

LATVIJAS UNIVERSITĀTE
BIOLOĢIJAS FAKULTĀTE
AUGU FIZIOLOĢIJAS KATEDRA

EIROPAS AIZSARGĀJAMĀS SUGAS *DIANTHUS*
ARENARIUS SUBSP. *ARENARIUS* FIZIOLOĢISKĀ
REAKCIJA UZ APBĒRŠANU AR SMILTĪM UN
NOBRADĀŠANU

Bakalaura darbs

Autors: Austra Zuševica

Stud. apl. Nr.: az16081

Darba vadītājs: Dr. hab. biol. Prof. Ģederts Ieviņš

RĪGA 2019

Kopsavilkums

Smiltāja neļķe ir Eiropas padomes direktīvas aizsargājama suga, kas sastopama piekrastes dzīvotnēs. Nobradāšana un smilšu pārpūšana ir faktori, kas ietekmē augāju kāpu joslā. Darba mērķis ir kontrolētos apstākļos noskaidrot kāda ir smilšu akumulācijas un nobradāšanas ietekme uz smiltāja neļķi un kā mainās sēklu dīgstu parādīšanos, pie dažādām substrāta akumulācijas pakāpēm.

Siltumnīcas apstākļos augus izdalīja deviņos dažādos variantos, kombinējot apbēršanas un nobradāšanas faktorus. Sēklu dīgšanas pētīšanai izdalīja četros apbēršanas variantus un vienu kontroles grupu. Secināja, ka gan apbēršana ar smilti, gan nobradāšana negatīvi ietekmē auga vitalitāti un pat neliela apbēršana nepasargā neļķi no mehāniskiem bojājumiem. Sēklu optimālā dīgšana ir līdz 20 mm, pie lielāka apbēršanas slāņa, tā strauji pamazinās.

Atslēgvārdi: *Dianthus arenarius* subsp. *arenarius*; kāpas; apbēršana; nobradāšana; hlorofila koncertrācija; performance index; dīgšana.

Summary

Sand pink is protected by the European council directive of the conservation of natural habitats, it is found in coastal dunes. Trampling and burial are factors that affect the vegetation in the coastal zone. The purpose of the work was to establish, under controlled conditions, the effects of sand accumulation and anthropogenic trampling on sand pink and how sand burial affects seedling.

Plants were distributed in nine different variants, combining trampling and burial factors. For seedling research four burial variants and one control group were distributed. It was concluded that both sand burial and trampling had a negative effect on the vitality of the plant, and even a small amount of sand did not protect the plant from mechanical damage. The optimal germination of the seed was up to 20 mm, at higher substrate accumulation, germination degrades rapidly.

Key words: *Dianthus arenarius* subsp. *arenarius*; dunes; burial; trampling; chlorophyll content; performance index; seedling.

Saturs

| | |
|---|----|
| IEVADS | 6 |
| 1 Literatūras apskats | 8 |
| 1.1 <i>Dianthus arenarius</i> subsp. <i>arenarius</i> raksturojums | 8 |
| 1.2 Vides faktoru ietekme jūras piekrastē un augu pielāgošanās | 9 |
| 1.2.1 Baltijas jūras krasta attīstība | 9 |
| 1.2.2 Vides faktori jūras piekrastē | 9 |
| 1.2.3 Piekrastes biotopu raksturojums | 9 |
| 1.3 Apbēršana ar smiltīm un tās fizioloģiskā ietekme | 10 |
| 1.4 Nobradāšana un tās fizioloģiskā ietekme. | 11 |
| 1.5 Sēklu dīgtspēja | 13 |
| 1.5.1 Sēklu dīgšanu ietekmējošie abiotiskie faktori | 13 |
| 1.5.2 Sēklu dīgtspēja atkarībā no apbēršanas | 14 |
| 1.5.3 Sēklu miera periods | 14 |
| 1.6 Ar fotosintēzi saistītie parametri kā augu fizioloģiskā stāvokļa rādītāji | 15 |
| 1.6.1 Fizioloģiskā stāvokļa noteikšana | 15 |
| 1.6.2 Hlorofils | 16 |
| 1.6.3 Hlorofila <i>a</i> fluorescence | 16 |
| 2 Materiāli un metodes | 18 |
| 2.1 Auga pavairošana un apstrāde | 18 |
| 2.2 Augu novākšana | 20 |
| 2.3 Fizioloģiskie mērījumi | 20 |
| 2.3.1 CCM-300 | 20 |
| 2.3.2 Handy PEA fizioloģiskie mērījumi | 21 |
| 2.3.2.1 Fluorescences performance index | 22 |
| 2.3.2.2 Performance index mērīšana | 22 |
| 2.4 Sēklu dīgstu parādīšanās atkarībā no apbēršanas pakāpes | 22 |

