums, kur katra parauglaukuma centrā noteica koordinātas (1.tabula). Katrā no parauglaukumiem izveidoti pieci 1 x 1 m lieli parauglaukumiņi, kuri novietoti parauglaukuma stūros un centrā (2.attēls). Literatūrā minēts, ka attālumam starp parauglaukumiem jābūt trīs, līdz četri metri, lai izslēgtu to, ka ievākti viena ģeneta paraugi (Tolvanen 1994). Šajā pētījumā attālums starp parauglaukumiņiem ir lielāks. Albert et al. 2004 pētījumā noskaidrots, ka klonu skaits parauglaukumā var variēt no 2 līdz 21, tomēr galvenokārt vienā parauglaukumā dominē viens vai daži kloni, taču arī tiem vērojamas morfoloģiskas atšķirības (Ritchie 1955). No katra parauglaukumiņa pa diagonāli ievākti trīs mellenes rametu paraugi ar rizoma daļu, kopumā ievākti 314 mellenes rametu paraugi (ja attiecīgajā parauglaukumiņā mellenes nebija sastopamas, tad neievāca nepieciešamo skaitu mellenes rametu paraugu). Lai precizētu mežaudzes vecumu, katrā no 10 x 10 m parauglaukumiem ar preslera svārpstu ievākti pieci koksnes urbumi, kurus urba pēc iespējas tuvāk saknes kaklam (Stokes, Smiley 1996), kopumā ievākti 100 koksnes urbumu paraugi. Zemsedzes veģetācijas ekspansijas un sastopamības noteikšanai tās segums parauglaukumiņa ietvaros novērtēts procentos, tāpat atsevišķi uzskaitīti kokaugi līdz 2 m augstumam, kas sastopami parauglaukumiņā. Veģetācijas noteikšanai atsevišķi izdalīts lakstaugu, sīkkrūmu stāvs un sūnu, ķērpju stāvs (Marozas et al. 2007). Izmantoja nomenklatūru pēc Gavrilova, Šules 2005.

1. tabula. Parauglaukumu koordinātas (LKS-92).

Table 1. Plots coordinates (LKS-92).

PL	E	N	PL	E	N
1	412980.0	391071.7	12	414115.4	398139.4
2	412979.9	391071.7	13	415844.5	401809.9
3	412195.3	392141.2	14	415157.3	401260.4
4	400067.9	390462.4	15	415500.4	401079.8
5	399181.8	391048.6	16	414506.5	390902.3
6	398663.9	392420.3	17	414328.7	391019.7
7	413031.1	395111.3	18	412557.4	392272.8
8	412965.4	395153.6	19	414837.4	391502.7
9	413152.8	396476.5	20	414588.9	397584.7
10	414664.9	396789.5	21	416028.8	382505.8
11	414410.1	395785.3			



2. attēls. Shematisks parauglaukumiņu un rametu ievākšanas vietu attēlojums.

Figure 2. Schematic plot and ramet collection place depiction.

### 2.3. Paraugu apstrāde un mērīšana

Ievāktos koksnes paraugus ar PVA līmi ielīmēja tiem paredzētās koksnes plāksnītēs, lai to šķiedras novietotos perpendikulāri plāksnes virsmai, novietoja zem sloģa un žāvēja aptuveni nedēļu. Kad paraugi izžuvuši, apstrādi turpināja tos graduāli slīpējot ar Makita BO3700 vibrācijas slīpmašīnu ar dažāda raupjuma smilšpapīru (120, 240, 400), sākot ar rupjāko (Stokes, Smiley 1996). Paraugu slīpēšana palīdz labāk izšķirt gadskārtu robežas un atvieglo paraugu mērīšanas procesu. Pēc paraugu sagatavošanas veica to mērīšanu ar gadskārtu platumu mērīšanas galdu LINTAB 3, kurā ietverts arī Leica MS5 mikroskops un datorprogramma TSAP (Time series Analysis). Gadskārtas mērīja virzienā no serdes uz mizu (Stokes, Smiley 1996).

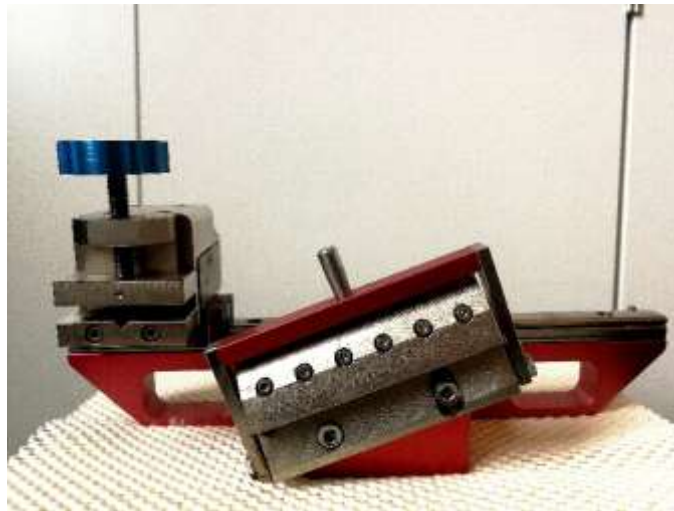
Ievāktajiem mellenes rametiem veica augstuma mērījumu no diametra mērīšanas punkta (3. attēls) līdz tālākajam apikālajam pumpuram. Rametu diametru mērīja divos virzienos, lai izslēgtu ekscentriskas augšanas ietekmi uz mērījumiem (3.attēls). Ar slīdes tipa rokas mikrotomu (4. attēls) no katra rameta izveidoja šķērsriezumu (10 – 60  $\mu\text{m}$ ), griezum veikts diametra mērīšanas punktā, jo mellenes vecums tajā ir vislielākais (Schweingruber, Poschlod

2005). Veidojot griezumus, svarīgi to nepārtraukti mitrināt ar ūdeni, izmantojot otiņu, lai griezumam nesabojātos, neizzūtu un būtu kvalitatīvs tālākai apstrādei. No katra rameta izveidoti divi griezumi, pirms tālākas apstrādes veikšanas, paraugi turēti ūdenī. Kad sagatavots vajadzīgais griezumam daudzums, no tiem ar filtrpapīru atsūca lieko ūdeni un uzpildināja astrazilo krāsvielu (astrazilais 0.5g; 2g etiķskābe uz 100ml destilēta ūdens), ļāva krāsai iedarboties aptuveni minūti. Veica liekās krāsas atsūkšanu un atkrāsošanu ar ūdeni, tālākos darbus veica velkmes skapī. Paraugus atkrāsoja ar 70% spirtu, atkrāsošanu veica vismaz divas reizes. Kad no parauga vairs nebija vērojama krāsvielas izplūšana, atkrāsošanu veica ar 96% spirtu, atkrāsošanu arī ieteicams veikt vismaz divas reizes. Kad no parauga vairs neizplūda krāsa, to apstrādāja ar ksilola un etanola maisījumu, ļāva minūti iedarboties, tad apstrādāja ar ksilolu tīrā veidā. Ļāva ksilolam minūti iedarboties, tikmēr uz priekšmetstikliņa uzpildināja balzamu (Pertex, Histolab, Zviedrija) tik daudz, lai tas nosegtu griezumus, un ievietoja paraugus tajā, nosedzot ar segstikliņu (Schweingruber, Poschlod 2005). Paraugu apstrādē pēc noteiktu soļu secības (5.attēls) ieguva pastāvīgo mellenes rametu preparātu (6. attēls). Mellenes rametu vecumu un gadskārtas mērīja zem binokulāra (Stokes, Smiley 1996).



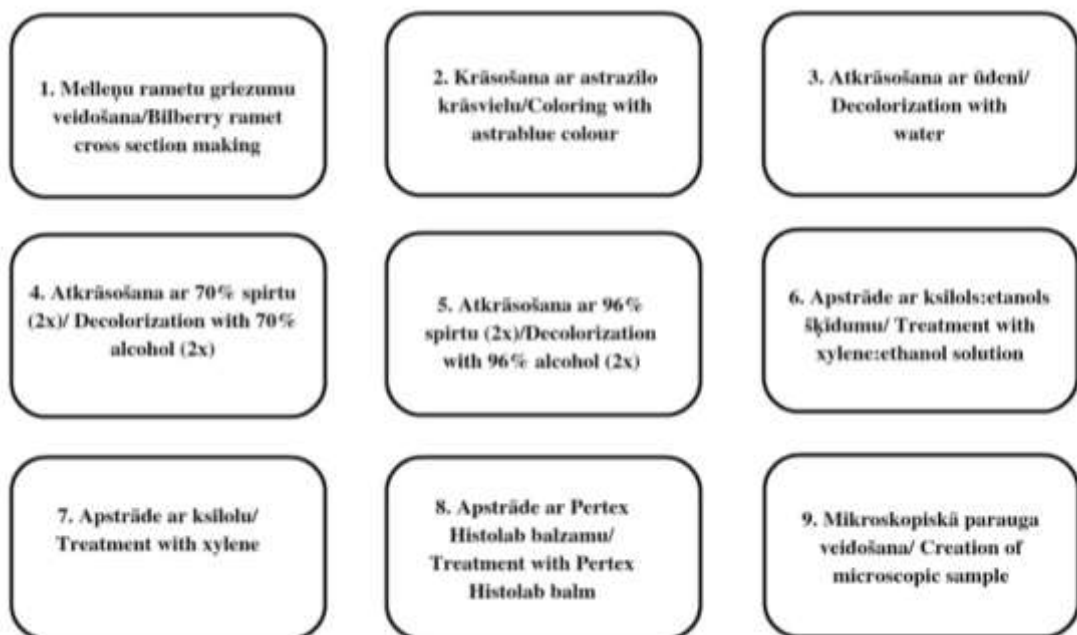
3. attēls. Ievāktais parastās mellenes *Vaccinium myrtillus* rameta paraugs. 1 – diametra, vecuma noteikšanas vieta, 2 – augstuma mērījuma sākumpunkts un galapunkts.

Figure 3. 1 – Collected bilberry *Vaccinium myrtillus* ramet sample. 1 - age and diameter determination point, 2 – height measurement starting point and endpoint.



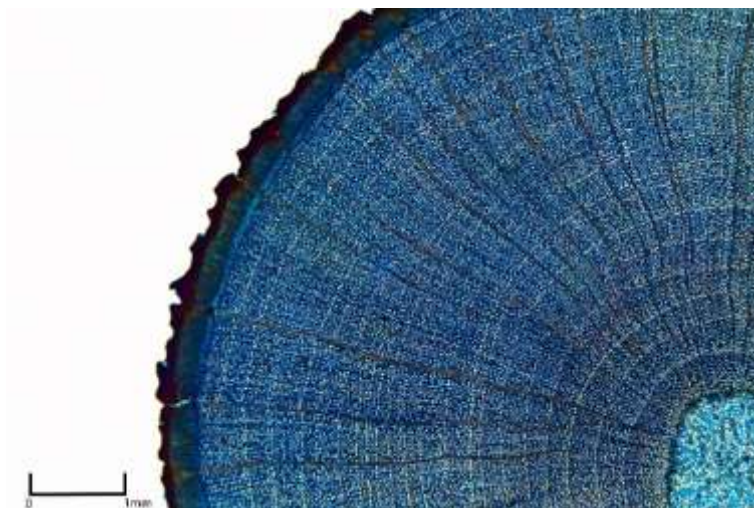
4. attēls. Sliedes tipa rokas mikrotoms rametu šķērs griezumu pagatavošanai.

Figure 4. Sledge type hand microtome for ramet cross – section making.



5. attēls. Parastās mellenes *Vaccinium myrtillus* rametu paraugu apstrādes shematisks attēlojums.

Figure 5. Schematic representation of bilberry *Vaccinium myrtillus* ramet sample processing.



6. attēls Parastās mellenes *Vaccinium myrtillus* rameta šķērs griezum. Foto: I. Dinsbergs.

Figure 6. Bilberry *Vaccinium myrtillus* cross – section. Photo credit I. Dinsbergs.

#### 2.4. Datu apstrādes metodes

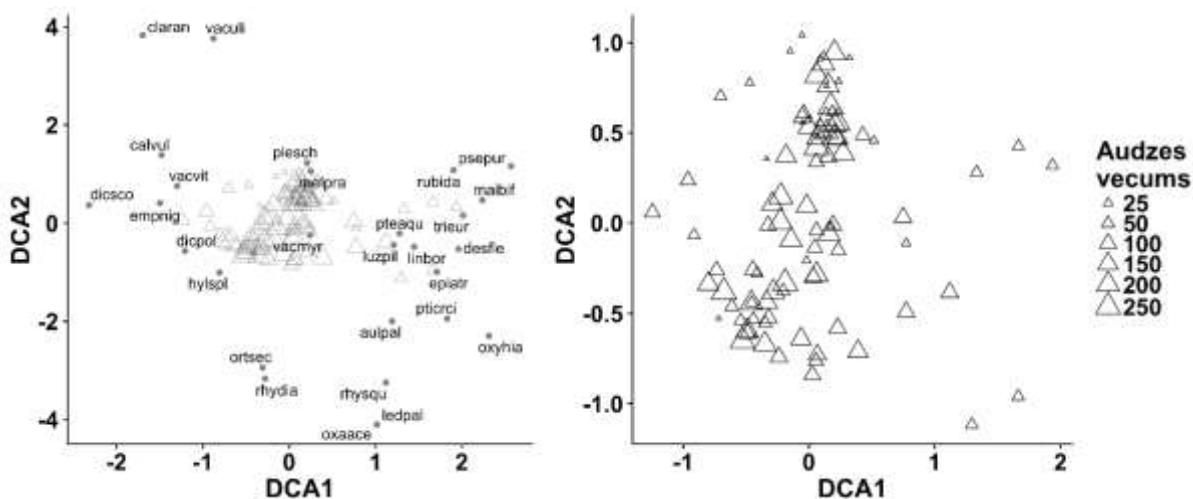
Iegūtie dati apstrādāti programmā R 3.4.3 (R Core Team 2017). Dati apstrādāti divās daļās – vienā datu kopā apkopoti sešu parauglaukumu jaunaudzū dati, sadalot tos degušajās jaunaudzēs un nedegušajās. Otrā datu kopa sastāv no 18 parauglaukumiem, kuri izvietoti dažāda vecuma mežaudzēs, tajā skaitā arī iepriekš pieminētajā datu apstrādē izmantotās nedegušās jaunaudzes. Datu analīzē aprēķināja mellenes rametu parametru maksimālās, minimālās un vidējās vērtības katrā no parauglaukumiem. Izmantojot R programmas paketi *vegan* veica detrendēto korespondences analīzi (DCA) veģētācijas datiem mazajos parauglaukumiņos katrai no datu kopām (Oksanen et al. 2018). Lai noskaidrotu mežaudzes vecuma (neatkarīgais mainīgais) ietekmi uz melleņu rametu diametru, augstumu un vecumu (atkarīgie mainīgie), katram no atkarīgajiem mainīgajiem, izmantojot datu kopi bez degušām jaunaudzēm, izveidoja savu lineāro jaukta efekta modeli ar R paketi *lme4*, kurā parauglaukuma numurs un parauglaukumiņa numurs likti, kā pakārtoti nejaušie efekti (Bates et al. 2015). Tādējādi modelī ņemts vērā, ka no viena parauglaukumiņa ir vairāki paraugi, kas nav uzskatāmi par nejaušiem, neatkarīgiem novērojumiem. Audzes vecuma ietekmei uz projektīvo segumu kā nejaušais faktors likts tikai parauglaukuma numurs. Izmantojot bināro vispārējo lineāro jaukta efekta modeli novērtēts kā audzes vecums ietekmē iespējamību, ka mellenes vecums būs trīs līdz pieci gadi, jo uzskata, ka šajā vecumā mellenēm noris visintensīvākā atjaunošanās (Tolvanen 1995). Līdzīgi modeļi veidoti arī jaunaudzū datiem, bet kā neatkarīgais mainīgais izmantota audzes piederība degušajai vai nedegušajai parauglaukumu grupai.

### 3. REZULTĀTI

#### 3.1. Dažāda vecuma mežaudžu raksturojums

Dažāda vecuma mežaudzēs veģetācija vidēji aizņēma 66 % parauglaukumiņa platības. Teritorijās konstatētas 29 augu sugas, no kurām 11 sūnu sugas, bet pārējās lakstaugu un sīkkrūmu sugas. Biežāk sastopamās sugas - mellene, liektā ciņusmilga *Deschampsia flexuosa*, brūklene *Vaccinium vitis – idaea*, sila virsis. Lai arī sugas aizņemtais segums bija zems, tomēr regulāri sastopamas bija tādas sugas kā divlapu žagatiņa *Maianthemum bifolium* un eiropas septiņstarīte *Trientalis europea*. Sūnu stāva projektīvais segums bija augstāks, vidēji 88 % no parauglaukumiņa platības, ja parauglaukumiņā nebija mehānisku augsnes bojājumu vai koksnes, tad sūnu slānis vairumā gadījumu bija 100 % vai tuvu tam. Dominējošās sūnu sugas bija spīdīgā stāvaine *Hylocomium splendens* un šrēbera rūšaine *Pleurozium schreberi*. Parauglaukumiņos nobiru un kūlas slāņa segums vidēji 28 %.

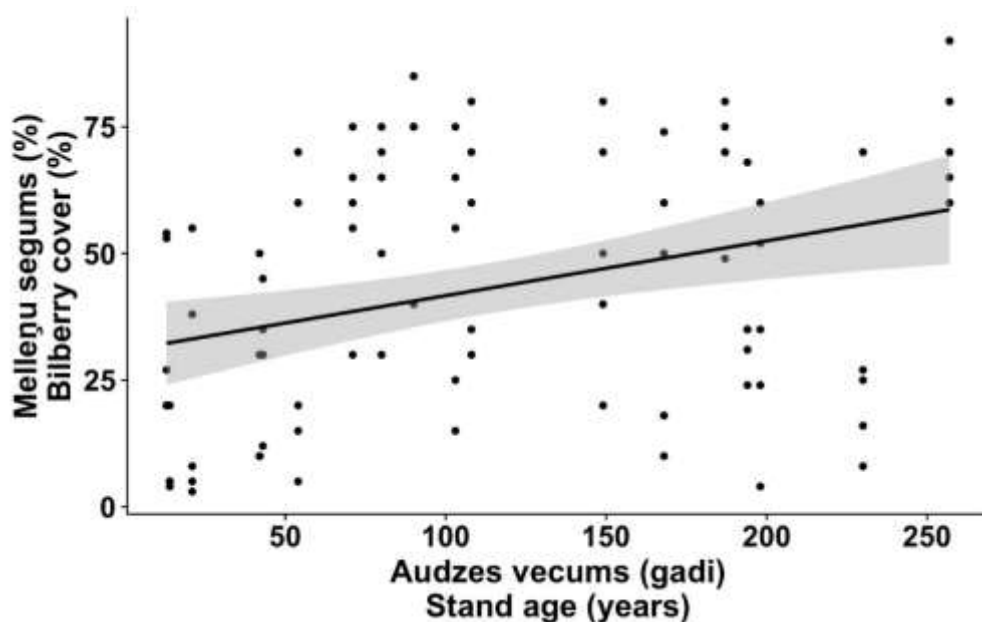
Parauglaukumiņu kopējās veģetācijas DCA ordinācijā redzams, ka nav izteikta būtiska parauglaukumiņu grupēšanās (7.attēls), tomēr vecāko audžu parauglaukumi izvietojusies centrālajā daļā un jaunākās audzes novietojusies attēla perifērijā. Jaunām audzēm (<50 gadiem) raksturīga meža avene *Rubus idaeus* (rubida) un parastā ērgļpaparde *Pteridium aquilinum* (pteaqu), kas raksturīgas atvērtiem augšanas apstākļiem. Arī sila virsis *Calluna Vulgaris* (calvul) un brūklene *Vaccinium vitis – idaea* (vacvit) raksturīgāki jaunaudzēm, tomēr kopumā nav izteiktas saistības starp sugām un parauglaukuma mežaudžu vecumu (7.attēls).



7. attēls. Parauglaukumiņu veģetācijas DCA ordinācija. Apļa simbols – suga, trīsstūra simbols – parauglaukumiņš. Trijstūru lielums ir proporcionāls mežaudzes vecumam parauglaukumā

Figure 7. The DCA ordination of ground cover vegetation in subplots. Circle symbol – specie, triangle symbol - subplot. The size of the triangle is proportionate to forest stand age in the plot.

Mellenes segums dažāda vecuma mežaudzēs bija robežās no 3 – 92 %. Mazākais segums sasniegts jaunaudzē, bet lielākais vecākajā mežaudzē (1., 2. pielikums). Mežaudzes vecumam ir statistiski būtiska pozitīva saistība ar mellenes projektīvo segumu (p-vērtība= 0,0431, slīpuma koeficients 0,1081) (8.attēls).



8. attēls. Parastās mellenes *Vaccinium myrtillus* seguma (%) saistība ar mežaudzes vecumu.

Figure 8. Bilberry *Vaccinium myrtillus* cover (%) relationship with forest stand age.

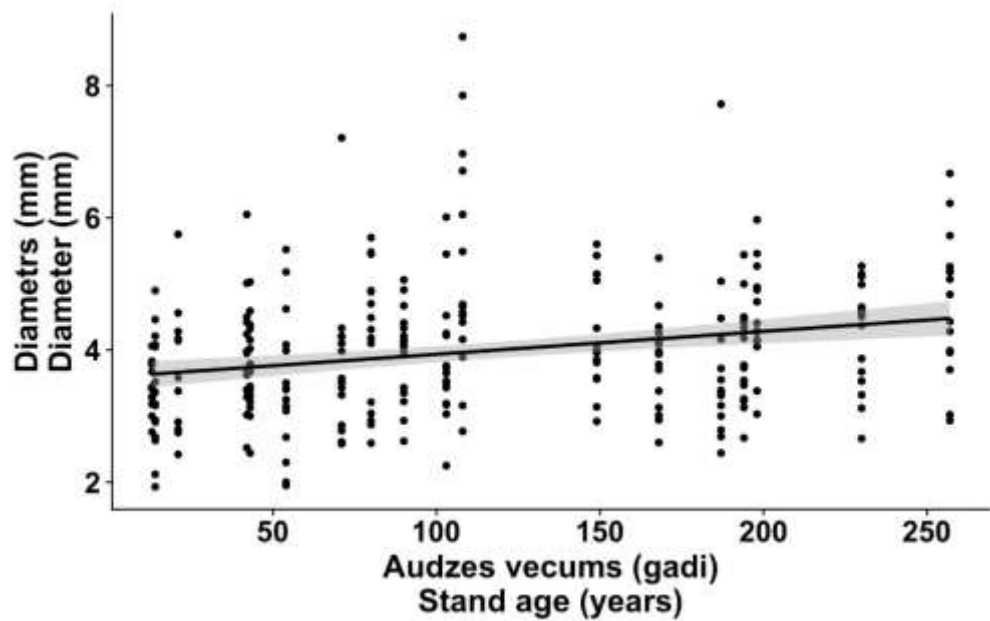
Pētījumā ievāktie mellenes rametu diametri bija robežās no 1,93 mm līdz 8,74 mm. Lielāko diametru sasniegušais mellenes ramets atrasts 108 gadus vecajā mežaudzē, bet mazāko diametru sasniegušais atrasts 14 gadus vecajā jaunaudzē, šajos parauglaukumos arī attiecīgi maksimālā un minimālā parauglaukuma vidējā vērtība (2.tabula). Starp mellenes rametu diametru un mežaudzes vecumu vērojama statistiski būtiska pozitīva saistība (p-vērtība= 0,0135, slīpuma koeficients 0,0035) (9. attēls).

Dažāda vecuma mežaudzēs augušo parastās mellenes *Vaccinium myrtillus* rametu parametri. Kolonnas minimālā un maksimālā vērtība iekrāsota. PL – parauglaukuma numurs; Mez\_Vec – mežaudzes vecums; Max – maksimālais; Min – minimālais; Vid – vidējais; D – diametrs; H – augstums; V – vecums.

Table 2. Bilberry *Vaccinium myrtillus* ramet parameters at various aged forest stands.

Column minimal and maximal values colored. PL – plot number; Mez\_Vec – forest stand age; Max – maximal; Min – Minimal; Vid – average; D – diameter; H – height; V – age.