| | | |
|-----|---|----|
| 2.5 | Izmantotie materiāli, reaģenti un aparātūra | 23 |
| 2.6 | Datu analīze | 24 |
| 3 | Rezultāti | 25 |
| 4 | Diskusija | 33 |
| 4.1 | Masu mērījumi | 33 |
| 4.2 | Fizioloģiskie mērījumi | 34 |
| 4.3 | Sēklu dīgstu parādīšanās | 37 |
| 4.4 | Tālākie pētījumi | 37 |
| 5 | Secinājumi | 39 |
| 6 | Pateicības | 40 |
| 7 | Literatūras saraksts | 41 |

IEVADS

Smiltāja neļķe *Dianthus arenarius* ir neliels neļķu dzimtas lakstaugs. Tās dzīvotne ir pelēkās kāpas, sausi piejūras zālāju un priežu meži. Eiropā tās izplatības areāls ir šaurs, tā sastopama tikai Austrumu un Centrālajā daļā. Latvijā tā ir sastopama nereti, galvenokārt, šaurās joslās gar piekrastes kāpām, kā arī iekšzemes kāpās Latvijas Austrumu daļā (Priedītis, 2014). Latvijā ir sastopamas divas pasugas – *Dianthus arenarius* subsp. *arenarius* un *Dianthus arenarius* subsp. *borrusicus* (Celma, 2014). Smiltāja neļķe ir ierakstīta Baltijas jūras reģiona Sarkanajā grāmatā (Priedītis, 2014), bet pasuga *Dianthus arenarius* subsp. *arenarius* iekļauta Eiropas Padomes Biotopu direktīvā kā aizsargājama suga (Padomes Direktīva 92/43/EEK, 1992).

Jūras piekrasti iedala vairākās joslās, un katrā joslā ir savs noteicošais augāju veidojošais faktors (Eberhards, 2003; Laime, 2013b). Pelēkajās kāpas noteicošais vides faktors, kam augājs ir pielāgojies, ir sausums, bet smilšu pārpūšana vērojama arī šajā biotopā, īpaši ilglaicīga sausuma periodā (Mizga, 2009). Smilšu pārpūšana piekrastes teritorijā ir aktuāls jautājums, jo lielākā daļa no Latvijas jūras piekrastes mūsdienās pieder pie sanešu uzkrāšanas jeb akumulatīvajiem krastiem (Ulsts, 1988), un, laika apstākļiem Latvijā kļūstot siltākiem, notiek šī faktora pastiprināšanās (Puriņa *u. c.*, 2016).

Latvijā jūras piekrastes teritorija vēsturiski un arī mūsdienās ir būtiski saistīta ar cilvēku darbību (Laime, 2010), un antropogēnā, kā arī biotiskā augāja nobradāšana, ir būtisks vidi veidojošs faktors. Pelēkās kāpas ir izveidojušās un pastāvējušas pateicoties cilvēku darbībai un apsaimniekošanai jūras piekrastē (Laime, 2010). Piekrastēs, kur jau ilgi nav novērojams antropogēnais traucējums, pēc primārajām kāpām uzreiz seko pelēko kāpu nākamā sukcesijas stadija – piekrastes priežu meži (Mizga, 2009).

Abi šie faktori, apbēršana un nobradāšana, var ietekmēt auga fizioloģiskos parametrus. Apbēršana parasti veicina auga biomasas samazināšanos (Deng *et al.*, 2018), bet liela nozīme ir tam, cik intensīva ir substrāta uzkrāšanās, jo pie zemas apbēršanas pakāpes, bieži vien, fizioloģiskas izmaiņas nav vērojamas, īpaši piekrastes augiem (Maun, 2008). Arī nobradāšana negatīvi ietekmē augu vitalitāti, tā var radīt augu audu bojājumus un mehānisko stresu. Lielāka ietekme nobradāšanai ir tieši sausos un daļēji sausos biotopos (Anten *et al.*, 2012).

Smilšu pārpūšana kāpu zonā būtiski ierobežo arī sēklu dīgšanu (Maun, 1994). Dīgtspēja samazinās, ja substrātā ir zems ūdens saturs vai ja sēklas tiek iestādītas par dziļu (Tang *et al.*, 2016). Kāpu biotopā sastopamajai neļķu dzimtas sugai *Dianthus morisianus* optimālais sēklu dīgšanas dziļums ir no 10 līdz 20 mm (Cogoni *et al.*, 2012), bet *Dianthus arenarius* nespēj izdīgt zem substrāta slāņa, kura biezums pārsniedz 40 mm (Kołodziejek *et al.*, 2018).