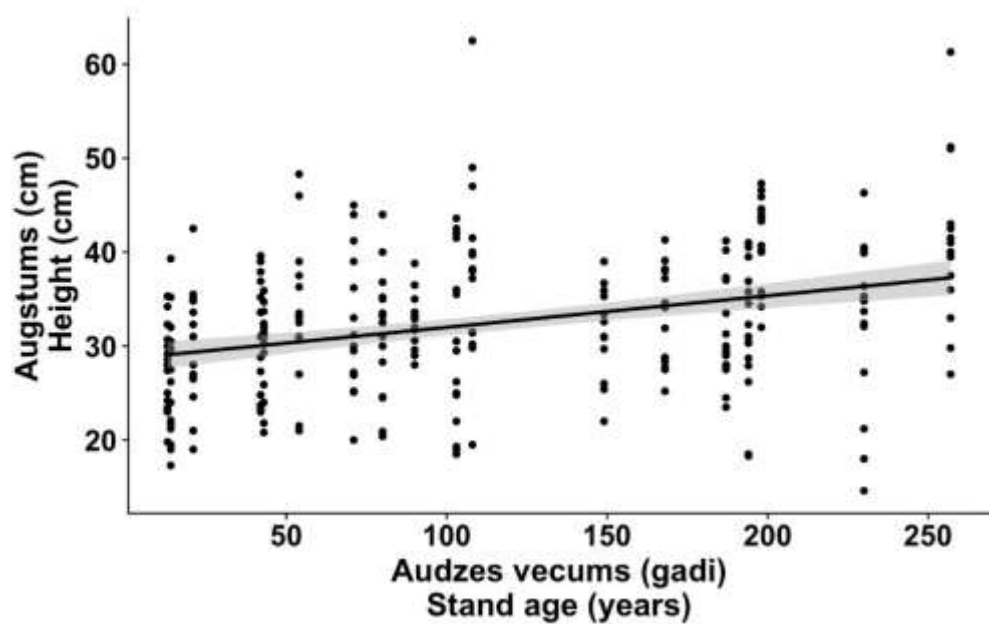
PL	Mez_Vec	Max_D	Min_D	Vid_D	Max_H	Min_H	Vid_H	Max_V	Min_V	Vid_V
1	14	4,90	1,93	3,34	39,3	17,3	26,3	8	4	6,1
2	21	5,75	2,42	3,60	42,5	19	29,8	7	4	5,7
3	13	4,06	2,76	3,48	35,3	19,8	27,6	7	4	5,6
4	194	5,44	2,67	3,94	41	18,3	31,5	9	5	7,4
5	230	5,27	2,66	4,23	46,3	14,6	32,5	8	5	6,6
6	168	5,39	2,60	3,82	41,3	25,2	33,0	7	4	6,0
10	198	5,97	3,03	4,48	47,3	32	41,2	8	4	6,4
11	187	7,72	2,44	3,80	41,2	23,5	31,3	13	4	6,0
12	257	6,67	2,93	4,70	61,3	27	41,0	9	4	7,1
13	43	5,03	2,44	3,73	35,9	20,8	29,6	7	3	5,2
14	42	6,05	2,52	3,92	39,6	23	30,7	7	4	5,4
15	71	7,21	2,58	3,69	45	20	32,0	10	3	5,6
16	90	5,06	2,62	3,96	38,8	28	32,6	7	4	5,6
17	103	6,01	2,25	3,85	43,6	18,5	30,4	10	4	6,3
18	149	5,60	2,92	4,16	39	22	31,6	8	5	6,6
19	54	5,52	1,95	3,47	48,3	21	33,2	9	3	4,6
20	80	5,70	2,59	4,19	44	20,4	31,3	7	4	5,7
21	108	8,74	2,77	5,24	62,5	19,5	37,7	18	3	7,7



9. attēls. Parastās mellenes *Vaccinium myrtillus* diametra saistība ar mežaudzes vecumu.

Figure 9. Bilberry *Vaccinium myrtillus* diameter relationship with forest stand age.

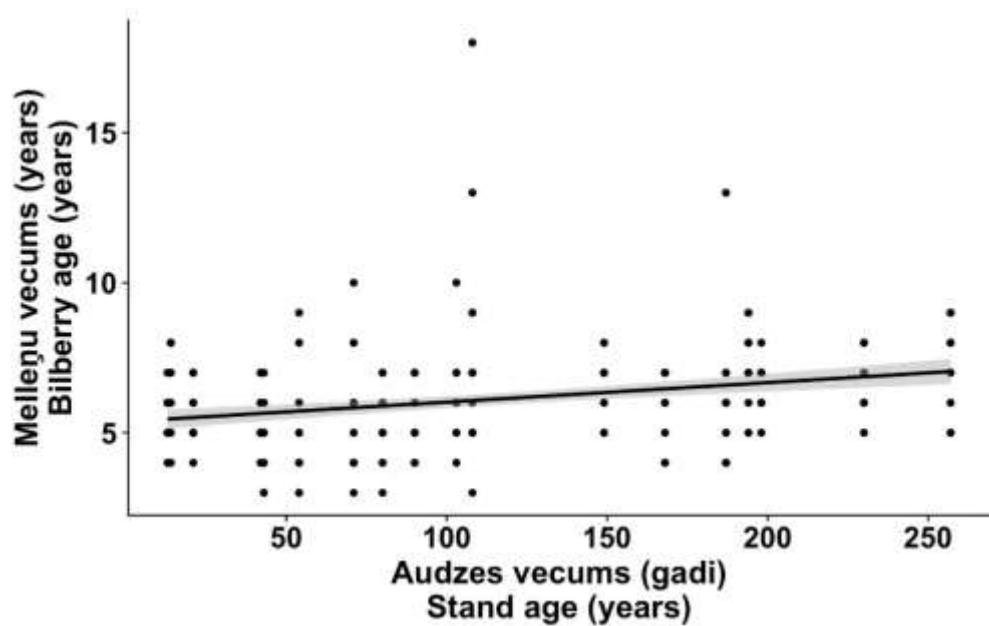
Maksimālo diametru sasniegušajai mellei ir arī attiecīgi lielākais augstums (62,5 cm), mazāko augstumu sasniegusi melle (14,6 cm) atrasta vecajā (230 gadu) mežaudzē. Vidējais mellenes augstums parauglaukuma ietvaros bija robežās no 26,3 cm jaunaudzē līdz 41,2 cm vecajā mežaudzē. Datu apstrādē noskaidrots, ka mežaudzes vecumam ir statistiski būtiska pozitīva ietekme uz mellenes rametu augstumu ( $p$ -vērtība = 0,0026, slīpuma koeficients 0,0338) (10. attēls).



10. attēls. Parastās mellenes *Vaccinium myrtillus* augstuma saistība ar mežaudzes vecumu.

Figure 10. Bilberry *Vaccinium myrtillus* height relationship with forest stand age.

Maksimālo vecumu sasniegusi melle (18 gadi) ir arī ar lielāko augstumu un diametru. Atrasti arī 13 un 10 gadus veci mellenes rameti, kas šajā pētījumā bija vieni no lielākajiem vecumiem. Minimālais mellenes rametu vecums pētījumā bija trīs gadi, šādi rameti atrasti vairākās mežaudzēs. Galvenokārt mellenes rametu vecums mežaudzēs nepārsniedza 7 gadu vecumu. Vidējais vecums parauglaukuma ietvaros bija robežās no 4,6 gadiem līdz 7,7 gadiem (2.tabula). Mežaudzes vecumam bija statistiski būtiska pozitīva ietekme uz mellenes vecumu ( $p$ -vērtība = 0,0032, slīpuma koeficients 0,0065) (11. attēls). Jaukta efekta modelis parāda, ka, pieaugot mežaudzes vecumam, statistiski būtiski samazinās iespēja ( $p$ -vērtība= 0,0002), ka parauglaukumā būs trīs, līdz piecus gadus vecas mellenes.



11. attēls. Parastās melleņu *Vaccinium myrtillus* vecuma saistība ar mežaudzes vecumu.

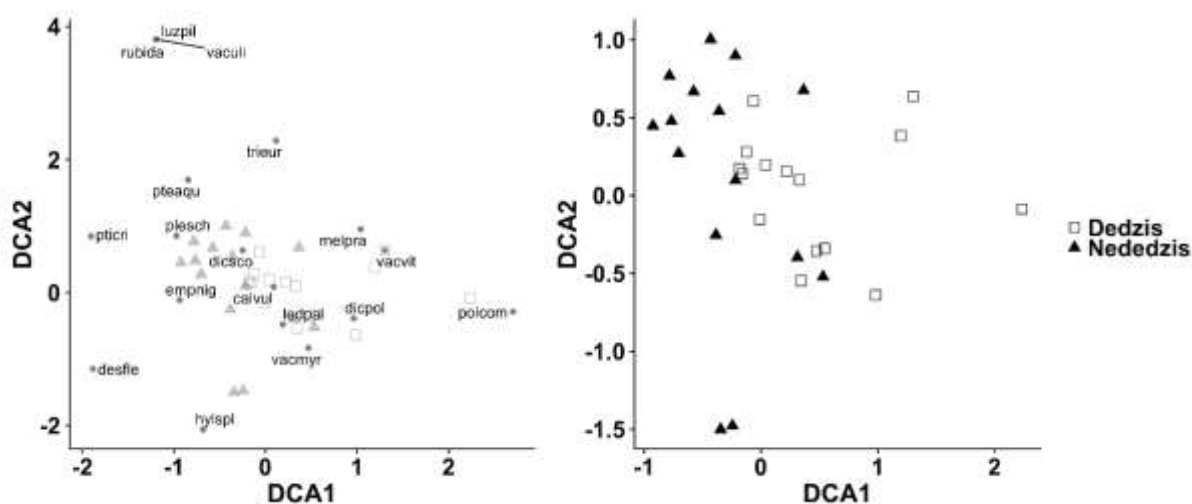
Figure 11. Bilberry *Vaccinium myrtillus* age relationship with forest stand age.

### 3.2. Jaunaudžu raksturojums

Nedegušajās jaunaudzēs vidējais segums parauglaukumiņā bija 44,5%, bet degušajās 67,7%. Jaunaudžu teritorijās sastopamo sugu skaits ir zemāks, nekā dažāda vecuma audzēs, kopskaitā 18 sugas: 12 lakstaugu un sīkkrūmu sugas, un sešas sūnu sugas. Nedegušajās jaunaudzēs konstatētas 15 augu sugu, četras no tām sūnu sugas. Degušajās jaunaudzēs konstatētas 10 augu sugu, no kurām četras sūnu sugas. Jaunaudzēs biežāk sastopamās sugas bija melleņu un brūklene, tomēr melleņu segums ir lielāks nekā brūklenēm. Lielāks brūkleņu segums vērojams degušajās jaunaudzēs. Degušajās jaunaudzēs bija ievērojami lielāks viršu segums. Sūnu slānis nedegušajās jaunaudzēs aizņem vidēji 70% parauglaukumiņa platības, bet degušajās jaunaudzēs 46,5%. Jaunaudzēs, tāpat kā dažāda vecuma audzēs biežāk sastopamās sūnu sugas bija spīdīgā stāvaine un šrēbera rūšaine. Sastopams arī parastais dzegužlins *Polytrichum commune*, kas nebija sastopams iepriekš aprakstītajās mežaudzēs. Atšķirībā no dažāda vecuma audzēm, jaunaudzēs bija ievērojami lielāks nobiru un kūlas slāņa biezums, nedegušajās vidēji 30%, bet degušajās jaunaudzēs vidēji 53,5% (3. pielikums).

DCA ordinācijā redzams, ka parauglaukumiņu izkārtojums starp abām teritorijām nav vienmērīgs, notiek parauglaukumu grupēšanās divās grupās – degušajās un nedegušajās (12.attēls). Divi no nedegušajiem parauglaukumiem novietojušies zemāk nekā visi pārējie. Parauglaukumiņu sugu DCA ordinācijā redzams, ka divu parauglaukumiņu zemākai nobīdei iemesls varētu būt spīdīgās stāvaines *Hylocomium splendens* (hylspl) 100% klājums

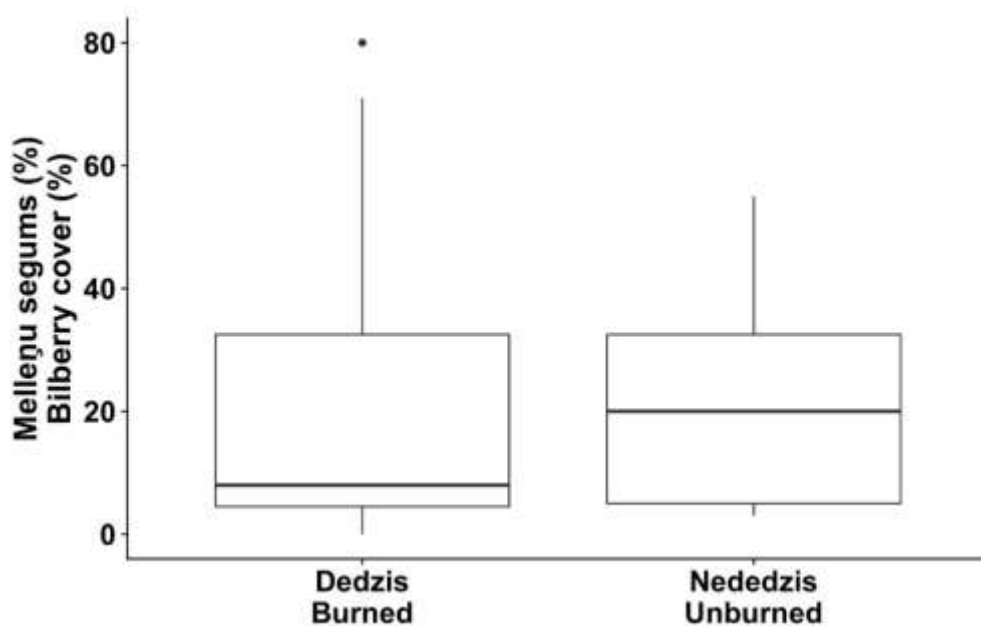
parauglaukumiņā. Kreisajā ordinācijas daļā novietojušās sugas, kas raksturīgas nedegušām teritorijām, bet labajā pusē degušajām teritorijām. Pēc ordinācijas redzams, ka brūklene vairāk sastopama degušajās audzēs. Tādas sūnu suga, kā parastā straussūna *Ptilium crista – castrensis* (pterca) raksturīgāka nedegušajām audzēm, bet degušajām, piemēram, parastais dzegužlins *Polytrichum commune* (polcom).



12.attēls. Parauglaukumiņu veģetācijas DCA ordinācija. Kvadrāta simbols – degusī jaunaudzē, trīsstūra simbols nedegusī jaunaudzē, apļa simbols – suga.

Figure 12. The DCA ordination of ground cover vegetation in plots. Quadrat symbol – burned young stand, triangle symbol unburned young stand, circle symbol - species.

Jaunaudzēs ar dažādu traucējumu vērojamas nelielas atšķirības. Kopumā mellenes segums šajās teritorijās bija 0 – 80%. Maksimālais mellenes segums ir lielāks degušajās jaunaudzēs (80%), tomēr arī minimālais segums (0%) ir sasniegts šajās jaunaudzēs. Segums starp degušajām un nedegušajām jaunaudzēm nav statistiski būtiski atšķirīgs ( $p$ -vērtība= 0,8950), lai arī degušajās jaunaudzēs ir pārstāvēti parauglaukumi, kur mellene nebija sastopama (13. attēls).



13. attēls Parastās mellenes *Vaccinium myrtillus* segums (%) degušās un nedegušās jaunaudzēs.

Figure 13. Bilberry *Vaccinium myrtillus* cover (%) in burned and unburned young stands.

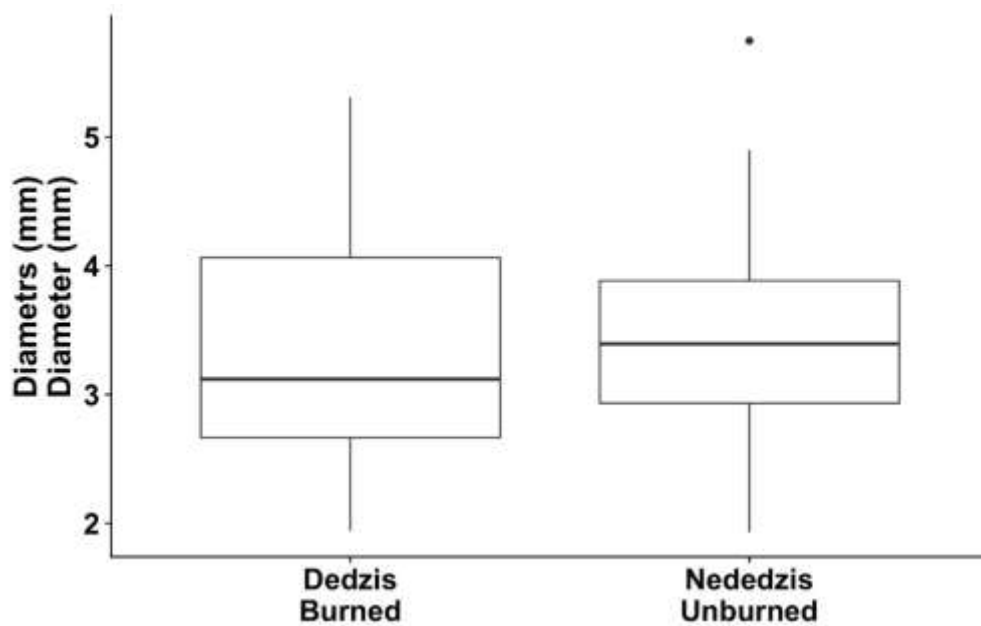
Maksimālais mellenes diametrs (5,8 mm) ir sasniegts nedegušajā jaunaudzē, jeb mežaudzē, kurā veikta kopšanas cirte. Ramets ar mazāko diametru (1,9 mm) atradās degušajā jaunaudzē. Vidējais parauglaukuma melleņu rametu diametrs starp teritorijām būtiski neatšķiras, attiecīgi lielākie parauglaukuma vidējie diametri (3,6 mm) atrodami abu veidu mežaudzēs. Ramets ar lielāko maksimālo augstumu (44,6 cm) atradās degušajā jaunaudzē, tāpat arī ramets ar mazāko augstumu (15,8 cm). Mellenes rametu vecums jaunaudzēs bija robežās no trīs līdz astoņiem gadiem. Maksimālais vecums (astoņi gadi) sasniegts abos mežaudžu veidos. Minimālais vecums vairumā parauglaukumu bijis četri gadi. Lielākais vidējais vecums parauglaukuma ietvaros (6,2 gadi) atradās nedegušajā mežaudzē, bet zemākas (4,9 gadi) atradās degušajā jaunaudzē (3. tabula).

Jaunaudzēs augušo parastās mellenes *Vaccinium myrtillus* rametu parametri. Kolonnas minimālā un maksimālā vērtība iekrāsota. PL – parauglaukuma numurs; Mez\_Vec – mežaudzes vecums; Apraksts – degusi, vai nedegusi, Max – maksimālais; Min – minimālais; Vid – vidējais; D – diametrs; H – augstums; V – vecums.

Table 3. Bilberry *Vaccinium myrtillus* ramet parameters at young forest stands. Column minimal and maximal values colored. PL – plot number; Mez\_Vec – forest stand age; Apraksts – burned or unburned; Max – maximal; Min – Minimal; Vid – average; D – diameter; H – height; V – age.

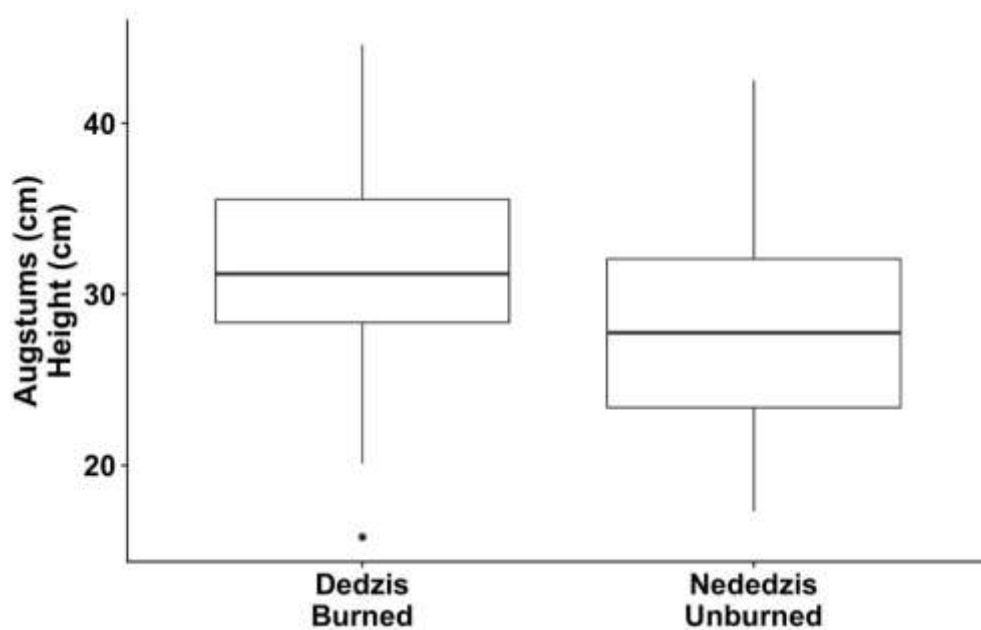
PL	Mez_Vec	Apraksts	Max_D	Min_D	Vid_D	Max_H	Min_H	Vid_H	Max_V	Min_V	Vid_V
1	14	Jaun_ned	4,9	1,9	3,3	39,3	17,3	26,3	8	4	6,2
2	21	Jaun_ned	5,8	2,4	3,6	42,5	19	29,8	7	4	5,7
3	13	Jaun_ned	4,1	2,8	3,5	35,3	19,8	27,6	7	4	5,7
7	17	Jaun_deg	4,3	2,1	3,3	41,1	24,2	31,8	7	4	5,3
8	17	Jaun_deg	4,6	1,9	3,0	39,2	15,8	29,2	7	3	4,9
9	20	Jaun_deg	5,3	2,3	3,6	44,6	23	32,6	8	4	5,5

Mellenes diametrs starp degušām un nedegušām audzēm būtiski neatšķiras (p-vērtība = 0,4675) (14. attēls). Turpretī mellenes augstums starp abu veidu mežaudzēm būtiski atšķiras (p-vērtība = 0,0372) (15.attēls), tāpat arī to vecums (p-vērtība = 0,0184) (16. attēls).



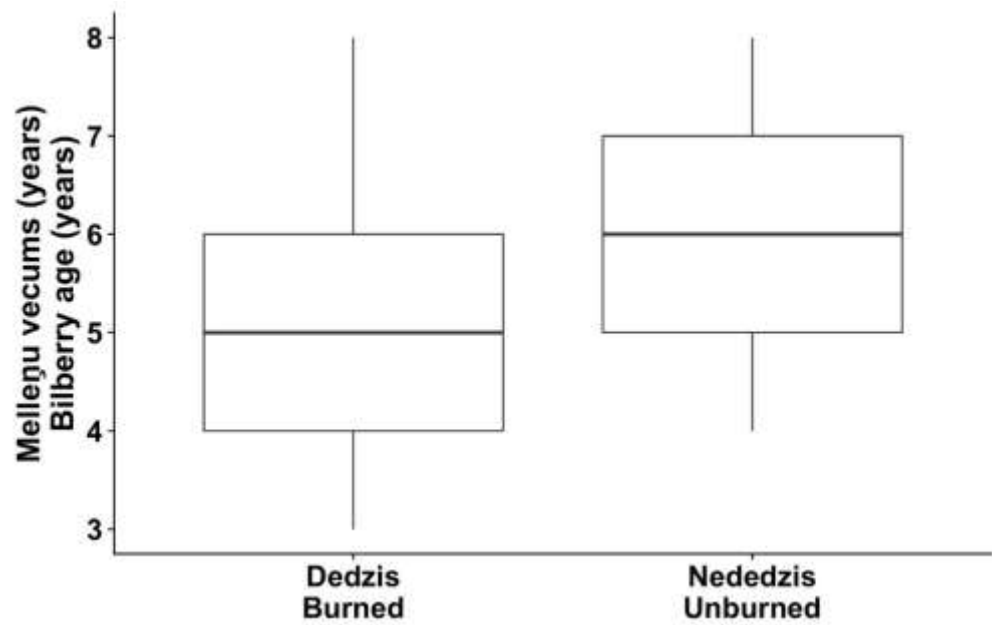
14. attēls Parastās mellenes *Vaccinium myrtillus* diametrs degušās un nedegušās jaunuzdēs.

Figure 14. Bilberry *Vaccinium myrtillus* diameter in burned and unburned young stands.



15. attēls Parastās mellenes *Vaccinium myrtillus* augstums degušās un nedegušās jaunuzdēs.

Figure 15. Bilberry *Vaccinium myrtillus* height in burned and unburned young stands.



16. attēls. Parastās mellenes *Vaccinium myrtillus* vecums degušās un nedegušās jaunaudzēs.

Figure 16. Bilberry *Vaccinium myrtillus* age in burned and unburned young stands.

## 4. DISKUSIJA

### 4.1. Dažāda vecuma mežaudzes

Katrai mežaudzei ir ne vien koku sugu kopums, bet arī meža zemsedzē esošais veģetācijas stāvs, kas raksturīgs noteiktam meža tipam. Dažāda vecuma mežaudzēs pētījuma gaitā noteiktas 29 mētrājam raksturīgas augu sugas, kas ir tipiskas nabadzīgiem mežu tipiem (Kabucis 2001). Šādā meža tipā potenciāli sastopamo sugu skaits ir lielāks, aptuveni 80 sugas (Berķis u.c. 2003). Sugu skaita atšķirības, iespējams, izskaidrojamas ar to, ka pētītajās mežaudzēs, vairumā gadījumu, ir atļauta mežsaimnieciskā darbība, tādējādi tajās nav sastopama maksimālā sugu daudzveidība. Tāpat jāņem vērā, ka parauglaukumu novietojums primāri bija atkarīgs no mellenes seguma, tādējādi veģetācijas dati neatspoguļo precīzu veģetācijas sastāva stāvokli visā mežaudzē. Pētījumā konstatēto sugu sarakstā nav atrodama neviena aizsargājama augu suga. Atrasta Baltijas jūras reģiona sarkanās grāmatas suga – tumšsarkanā dzeguzene *Epipactis atrorubens*, kas Latvijas teritorijā ir nevienmērīgi izplatīta, bet raksturīga suga piejūrā, kas ir šī pētījuma teritorija (Anonīms 2014).

Neizteiktā grupēšanās DCA ordinācijā, visticamāk, nozīmē, ka šajā gadījumā mežaudzes vecums nav bijis būtisks ietekmējošais faktors veģetācijas sastāva veidošanā pētījuma parauglaukumos, jo veģetācijas sastāvs tajās ir līdzīgs. Literatūrā apgalvo, ka starp dažāda vecuma audzēm vērojamas veģetācijas atšķirības, proti, lielākais sugu skaits atrodams jaunās audzēs (līdz 30 gadiem), bet pēc šī vecuma sasniegšanas seko sugu skaita samazinājums (Tonteri 1994). Ar to varētu izskaidrot tendenci DCA ordinācijā vecākajiem parauglaukumiem novietoties tuvāk centram, bet jaunākajiem novietoties perifērijā (7.attēls). Ordinācijas attēlā tuvāk jaunākajām audzēm (<50 gadi) izvietojušās tādas sugas, kas raksturīgas atvērtiem apstākļiem - meža avene *Rubus idaeus* (rubida), parastā ērgļpaparde *Pteridium aquilinum* (pteaqu) un sila virsis *Calluna vulgaris* (calvul) (Priedītis 2014) (7.attēls), norādot, ka jaunajās audzēs ieplūstošās gaismas daudzums ir lielāks nekā vecajās audzēs. Gaisma ir viens no faktoriem, kas ietekmē arī melleņu sastopamību un segumu (Tolvanen 1994).