Šajā darbā pētīja *Dianthus arenarius* subsp. *arenarius* sēklu dīgtspēju atkarībā no apbēršanas, auga atbildes reakciju un vitalitātes atjaunošanos pēc nobradāšanas un apbēršanas ar smiltīm. Sēklu dīgtspēju būtiski ietekmē smilšu slāņa uzkrāšanās, kas ir biezāks par 20 mm. Gan smilšu uzkrāšanās, gan nobradāšana ir vērtējami kā traucējumi auga augšanai, bet augiem, kuri tiek apbērti un nobradāti, vajadzētu būt labākiem fizioloģiskajiem rādītājiem nekā augiem, kas tiek nobradāti bez apbēršanas, jo neliela smilšu uzkrāšanās varētu pasargāt augu no mehāniskiem bojājumiem, kas rodas nobradāšanas rezultātā.

Iepriekš ir veikts pētījums par *D. arenarius* pasugu ģenētiskās daudzveidības izplatību Baltijas valstīs (Krasņevska, 2017), kā arī par pasugas *D. arenarius* subsp. *arenarius* sastopamību Latvijā (Celma, 2014). Kontrolētos apstākļos iepriekš pētīta nobradāšanas un apbēršanas fizioloģiskās ietekme atsevišķi. Metode, kurā pēta, kā augus ietekmē apbēršana un nobradāšana kopā, ir iepriekš pielietota tikai *in situ*, bet ne kontrolētos apstākļos. Arī citviet Eiropā ir pētīta šīs sugas izplatība, bet iztrūkst pētījumi par auga fizioloģiju, kā arī par reakciju uz vides izmaiņām, kas mūsdienās ir ļoti aktuāla tēma.

Darba mērķis: Kontrolētos apstākļos noskaidrot, kāda ir smilšu apbēršanas un nobradāšanas fizioloģiskā ietekme uz *Dianthus arenarius* subsp. *arenarius* un kā mainās sēklu dīgtspēja atkarībā no apbēršanas pakāpes.

Darba uzdevumi:

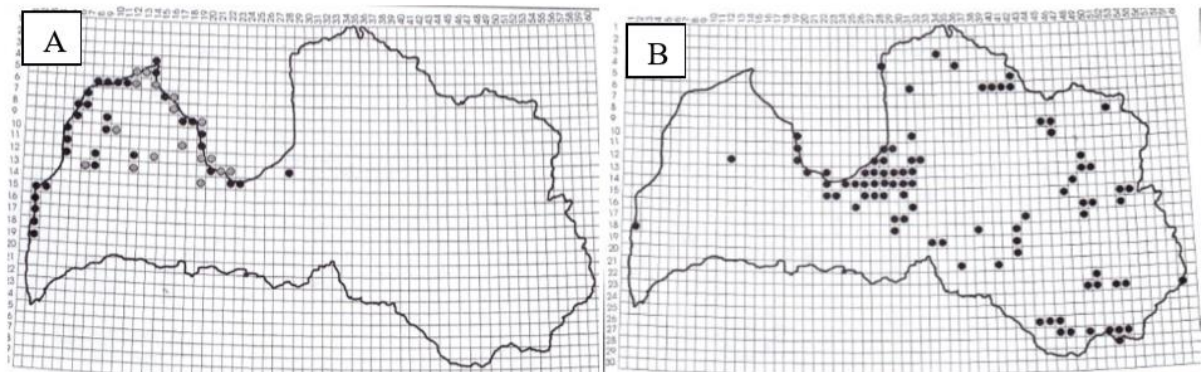
1. Veikt literatūras apskatu par *Dianthus arenarius*, kāpu augu fizioloģisko ietekmi uz apbēršanu un nobradāšanu, apbēršanas ietekmi uz dīgtspēju.
2. Kontrolētos apstākļos no savvaļā ievāktām *Dianthus arenarius* subsp. *arenarius* sēklām izaudzēt 40 augus.
3. Attiecīgos augu variantus apbērt ar smiltīm un kvantificētā veidā nobradāt astoņu nedēļu garumā.
4. Veikt mērījumus nosakot augu svaigo, sauso masu, ūdens daudzumu, kā arī hlorofila koncentrāciju un fluorescences intensitāti.
5. Dažādās apbēršanas pakāpēs veikt dīgtspējas salīdzināšanu.
6. Apstrādāt iegūtos rezultātus.
7. Diskusijas sadaļā analizēt iegūtos rezultātus un izdarīt secinājumus.