Mežaudzes vecumam ir statistiski būtiska pozitīva saistība ar mellenes segumu (8.attēls). Dažāda vecuma mežaudzēs gaismas ieplūdes daudzums atšķiras vairāku faktoru dēļ. Meža forma, biežība un sugu sastāvs ietekmē gaismas daudzumu, kas nonāk līdz veģetācijas stāvam (Nesterovs 1954). Vecajās mežaudzēs esošie gaismas apstākļi ir optimāli veiksmīgai jaunu dzinumu veidošanai, tādēļ mellenes segums sasniedz maksimumu. Ēnaini apstākļi nelabvēlīgi ietekmē mellenes jauno dzinumu veidošanos un tādējādi arī tās segumu (Parlane et al. 2006). Mežaudzes vainagam saslēdzoties, radiācijas daudzums samazinās un mellene aiziet

bojā gaismas trūkuma dēļ (Parlane et al. 2006). Par optimālu gaismas daudzumu uzskata 50% noēnojumu (Storch 1993). Iegūtie rezultāti ir saskaņā arī ar citu autoru pētījumiem (Kardell, Eriksson 1995, Atlegrim, Sjoberg 1996). Gaismas ietekmes dēļ turpmāko pētījuma gaitā būtu svarīgi ne vien aprakstīt veģetāciju un ievākt mellenes rametus, bet arī pēc iespējas pilnīgāk raskurot mežaudzē esošo koku parametrus, piemēram, ieplūstošās gaismas daudzumu, kā arī koku augstumu un biežību. Citu autoru pētījumā pieaugot koku augstumam un biežībai, samazinās mellenes rametu parametri, un šie faktori izskaidro 89% no visām melleņu rametu struktūru variācijām rezultātos (Parlane et al. 2006). Iespējams, ka arī šajā pētījumā lielu daļu iegūto rezultātu būtu iespējams izskaidrot ar dažādiem mežaudzes parametru mērījumiem, kas ietekmējuši mellenes rametu parametru lielumus un tās segumu. L. Robaltes (2014) veiktajā pētījumā mežaudzes parametriem (šķērslaukumam, raukumam, diametram) bija būtiska pozitīva saistība ar mellenes rametu dimensijām. Tomēr jāņem vērā arī tas, ka mellenes segums laikā variē (Lähde, Nieppola 1987) un, to ietekmē arī pārnadžu barošanās (Bergstedt, Milberg 2001). Pētījums veikts divu sezonu garumā, tādēļ pastāv iespēja, ka šis faktors nedaudz ietekmē rezultātus.

Iespējams, ka dažāda vecuma mežaudzēs ietekmējošais faktors ir ne vien vecums, bet arī kāds cits faktors, kurš nav ticis ņemts vērā. Viens no šādiem faktoriem varētu būt slāpekļa daudzuma atšķirības augsnē. Vairākos pētījumos ir noskaidrots, ka šis ir galvenais limitējošais elements boreālo mežu ekosistēmās (Nieppola 1993 cit. pēc Mäkipää 1999). Par optimālu slāpekļa daudzumu humusa slānī mellenei uzskata 13,2 g/kg. Tomēr zinātnieki noskaidrojuši, ka sīkkrūmiem nav, vai ir zems potenciāls reaģēt pozitīvi uz pievienotu slāpekļa daudzumu (Mäkipää 1999). Sīkkrūmi ir pielāgojušies limitētiem barības vielu apstākļiem (Chapin et al. 1986), tādējādi mellenes dominanci boreālo mežu zemsedzē nosaka nevis barības vielu gradients, bet citi apstākļi, piemēram, gaismas un ūdens pieejamība (Mäkipää 1999). Līdzīgi secinājumi iegūti arī citā pētījumā (Nielsen et al. 2007). Tādēļ iespēja, ka mellenes parametrus ietekmējis dažāds slāpekļa daudzums mežaudzēs, ir neliela.

Ne vien mellenes segums sniedz informāciju par mellenes augšanu un vairošanos, bet arī rameta parametru lielumi. Mežaudzes vecums ir būtiski pozitīvi saistīts ar mellenes rametu parametriem (8., 9., 10., 11. attēls), kas ir pretrunā ar cita autora pētījumu, kurā visi mellenes rameta parametri samazinās, pieaugot mežaudzes briedumam (Nielsen et al. 2007). Viens no pētījumā apskatītajiem parametriem bija rametu diametrs. Ritchie (1955) apgalvoja, ka mellenes diametrs ir proporcionāls tās vecumam, tādējādi varētu šķist, ka augstums, diametrs un vecums ir savstarpēji saistīti lielumi. Arī iepriekšējos pētījumos secināts, ka melleņu parametri ir savstarpēji saistīti (Robalte 2014, Jansone 2016). Tomēr šajā pētījumā saistība

netika analizēta, jo nav zināms, kurš parametrs ir ietekmējošais. Maksimālo diametru sasniegušajai mellei ir attiecīgi arī lielākais augstums, kas ir saskaņā ar apgalvojumu, ka parametri ir savstarpēji saistīti (2.tabula). Lielākās dimensijas ramets atrasts 108 gadus vecā audzē, kas varētu nozīmēt, ka vides apstākļi šajā audzē ir bijuši optimāli veiksmīgai attīstībai un augšanai. Turpretī atvērtos apstākļos – jaunaudzē, ievākts ramets ar mazāko diametru (2. tabula). Rameta vecums bija četri gadi, tādēļ var apgalvot, ka virszemes dzinums ir veidojies pēc traucējuma un biotopā izveidojušies apstākļi nav pietiekami optimāli, lai šādā laika periodā sīkkrūms sasniegtu lielāku dimensiju.

Tā kā rameta diametra dimensiju izmēri ir saistīti ar rameta augstumu (Jansone 2016), tad jaunaudzē sasniegts arī zemākais vidējais rameta augstums (26,3 cm). Ramets ar lielāko augstumu 41,2 cm ievākts 198 gadus vecā audzē. Rameta sasniegtais augstums ir ievērojams, salīdzinot ar citu autoru pētījumiem, kur rameti bija augstumā no 11 cm blīvās audzēs, līdz 25 cm atvērtās priežu audzēs (Parlane et al. 2006), norādot, ka apstākļi šajās mežaudzēs ir veicinājuši sīkkrūmu stiepšanos garumā. Iespējams, ka vainaga saslēgšanās un mazāka gaismas ieplūde ir veicinājusi šo procesu, tādējādi vecākās mežaudzēs atrodami garāki rameti (Janke 2015). Pastāv uzskats, ka palielināts radiācijas daudzums, kas rodas atvērtos apstākļos, samazina apikālo dominēšanu, tādēļ mellenes rameti sasniedz mazāku augstumu (Tolvanen 1993 cit. pēc Cline 1991). Jaunaudzēs ievākto melleņu rameti ir salīdzinoši īsi (vidēji 26,3 – 27,6 cm) (2. tabula). Jaunaudzēs neatrada nevienu ievērojamu (>50cm) augstumu sasniegušu mellenes rametu, kas varētu liecināt par to, ka ramets saglabājies no iepriekšējās mežaudzes, kas teritorijā pastāvējusi vēl pirms traucējuma (Tolvanen 1995).

Arī rametu vecums apstiprina, ka neviens ramets jaunaudzēs nav saglabājies no iepriekšējās mežaudzes. Pētījumā ievākto melleņu rametu vecums bija robežās no trīs līdz 18 gadiem (2. tabula). Mellenes vecumam konstatēta pozitīva saistība ar mežaudzes vecumu (11.attēls). Nielsen et al. (2007) pētījumā parādīts, ka mežaudzes brieduma klase, mikroreljefs, koku biomasa un augsnes mitrums ir faktori, kas izskaidro vecuma variāciju mellenes populācijas ietvaros. No tā var secināt, ka nevis mežaudzes vecums ir ietekmējošs faktors, bet mežaudzes vecuma nodrošinātie vides apstākļi. Arī 10 un 13 gadus vecās mellenes ievāktas mežaudzēs, kuras bija vecākas par 100 gadiem, vecākie rameti atrodami galvenokārt nobriedušās audzēs. Viens no iemesliem varētu būt, ka biotops šādās mežaudzēs ir kļuvis stabils un tādēļ zemsedzē esošā veģetācija var sasniegt lielāku vecumu (Rixen et al. 2004). Kopumā melleņu vecums parauglaukumos lielākoties nepārsniedza 7 gadus. Iespējams, pēc šāda vecuma sasniegšanas mellenes rametu izdzīvotība samazinās. Zināms, ka lielākā mellenes rametu mirstība ir vērojama līdz piecu gadu vecumam (Viereck Wagner 1983 cit. pēc Schimmel,

Granström 1996). Piecu gadu vecums pieminēts arī saistībā ar veģetatīvās svairošanās intensitāti. Uzskata, ka šādā vecumā mellenes visintensīvāk veido jaunus klonus, tādējādi pēc to īpatsvara audzē var spriest, par populācijas atjaunošanās sekmēm (Tolvanen 1995). Šajā pētījumā noskaidrots, ka, pieaugot mežaudzes vecumam, statistiski būtiski samazinās iespēja, ka parauglaukumā būs šāda vecuma mellenes, tas ir saskaņā ar Nielsen et al. (2007) pētījumu. Iespējams, šis ir viens no evolūcijas gaitā izveidotajiem veiktīgākās izdzīvošanas pielāgojumiem. Pirmajos gados mellenes galvenokārt iegulda resursus, lai vairotos, jo tad mirstības līmenis ir visaugstākais, bet pārsniedzot, aptuveni 7 gadu sliekšni tā sāk ieguldīt enerģiju galvenokārt savā augšanā, un tā rezultātā sasniedz ievērojamu vecumu, bet klonus vairs aktīvi neveido. Pastāv iespēja, ka pētījuma gaitā, skaitot gadskārtas, tikušas pieļautas kļūdas. Tomēr darbā izvēlēta vecuma noteikšanas metode ir uzskatāma par precīzāko. Iespējams noteikt mellenes rametu vecumus arī pēc rametu segmentu skaita, kas ir ātrāka, tomēr neprecīzāka metode (Rixen et al. 2004). Teorētiski pēc rametu dimensijām ir iespējams spriest par aptuveno rameta vecumu (Robalte 2014). Šāda veida vecuma noteikšana aizņem mazāk laika, tomēr iegūtie rezultāti ir aptuveni, bet, nosakot gadskārtu skaitu, kļūda ir +/- viena gada robežās.

Nenoliedzami daudzus interesējošs jautājums ir, vai šajā pētījumā noteiktie parametri ir saistāmi ar potenciālo ogu ražu. Flower-Ellis (1971) konstatējusi, ka ogu masa un daudzums ir atkarīgs no mellenes rametu parametru lielumiem, bet Ihalainen (2001) apgalvoja, ka ogu produktivitāte ir pozitīvi saistīta ar koku diametru. Tā kā galvenokārt priežu mētrājos augošiem kokiem lielākā vecumā ir novērojams lielāks diametrs, pastāv iespēja, ka tieši vecākās priežu audzēs melleņu produktivitāte būs lielāka, jo arī pētījuma gaitā noskaidrots, ka vecākās mežaudzēs atrastie rameti ir ar statistiski būtiski lielākām dimensijām (9., 10., 11. attēls). Lai apgalvojumu apstiprinātu ar faktiem, nepieciešams veikt papildu pētījumu, iekļaujot gan pēc iespējas pilnīgāku mežaudzes raksturošanu, gan arī mellenes ražas noteikšanu.

#### **4.2. Degušās un nedegušās jaunaudzes**

Meža teritorijās noris dažādi traucējumi, tostarp mežizstrāde un meža ugunsgrēki. Lai novērtētu šo traucējumu ietekmi uz mellenes rametu parametru lielumiem un atjaunošanās sekmēm, veidoti parauglaukumi gan kontroles jaunaudzēs, kas veidojušās kailcirtes rezultātā, gan jaunaudzēs, kurās iepriekš norisinājies meža ugunsgrēks. Ugunsgrēkiem vēsturiski piemīt liela nozīme boreālo mežu ekosistēmās (Viereck 1983 cit. pēc Schimmel, Granström 1993), tas tiek uzskatīts par galveno dabisko traucējuma veidu (Hautala et al. 2001). Šāds traucējums rada atvērumus kokaudzes zemsedzē, kas nodrošina jaunu vidi augu augšanai un sniedz iespēju

sekmīgāk atjaunoties. Lokālā mērogā palielinās mikroklimata heterogenitāte un barības vielu aprīte. Atvērumu vietas kļūst par piemērotām, lai augi vairotos dzimumiski, kas citos apstākļos boreālajos mežos zemsedzes veģetācijā noris reti (Kuulvainen 1994 cit. pēc Schimmel, Granström 1996). Mellenes dzimumvairošanos ierobežojošie faktori ir sēklu trūkums un piemērotas mikrovides neesamība, bet atklāta minerālaugsne pēc traucējuma nodrošina sēklu dīgšanu un tādā veidā palielinās ģenētiskā daudzveidība (Schimmel, Granström 1996, Romme et al. 1997 cit. pēc Hautala et al. 2001). Līdzīgu efektu rada arī cilvēku darbība, piemēram, augsnes sagatavošana, ja tiek atsegta tikai minerālaugsne (Hautala et al. 2001). Atklāta minerālaugsne ir pieejama ne vien mellenes sēklu dīgšanai, bet arī citām veģetācijas slāni veidojošām sugām. Pētījuma laikā konstatētas 15 augu sugu nedegušajās jaunaudzēs un 10 degušajās jaunaudzēs, kas ir mazāk, nekā Marozas et al. (2007) pētījumā, kur konstatētas 28 sugas degušajās, bet 17 kontroles audzēs.

Meža ugunsgrēks aptur pašreizējo sukcesijas virzienu, ļaujot teritoriju kolonizēt agrīnās sukcesionālajām sugām, piemēram, pļavas nārbulim *Melampyrum pratense* (Marozas et al. 2007). Vidējais kopējais veģetācijas segums parauglaukumiņa ietvaros bija atšķirīgs, nedegušajās jaunaudzēs 44,5%, bet degušajās 67,7%. Tas ir saskaņā ar Marozas et al. (2007) pētījumu. Tikai nesen degušās mežaudzēs segums ir zemāks, nekā nedegušās, tādēļ var spriest, ka jaunaudžu sasniegtais vecums ir bijis pietiekams, lai veiksmīgi atjaunotu zemsedzes veģetāciju (Marozas et al. 2007). Tāpat zemsedzes veģetācijā atjaunojusies ir arī mellene. Literatūrā minēts, ka brūklene un mellene pēc meža ugunsgrēka atjaunojas pēc pieciem gadiem. Tā kā jaunaudzes veidojušās vairāk nekā pirms 13 gadiem, tad mellene šo teritoriju ir paspējusi kolonizēt un aizņemt lielāko daļu projektīvā seguma. Tomēr citā literatūrā apgalvo, ka sīkkrūmi atjaunojas 5 – 15 gadus pēc ugunsgrēka (Gorshkov et al. 1996). Uzskata, ka mellene labāk atjaunojas pēc stresa, nekā citas sīkkrūmu sugas, piemēram, brūklenes. Tādēļ, ka tās morfoloģiskā uzbūve un snaudošie pumpuri palīdz veiksmīgāk atjaunoties pēc stresa apstākļiem (Bryant et al. 1983).

Cits svarīgs nosacījums, lai veiksmīgāk atjaunotos, ir brīva teritorija, kuru kolonizēt. Visbiežāk ugunsgrēka gadījumā sūnu slānis tiek zaudēts un tādējādi sūnu sugas no jauna sāk kolonizēt brīvo teritoriju. Par sūnu pioniersugām uzskatāmas dzegužlina *Polytrichum* sugas (Marozas et al. 2007). Arī šajā pētījumā parastais dzegužlins *Polytrichum commune* atrasts tikai degušajās audzēs. Lai arī ugunsgrēks noticis pirms 26 gadiem, joprojām vērojamas tā sekas, literatūrā minēts, ka izmaiņas sūnu stāva sastāvā ir redzamas pat 11 gadus pēc traucējuma. Ar laiku šīs sugas aizvieto vēlākas sukcesionālās sugas viļņainā divzobe *Dicranum polysetum*, slotiņu divzobe *Dicranum scoparium*, spīdīgā stāvaine *Hylocomium splendens* (Marozas et al.

2007). Šīs sugas galvenokārt pārstāvētas nedegušajās jaunaudzēs (12. attēls). Kas nozīmē to, ka šīs audzes veģetācija ir uzskatāma par vēlākā sukcesijas stadijā esošu.

Meža ugunsgrēkā tiek zaudēts ne vien sūnu, bet arī nobiru un kūlas slānis, tomēr šajā pētījumā lielāks nobiru un kūlas slānis konstatēts degušajās audzēs (vidēji 53,5 %), bet nedegušajās nobiru slāņa segums – 30 % (3. pielikums). Tas varētu būt izskaidrojams ar straujo veģetācijas atjaunošanos pēc ugunsgrēka, kā rezultātā rodas arī vairāk nobiru un kūlas. Pigott (1983) norāda, ka mellene ir augstāka tad, kad nobiru un sūnu slānis ir lielāks, tomēr nav skaidra sūnu labvēlīgā ietekme. Kā iespējamais arguments minēts tas, ka sūnas mellenēm nodrošina patvērumu no vēja, sala un tās var pasargāt melleni no šo faktoru bojājumiem (Carlsson, Callaghan 1991) un arī samazina konkurenci ar liekto ciņusmilgu (Parlane et al. 2006). Iespējams, ka nevis sūnas pozitīvi ietekmē mellenes rametu augšanu, bet gan mellenes ramets veido piemērotu mikroklimatu sūnu augšanai (Pigott 1983). Arī šajā pētījumā mežaudzēs, kurās bija lielāks nobiru un kūlas slānis (degušās jaunaudzes) mellenes rameti ir augstāki (15. attēls), tomēr sūnu segums procentos šajās mežaudzēs ir zemāks. Jāņem vērā, ka pētījumā sūnu un nobiru daudzums noteikts kā segums procentos, nenoteica slāņa biezumu. Tādēļ papildus sūnu un nobiru slāņa segumam procentos būtu svarīgi noteikt arī slāņa biezumu.

Pēc vidējas intensitātes meža ugunsgrēka sagaidāma aktīvāka veģetatīvā augšana, palielinās jauno rametu produkcija, tomēr svarīgi, lai mellenes ģenets nebūtu termiski bojāts (Hautala et al. 2001). Tā kā vasarzaļajām augu formām veidojas rezerves pazemes daļās, tas palīdz augam strauji atjaunoties pēc traucējuma un sniedz pārākumu attiecībā pret ziemzaļajām sugām (Chapin 1980). Atjaunošanās pēc traucējuma bieži ir novērojama vairākiem sīkkrūmiem, kas nozīmē, ka augam ir pietiekams daudzums resursu un tas spēj efektīgi izmantot pieejamo jauno teritoriju (Ashmun et al. 1982). Dzinumi, kas atjaunojušies, aug ātri, jo tie izmanto pieejamo resursu rezervuārus no vecajiem rametiem (Tolvanen 1993 cit. pēc Cook 1985). Tomēr ja dzīves cikla sākumā ramets aug strauji un veido vairāk ziedu, tas var rezultēties saīsinātā dzīves ciklā. Pastāv viedoklis, ka mellene ir uzskatāma par jutīgu sugu pret izžūšanu un fizikāliem bojājumiem, kuri rodas arī pēc ugunsgrēka (Tolvanen 1994).

Pētījumā bija sagaidāmas atšķirības mellenes segumā starp abu veidu mežaudzēm, tomēr tās netika novērotas. Segums starp abu veidu mežaudzēm nav statistiski būtiski atšķirīgs (13. attēls). Iespējams, ka ievākto rametu skaits ir pārāk mazs, lai uzrādītu atšķirības.

Literatūrā pastāv krasi pretēji viedokļi par mellenes spēju pielāgoties dažādiem vides apstākļiem. Nin et al. (2017) uzskata, ka mellenei ir zema pielāgotības spēja, tomēr cits autors uzskata, ka mellenei piemīt plastiska morfoloģija un tā spēj sniegt nekavējošu atbildes reakciju uz vides pārmaiņām (Ritchie 1955, 1956). Iegūtie rezultāti apstiprina, ka mellene uz vides

atšķirībām reaģē ar morfoloģiskām izmaiņām. Pētījuma gaitā apskatīti mežaudzes vecuma parametri un jaunaudžu traucējuma veida ietekme, tomēr, lai iegūtu pēc iespējas precīzākus rezultātus, būtu svarīgi ņemt vērā arī citus, viegli nosakāmus parametrus. Literatūrā minēts, ka nokrišņu daudzums, augsnes mitrums un ķīmiskais sastāvs ir primārie faktori, kas ietekmē mellenes sastopamību (Fernandez-Calvo, Obeso 2004). Tādēļ pētījuma ietvaros būtu vērtīgi ievākt arī augsnes paraugus, tomēr to analīze prasa lielus finansiālus ieguldījumus. Tāpat faktori, kuru ietekmei ir pakļauti mellenes rameti ir pārnadžu barošanās, sūnu slāņa biezums, koku biezība, koku vainaga slēgums, koku diametrs, koku augstums, kuru noteikšana būtu vajadzīga turpmāk veiktos pētījumos (Parlane et al. 2006).

## SECINĀJUMI

1. Pieaugošam mežaudzes vecumam un tajā esošajiem vides apstākļiem ir pozitīva saistība ar melleņu rametu dimensijas palielināšanos
2. Vecākās mežaudzēs ir mazāks trīs līdz piecus gadus vecu melleņu rametu skaits, kas norāda uz samazinātu atjaunošanās intensitāti. Visintensīvākā melleņu atjaunošanās noris aptuveni 50 – 80 gadus vecās mežaudzēs
3. Meža ugunsgrēks palielina agrīno sukcesionālo sugu skaitu, tādējādi tiek mainīts iepriekšējās sukcesijas virziens
4. Meža ugunsgrēks jaunaudzēs būtiski neietekmē mellenes rametu projektīvo segumu un diametru, bet degušajās jaunaudzēs mellenes veido augstākus rametus

## PATEICĪBAS

Izsaku vislielāko pateicību darba vadītājiem Didzim Elfertam un Ārim Jansonam par palīdzību darba izstrādes procesā. Pateicība Lindai Robaltei par palīdzību tēmas izvēlē, paraugu apstrādē un konsultēšanu darba gaitā. Pateicība Ivo Dinsbergam par pastāvīgā preperāta fotogrāfiju veidošanu. Paldies, Latvijas Universitātes Bioloģijas fakultātes Augu fizioloģijas katedrai par iespēju veidot pastāvīgos preperātus. Darbs izstrādāts ar Valsts mežzinātnes institūta "Silava" finansiālu atbalstu.

## LITERATŪRAS SARAKSTS

1. Albert T., Raspé O., Jacquemart A – L. 2004. Clonal diversity and genetic structure in *Vaccinium Myrtillus* populations from different habitats. – Belgian Journal of Botany, 137: 155 – 162.
2. Anonīms. 2014. TUMŠSARKANĀ DZEGUZENE
3. Anonīms. 2018. Meža nozare skaitļos un faktos. [https://www.zm.gov.lv/public/ck/files/skaitlifakti\\_LV\\_2018web.pdf](https://www.zm.gov.lv/public/ck/files/skaitlifakti_LV_2018web.pdf), skatīts 09.05.2018.
4. Archer S., Tieszen L. L. 1986. Plant response to defoliation: hierarchical considerations. In Grazing research at northern latitudes. Edited by O. Gudmundsson. Plenum Publishing Corporation, New York, 45 – 59 pp.
5. Ashmun J. W., Thomas R. J., Pitelka L. F. 1982. Translocation of photoassimilates between sister ramets in two thizomatous forest herbs. – Annales Botanici, 49: 403 – 415.
6. Atlegrim O. 1991. Interaction between the bilberry (*Vaccinium myrtillus*) and a guild of insect larvae in boreal coniferous forest. Ph. D. Thesis. Sweden, Swedish University of Agricultural Sciences, 22 pp.
7. Atlegrim O., Sjöberg K. 1996. Response of bilberry (*Vaccinium myrtillus*) to clear cutting and single – tree selection harvest in uneven – aged boreal *Picea abies* forests. - Forest Ecology and Management, 86: 39 – 50.
8. Bates D., Maechler M., Bolker B., Walker S. 2015. Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. - Journal of Statistical Software, 67: 1 – 48.
9. Bergeron Y., Leduc A., Harvey B.D., Gauthier S. 2002. Natural fire regime: a guide for sustainable management of Canadian boreal forest. - Silva Fennica, 36: 81 – 95.
10. Bergstedt J., Milberg P. 2001. The Impact of logging intensity on field – layer vegetation in Swedish boreal forests. - Forest Ecology and Management, 154: 105 – 115.
11. Berķis A., Meijere A., Sedlenieks A., Vanags A., Ansons G., Rove I., Brauns J., Grīslis J., Gaigals M. 2003. Latvijas valsts meži. ROKASGRĀMATA meža tipu noteikšanai, 68 lpp.
12. Boulanger-Lapointe N., Järvinen A., Partanen R., Herrmann T. M. 2017. Climate and herbivore influence on *Vaccinium myrtillus* over the last 40 years in northwest Lapland, Finland. – Ecosphere, 8.

13. Bryant J. P., Chapin F. S. III., Klein D. R. 1983. Carbon/nutrient balance of boreal plants in relation to vertebrate herbivory. – *Oikos*, 40: 357 – 368.
14. Cajander A. K. 1926. The theory of forest types. – *Acta Societatis pro Fauna et Flora Fennica*, 29: 1 – 108.
15. Carlsson B. A., Callaghan T. V. 1991. Positive interactions in tundra vegetation and importance of shelter. – *Journal of Ecology*, 79: 973 – 983.
16. Chapin F. S. III. 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11: 233 – 260.
17. Chapin III F. S., Vitousek P. M., Van Cleve K. 1986. The nature of nutrient limitation in plant communities. – *The American Naturalist*, 127: 48 – 58.
18. Cline M.G. 1991. Apical dominance. – *Botanical Review.*, 57: 318 – 358.
19. Cook R. E. 1985. Growth and development in clonal plant populations. In *Population biology and evolution of clonal organisms*. Edited by J. B. C. Jackson, L. W. Buss, R. E. Cook. Yale University Press, New Haven, Conn., 259 – 296 pp.
20. Emanuelsson U. 1984. Ecological effects of grazing and trampling on mountain vegetation in Northern Sweden. Ph. D. Thesis. Sweden, University of Lund., 157 pp.
21. Eriksson O., Froberg H. 1996. “Windows of Opportunity” for Recruitment in Long – Lived Clonal Plants: Experimental Studies of Seedling Establishment in *Vaccinium* Shrubs. – *Canadian Journal of Botany*, 74: 69 – 74.
22. Featherstone A.W. 2002. Species profile: Blaeberry (*Vaccinium myrtillus*). Trees for life. Key. <https://treesforlife.org.uk/forest/blaeberry/> skatīts 09.05.2018
23. Fernandez – Calvo I. C., Obeso J. R. 2004. Growth, nutrient content, fruit production and herbivory in bilberry *Vaccinium myrtillus* L. along an altitudinal gradient. – *Forestry*, 77: 213 – 223.
24. Flower-Ellis J. G. K. 1971. Age structure and dynamics in stands of european blueberry (*Vaccinium myrtillus* L.) PhD dissertation. Stockholm, Research Notes. Royal College of Forestry, 107 pp.
25. Frak E., Jean-Francois P. 2002. The influence of altitude on the distribution of subterranean organs and humus components in *Vaccinium myrtillus* carpets. – *Journal of Vegetation Science*, 13: 17 – 26.
26. Gavrilova Ģ., Šulcs V. 2005. Latvijas vaskulāro augu flora. Latvijas Universitātes Bioloģijas institūts: Botānikas laboratorija, 73 lpp.
27. Gerdol R., Siffi C., Lacumin P., Gualmini M., Tomaselli M. 2012. Advanced snowmelt affects vegetative growth and sexual reproduction of *Vaccinium myrtillus* in a sub – alpine heath. – *Journal of Vegetation Science*, 24: 569 – 579.

28. Gorshkov V. V., Bakkal I. J., Stavrova N. I. 1996. Postfire recovery of Scots pine forest in two different regions of boreal zone. – *Silva Fennica*, 30: 209 – 219.
29. Granström A., Shimmel J. 1993. Heat effects on seeds and rhizomes of a selection of boreal plants and potential reaction to fire. – *Oecologia*, 94: 307 – 313.
30. Hannerz M., Hånell B. 1997. Effects on the flora in Norway spruce forests following clearcutting and shelterwood cutting. – *Forest Ecology and Management*, 90: 29 – 49.
31. Harris I.P., Jones P. D., Osborn T. J., Lister D. H. 2014. Updated high – resolution grids of monthly climatic observations – the CRU TS3. 10 dataset. – *International Journal of Climatology*, 34: 623 – 642.
32. Hautala H., Tolvanen A., Nuortila C. 2001. Regeneration strategies of dominant boreal forest dwarf shrubs in response to selective removal of understorey layers. – *Journal of Vegetation Science*, 12: 503 – 510.
33. Havas P. 1971. The water economy of the bilberry (*Vaccinium myrtillus*) under winter conditions. – *Rep. Kevo Subarctic Res. Stat*, 8: 41 – 52.
34. Havas P., Kubin E. 1983. Structure, growth and organic matter content in the vegetation cover of an old spruce forest in Northern Finland. - *Annales Botanici Fennici*, 20: 115 – 149.
35. Heath G. H., Luckwill L. C., Pullen O. J. 1938. The Rooting Systems of Heath Plants. – *Journal of Ecology*, 26: 331 – 352.
36. Heinselman M. L. 1981. Fire and succession in conifer forest of northern North America, 374 – 405 pp.
37. Hooper D., Chapin F. S. III, Ewel J. J., Hector A., Inchausti P., Lavorel S. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. – *Ecological Monographs*, 75: 3 – 35.  
<https://www.latvijasdaba.lv/augi/epipactis-atrorubens-hoffm-ex-bernh-besser/>, skatīts 17.05.2018.
38. Hultén E., Fries M. 1986. Atlas of North European vascular plants: North of the Tropic Cancer I – III. Königstein, Germany: Koelz Scientific Books.
39. Ihalainen M., Pukkala T. 2001. Modelling cowberry (*Vaccinium vitis-idaea*) and bilberry (*Vaccinium myrtillus*) yields from mineral soils and peatlands on the basis of visual field estimates. – *Silva Fennica*, 35: 329 – 340.
40. Jacquemart A. L., Thompson J. D. 1996. Floral and pollination biology of three sympatric *Vaccinium* (*Ericaceae*) Species in the Upper Ardennes, Belgium. – *Canadian Journal of Botany*, 74: 210 – 221.

41. Jäderlund A., Zackrisson O., Nilsson M. C. 1996. Effects of bilberry (*Vaccinium myrtillus* L.) litter on seed germination and early seedling growth of four boreal tree species. – *Journal of Chemical Ecology*, 22: 973 – 986.
42. Jäderlund A., Zackrisson O., Dahlberg A., Nilsson M – C. 1997. Interference of *Vaccinium myrtillus* on establishment, growth, and nutrition of *Picea abies* seedlings in northern boreal site. – *Canadian Journal of Forest Research*, 27: 2017 – 2025.
43. Janke, R. A. 1970. Transpiration resistance in *Vaccinium myrtillus*. – *American Journal of Botany*, 57: 1051 – 1054.
44. Jansone D. 2016. MELLEŅU RAMETU STRUKTŪRAS RAKSTUROJUMS DAŽĀDĀS MEŽAUDZĒS. Bakalaura darbs, Rīga, Latvijas Universitāte, 54 lpp.
45. Johnson E. A. 1992. *Fire and Vegetation Dynamics: Studies from the North American Boreal Forest*. Cambridge University Press, New York.
46. Jongmans A.G., van Breemen N., Lundström U., van Hees P. A.W., Finlay R. D., Srinivasan M., Unestam T., Giesler R., Melkerud P.- A., Olsson M. 1997. Rock – eating fungi. – *Nature*, 389: 682 – 683.
47. Kabucis L. (red). 2001. *Latvijas biotopi. Klasifikators*. Rīga: Latvijas Dabas fonds, 96 lpp.
48. Kalniņa A. 1995. Klimats. *Latvijas daba*, 2., 247 – 251 lpp.
49. Kangas J. 1998. Nonwood forest goods and benefits and the choice of forest management practises. In: Lund HG, Pajari B, Korhonen M (Eds) *Sustainable Development of Non-Wood Goods and Benefits from Boreal and Cold Temperate Forests*. – *EFI Proceedings*, 23: 203 – 210.
50. Kangas K., Markkanen P. 2001. Factors affecting participation in wild berry picking by rural and urban dwellers. – *Silva Fennica*, 35: 487 – 495.
51. Kardell L., Eriksson L. 1995. Berry production and ground vegetation. Effects of nitrogen fertilization over 15 – year period. Sweden, Swedish University of Agricultural Sciences.
52. Kļaviņš. 2015. Mellene (*Vaccinium myrtillus* L.)  
<http://www.latvijasdaba.lv/augi/vaccinium-myrtillus-l/>, skatīts 09.05.2018.
53. Koski T. M., Kalpio M., Laaksonen T., Sirkiä P. M., Kallio H. P., Yang B., Linderborg M., Klemola T. 2017. Effects of Insect Herbivory on Bilberry Production and Removal of Berries by frugivores. *Journal of Chemical Ecology*.
54. Kuulvainen T. 1994. Gap disturbance, ground microtopography, and the regeneration Dynamics of boreal coniferous forests in Finland: a review. – *Annales Zoologici Fennici*, 31: 35 – 51.

55. Kuusipalo J. 1983. Factors affecting the fruiting of bilberries: an analysis of categorical data set. – *Vegetatio*, 76: 71 – 77.
56. Lähde E., Nieppola J. 1987. Vegetation changes in stands of *Pinus sylvestris* L. in southern Finland. – *Scandinavian Journal of Forest Research*, 2: 369 – 377.
57. Laine K., Henttonen H. 1987. Phenolics/nitrogen ratios in the blueberry *Vaccinium myrtillus* in relation to temperature and microtine density in Finnish Lapland. – *Oikos*, 50: 389 – 395.
58. Löhmus A., Remm L. 2017. Disentangling the effects of seminatural forestry on an ecosystem good: Bilberry (*Vaccinium myrtillus*) in Estonia. – *Forest Ecology and Management*, 404: 75 – 83.
59. Mäkipää R. 1999. Response patterns of *Vaccinium myrtillus* and *V. Vitis – idaea* along nutrient gradients in boreal forest. – *Journal of Vegetation Science*, 10: 17 – 26.
60. Marozas V., Racinskas J., Bartkevicius E. 2007. Dynamics of ground vegetation after surface fires in hemiboreal *Pinus sylvestris* forests. – *Forest Ecology and Management*, 250: 47 – 55.
61. Miina J., Kotanen J-P., Salo K. 2009. Modelling the abundance and temporal variation in the production of bilberry (*Vaccinium myrtillus* L.) in Finnish mineral soil forests. – *Silva Fennica*, 43: 577 – 593.
62. Nestby R., Percival D., Martinussen I., Opstad N., Rohloff J. 2011. The European blueberry (*Vaccinium myrtillus* L.) and the potential for cultivation. A review. – *The European Journal of Plant Science and Biotechnology*, 5: 5 – 16.
63. Neto C. C. 2007. Cranberry and blueberry: Evidence for protective effects against cancer and vascular diseases. – *Molecular Nutrition and Food Research*, 51: 652 – 664.
64. Nielsen A., Totland Ø., Ohlson M. 2007. The effect of forest management operations on population performance of *Vaccinium myrtillus* on a landscape scale. *Basic and Applied Ecology*. – 8: 231 – 241.
65. Nieppola J. 1993. Understorey plants as indicators of site productivity in *Pinus sylvestris* L. stands. – *Scandinavian Journal of Forest Research*, 8: 49 – 65.
66. Nin S., Petrucci A. P., Del Bubba M., Ancillotti C., Giordani E. 2017. Effects of environmental factors on seed germination and seedling establishment in bilberry (*Vaccinium myrtillus* L.). – *Scientia Horticulturae*, 226: 241 – 249.
67. Nuortila C., Tuomi J., Aspi J., Laine K. 2006. Early – acting inbreeding depression in a clonal dwarf shrub, *Vaccinium myrtillus*, in a northern boreal forest. – *Annales Botanici Fennici*, 43: 36 – 48.

68. Nybakken L., Selås V., Ohlson M. 2013. Increased growth and phenolic compounds in bilberry (*Vaccinium myrtillus* L.) following forest clear – cutting. – Scandinavian Journal of Forest research, 28: 4, 319 – 330.
69. Nesterovs V. 1954. Vispārīgā mežkopība. Rīga. 610 lpp.
70. Oksanen J., Guillaume-Blanchet F, Friendly M., Kindt R, Legendre P., McGlenn D., R-Minchin P R., O'Hara R. B., L.-Simpson G., Solymos P., Henry M., Stevens H., Szoecs E., Wagner H. 2018. vegan: Community Ecology Package. R package version 2.4-6. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
71. Pakonen T., Laine K., Havas P., Saari E. 1998. Effects of berry production and deblossoming on growth, carbohydrates and nitrogen compounds in *Vaccinium myrtillus* in north Finland. – Annale Botanici Fennici, 136: 37 – 42.
72. Palacio S., Lenz A., Wipf S., Hoch G., Rixen C. 2015. Bud freezing resistance in alpine shrubs across snow depth gradients. – Environmental and Experimental Botany, 118: 95 – 101.
73. Palviainen M., Finer L., Mannerkoski H., Piiraine S., Star M. 2005. Changes in above – and below – ground biomass and nutrient pools of ground vegetation after clear – cutting of a mixed boreal forest. – Plant Soil, 275: 157 – 167.
74. Parlane S., Summers R.W., Cowie N. R., Van Gardingen P. R. 2006. Management proposals for bilberry in Scots pine woodland. - Forest Ecology and Management, 222: 272 – 278.
75. Pastors A. 1995. Hidroloģiskā rajonēšana. Latvijas daba 2., 148 – 151 lpp.
76. Pigott C. D. 1983. Regeneration of oak – birch woodland following exclusion of sheep – Journal of Ecology, 71: 629 – 646.
77. Pitelka L. F., Ashmun J. W. 1985. Physiology and intergration of ramets in clonal plants. In Population biology and evolution of clonal organisms. Edited by B. C. Jackson, L. W. Buss, and R. E. Cook. Yale University Press, London., 399- 435 pp.
78. Priedītis N. 2015. Latvijas augi, 888 lpp.
79. Pukkala T., Lähde E., Laiho O., Salo K., Hotanen J. P. 2011. A multifunctional comparison of even – aged and uneven – aged forest management in boreal region. – Canadian Journal of Forest Research, 41: 851 – 862.
80. RITCHIE J. C. 1955. A natural hybrid in *Vaccinium*. I. The structure, performance and chorology of the cross *Vaccinium intermedium* Ruthe. – New Phytologist, 54: 49.
81. Ritchie J. C. 1956. *Vaccinium myrtillus* L. – Journal of Ecology, 44: 291 – 299.
82. Rixen C., Casteller A., Schweingruber F., H., Stoeckli V. 2004. Age analysis helps to estimate plant performance on ski pisties. – Botanica Helvetica, 114: 127 – 138.

83. Robalte L. 2014. Parastās mellenes *Vaccinium Myrtillus* L. mētru struktūra dažāda vecuma nabadzīgāko meža tipu mežaudzēs. Maģistra darbs. Rīga, Latvijas Universitāte, 59 lpp.
84. Romme W. H., Turner M. G., Gardner D. G., Hargrove R. H., Tuskan W. W., Despain G.A., Renkin D. G. 1997. A rare epizode of sexual reproduction in aspen ( *Populus tremuloides* Michx.) following the 1988 Yellowstone fires. – Natural Areas Journal, 17: 17 – 25.
85. Saastamoinen O., Kangas K., Aho H. 2000. The picking of wild berries in Finland in 1997 and 1998. Scandinavian Journal of Forest Research., 15: 645 – 650.
86. Salo K. 1995. Non – timber forest products and their utilization. In Hytonen M (Ed) Multiple – use forestry in the Nordic countries. – The Finnish Forest Research Institute, 117 – 155.
87. Sāmīte D. 2010. Slīteres nacionālā parka dabas aizsardzības plāns, 29 – 30 lpp.
88. Schweingruber F. H., Poschold P. 2005. Growth Rings in Herbs and Shrubs: Life Span, Age Determination and Stem Anatomy. – Forest snow and landscape research, 79: 197 – 300.
89. Schweingruber F. H., Poschold P. 2005. Growth Rings in Herbs and Shrubs: Life Span, Age Determination and Stem Anatomy. – Forest snow and landscape research, 79: 197 – 300.
90. Shevtsova A., Ojala A., Neuvonen S., Vieno M., Haukioja E. 1995. Growth and reproduction of dwarf shrubs in subarctic plant community: annual variation and above – ground interactions with neighbours. – Journal of Ecology, 83: 263 – 275.
91. Shimmel J., Granström A. 1996. Fire severity and Vegetation Response in the Boreal Swedish Forest. Ecology, 77: 1436 – 1450.
92. Stokes M. S., Smiley T. L. 1996. An introduction to Tree-ring dating.
93. Storch I. 1993. Habitat selection by capercaillie in summer and autumn: is bilberry important? – Oecologia, 93: 257 – 265.
94. Strautnieks I. 1997. Piejūras zemiene. – Latvijas Daba, 4. sēj.
95. Tahkokorpi M., Taulavuori K., Laine K., Taulavuori E. 2007. After – effects of drought – related winter stress in previous and current year stems of *Vaccinium myrtillus* L. – Science Direct, 61: 85 – 93.
96. Taulavuori E., Tahkokorpi M., Laine K., Taulavuori K. 2010. Drought tolerance of juvenile and mature leaves of a deciduous dwarf shrub *Vaccinium myrtillus* L. in a boreal environment. – Protoplasma, 241: 19 – 27.

97. Timoshok E. E. 2000. The ecology of bilberry (*Vaccinium myrtillus* L.) and cowberry (*Vaccinium vitis-idaea* L.) in Western Siberia. – Russian Journal of Ecology, 31: 8 – 13.
98. Tolvanen A. 1994. Differences in recovery between a deciduous and an evergreen ericaceous clonal dwarf shrub after simulated aboveground herbivory and belowground damage. – Canadian Journal of Botany, 72: 853 – 859.
99. Tolvanen A. 1995. Aboveground growth habits of two *Vaccinium* species in relation to habitat. – Canadian Journal of Botany, 73: 465 – 473.
100. Tolvanen A., Laine K. 1997. Effects of reproduction and artificial herbivory on vegetative growth and resource levels in deciduous and evergreen dwarf shrubs. Canadian Journal of Botany, 75: 656 – 666.
101. Tolvanen A., Laine K., Pakonen T., Saari E., Havas P. 1993. Above – ground growth response of the bilberry (*Vaccinium myrtillus* L.) to simulated herbivory. - Flora, 188: 197 – 202.
102. Tommervik H., Johansen B., Tombre I., Thannheiser D., Hogda, K. A., Gaare E., Wielgolaski F. E. 2004. Vegetation changes in the Nordic mountain birch forest, the influence of grazing and climate change. – Arctic-Antarctic and Alpine Research, 36: 323 – 332.
103. Tonteri T. 1994. Species richness of boreal understorey forest vegetation in relation to site type and successional factors. – Annales Zoologici Fennici, 31:53 – 60.
104. Väisänen E., Kellomäki S., Hari P. 1977. Annual growth level of some plant species as a function of light available for photosynthesis. – Silva Fennica, 11: 269 – 275.
105. Viereck. 1983. The effects of fire in black spruce ecosystems of Alaska and northern Canada. In the role of fire in northern circumpolar ecosystems. Edited by R. W. Werin and D. A. MacLean. John Wiley and Sons Ltd., New York.
106. Vimba E. 2014. Ēriku dzimta (*Ericaceae*)/  
[http://latvijas.daba.lv/augi\\_senes/ziedaugi/erikas/](http://latvijas.daba.lv/augi_senes/ziedaugi/erikas/), skatīts 09.05.2018.
107. Wagner H. G. 1938. Growth and survival of plants in the arctic. – Journal of Ecology. 26: 390 – 410.
108. Wegge P., Kastedalen L. 2008. Habitat and diet of young grouse broods: resource partitioning between Capercaillie (*Tetrao urogallus*) and black Grouse (*Tetrao tetrix*) in boreal forests. – Journal of Ornithology, 149: 237 – 244.
109. Welch D., Scott D., Moss R., Bayfield N. G. 1994. Ecology of bilberry and its Management in British Moorlands. Institute of terrestrial Ecology, Grange – over – Sands.

PIELIKUMS



Veģetācija dažāda vecuma mežaudžu parauglaukumos (13 – 21 parauglaukums).

Vegetation in various aged forest stands (13 – 21 plot).

Parauglaukums/ Plot	13	14	15	16	17	18	19	20	21
<b>Mirusī koksne (%) / Dead wood (%)</b>	3	1	0	0	0	0	0	0	0
<b>Nobiras, kūlas segums (%) / Litter, grass cover (%)</b>	19	0,4	5	3	13	8	1	7	0
<b>Vaskulāro augu segums (%) / Vacular plant cover (%)</b>	83,8	69,4	91,6	74,4	82,6	58,4	68	74	92,2
<i>Vaccinium myrtillus (vacmyr)</i>	30,4	26	57	63	47	52	34	58	55
<i>Vaccinium vitis - ideae (vacvi)</i>	0	27	5,2	2,2	10,4	3,2	25,8	14,6	2,8
<i>Vaccinium uliginosum (vaculi)</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Empetrum nigrum (empnig)</i>	0	1,4	0	3,8	0,4	0	0,4	1,4	0
<i>Melampyrum pratense (melpra)</i>	0	0,4	1,4	0	0,4	0,2	0	0	0
<i>Rubus idaeus (rubida)</i>	0,5	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Luzula pilosa (luzpil)</i>	0	0	0	0	0,6	0,4	0,2	0	3,4
<i>Calluna vulgaris (calvul)</i>	0	9,6	0	5,4	0	0,4	0	0	0
<i>Pteridium aquilinum (pteaqu)</i>	1,6	0	9,6	0	0	0	0	0	0
<i>Deschampsia flexuosa (desflex)</i>	44,4	5	15,6	0	23	2	7	0	26
<i>Trientalis europea (trieur)</i>	1,6	0	0	0	0,6	0	0,4	0	1,8
<i>Maianthemum bifolium (maibif)</i>	5,4	0	1,6	0	0	0	0	0	1
<i>Oxalis acetosella (oxaace)</i>	0	0	0,4	0	0	0	0	0	0
<i>Ledum palustre (ledpal)</i>	0	0	0,8	0	0	0	0	0	0
<i>Orthilia secunda (ortsec)</i>	0	0	0	0	0,2	0	0	0	0
<i>Epipactis atrorubens (epiatr)</i>	0	0	0	0	0	0,2	0,2	0	1,4
<i>Linnea borealis (linbor)</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0,8
<b>Sūnu segums (%) / Moss cover (%)</b>	93	89	95	97	84,2	92	99	93	88
<i>Rhytidiadelphus squarrosus (rhysqu)</i>	0	0	1,6	0	0	0	0	0	0
<i>Rhytidiadelphus triquetrus (rhydia)</i>	0	1	0	3	2	0	0	0	0
<i>Dicranum polysetum (dicpol)</i>	0	2	1	3,6	0,2	2,8	0,8	1	0,4
<i>Hylocomium splendens (hylspl)</i>	4,8	51,4	47	69,6	38,6	30	89	18,2	40
<i>Pleurozium schreberi (plesch)</i>	16	34	44	16,4	42	48	3	33	28,6
<i>Ptilium crista - castrensis (ptcrca)</i>	18,6	0	0	4	0	10	0	0	6
<i>Dicranum scoparium (dicsco)</i>	0	0,2	0	0	0	0	0	39	0
<i>Oxyrrinchium hians (oxyhia)</i>	15,2	0	0,4	0,4	1,4	0,8	0	0,4	0
<i>Aulocomium palustre (aulpal)</i>	0,4	0	0	0	0	0,4	3,6	1,4	13
<i>Cladonia rangiferina (claran)</i>	0	0,4	0	0	0	0	0	0	0
<i>Pseudoscleropodium purum (psepur)</i>	38	0	1	0	0	0	2,6	0	0

## 3. pielikums

Veģetācija degušās un nedegušās jaunaudzēs.

Vegetation in burned and unburned young forest stands.

<b>Parauglaukums/ Plot</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>7</b>	<b>8</b>	<b>9</b>
<b>Apraksts/ Description</b>	nedegusi	nedegusi	nedegusi	degusi	degusi	degusi
<b>Nobiras, kūlas segums (%) / Litter, grass cover (%)</b>	0	90	0	70	67,6	23
<b>Vaskulāro augu segums (%) / Vascular plant cover (%)</b>	37,8	35,5	53,7	71	49,5	71,7
<i>Vaccinium myrtillus (vacmyr)</i>	7,8	21,8	34,8	19,8	18,6	29,6
<i>Vaccinium vitis-idaea (vacvit)</i>	15,4	8,4	9	13,8	22,4	13,4
<i>Vaccinium uliginosum (vaculi)</i>	0,8	0	0	0	0	0
<i>Empetrum nigrum (empnig)</i>	1	0	0,8	0,2	0	0
<i>Melampyrum pratense (melpra)</i>	1	0	0,3	0,2	0,1	0,1
<i>Rubus idaeus (rubida)</i>	0,6	0	0	0	0	0
<i>Luzula pilosa (luzpil)</i>	1	0	0	0	0	0
<i>Calluna vulgaris (calvul)</i>	3,6	0	6,8	36,2	8,4	28,6
<i>Pteridium aquilinum (pteaqu)</i>	2	4,8	0	0	0	0
<i>Deschampsia flexuosa (desfle)</i>	4,6	0	2	0	0	0
<i>Trientalis europea (trieur)</i>	0	0,5	0	0	0	0
<i>Ledum palustre (ledpal)</i>	0	0	0	0,8	0	0
<b>Sūnu segums (%) / Moss cover (%)</b>	100	10	100	30	32,4	77
<i>Dicranum polysetum (dicpol)</i>	0,4	2	1	1,2	11,4	11,2
<i>Hylocomium splendens (hylspl)</i>	2	0	52	0	1,6	10,6
<i>Pleurozium schreberi (plesch)</i>	95,6	8	47	7,6	13	51
<i>Ptilium crista-castrensis (ptcrca)</i>	2	0	0	0	0	0
<i>Dicranum scoparium (dicsco)</i>	0	0	0	1	0	0
<i>Polytrichum commune (polcom)</i>	0	0	0	20,2	6,4	4,2