1 Literatūras apskats

1.1 *Dianthus arenarius* subsp. *arenarius* raksturojums

Dianthus arenarius ir neļķu dzimtas lakstaugs. Tas ir daudzgadīgs, neliels (100 – 300 mm) augs un parasti veido biežus cerus (Laime, 2005), lai gan bieži ceri vairāk raksturīgi dzinumiem bez ziediem (Priedītis, 2014). Stublājs ir pacils vai stāvs. Augi veido gan neauglīgus, gan auglīgus dzinumus, auglīgajiem dzinumiem veidojas gaiši ziedi ar cilindrisku kausu garumā no 20 līdz 30 mm un četrām ārkausa lapām. Vainaglapas ir baltā vai gaiši sārtā krāsā ar svītriņu vai lāsumiņu pie pamatnes, vainaglapu malas bārkstainas. Auga lapas ir zilganzaļā krāsā un plātnes forma ir lancetniska. Ziedi veidojas no jūnija līdz augustam (Priedītis, 2014). Sugai ir ļoti rets izplatības areāls Eiropas austrumu un centrālajā daļā, tā ir iekļauta Baltijas reģiona sarkanajā grāmatā (Laime, 2005). Visbiežāk sastopama sauso kāpu mežos pie jūras, pelēkajās kāpās, mežainās piejūras kāpās, sausos piejūras zālajos.

Latvijā smiltāja neļķei sastopamas divas pasugas – *Dianthus arenarius* subsp. *borrusicus* un *Dianthus arenarius* subsp. *arenarius*, no kurām *Dianthus arenarius* subsp. *arenarius* ir iekļauta Eiropas savienības aizsargājamo sugu sarakstā (Laime, 2005).



1.attēls. Smitāju neļķes *Dianthus arenarius* subsp. *arenarius* (A) un *Dianthus arenarius* subsp. *Borrusicus* (B) izplatības areāls Latvijā (Celma, 2014).

Figure 1. Sand pink *Dianthus arenarius* subsp. *arenarius* (A) un *Dianthus arenarius* subsp. *Borrusicus* (B) distribution range in Latvia (Celma, 2014).

Abām Latvijā sastopamajām pasugām ir pietiekoši lielas ģenētiskās atšķirības, lai tās izdalītu pasugās. Pēc morfoloģijas abas pasugas var atšķirt pēc tā, ka *Dianthus arenarius* subsp. *arenarius* veido blīvākus, zemākus cerus, veģetatīvās lapas ir īsākas, ziedkopas ir

salīdzinoši lielākas, vainaglapas mazāk šķeltas kā *Dianthus arenarius* subsp. *borrusicus* (Gavrilova, 1999).

1.2 Vides faktoru ietekme jūras piekrastē un augu pielāgošanās

1.2.1 Baltijas jūras krasta attīstība

Jūras piekraste ir dinamiska ekosistēma. Baltijas jūras piekraste ir relatīvi jauna, senākie krasti veidojušies pirms 14 000 gadu pēc ledāja atkāpšanās (Eberhards, 2003). Piekrastē periodiski ir novērojami dažādi attīstības procesi, galvenokārt uzkrāšanās un noskalošanās, kas nosaka vairākus krasta tipus (Eberhards, 2003). Izdala akumulatīvos krastus, kur notiek smilšu uzkrāšanās un priekškāpu veidošanās, noskalošanās krastus, kas var būt aktīvi, aprimstoši vai aprimuši, un dinamiskā līdzsvara krastus, kur notiek gan priekškāpu atjaunošanās, gan to noskalošanās. Spriežot pēc tagadējā Baltija jūras krasta morfoģenētiskajiem tipiem, lielākā daļa Latvijas jūras krasti veidojušies viļņošanās ietekmē un pieder pie akumulatīvajiem jeb sanešu uzkrāšanās krastiem (Ulsts, 1998). Baltijas jūras dienvidaustrumu daļu ietekmē tā sauktā Austrumbaltijas smilts sanešu plūsma, kas rodas dienvidos no Kuršu kāpas (Ulsts, 1998).

1.2.2 Vides faktori jūras piekrastē

Jūras piekrastes ekosistēmās ir sastopama īpaša vide, augi ir pakļauti relatīvi lielam augsnes sāļumam, periodiski sausiem periodiem un smilšu pārpūšanai, kā arī stiprākiem vējiem nekā iekšzemes ekosistēmās. Ne visi augi, kas Latvijā aug iekšzemē, spēj augt piekrastē, un ne visi piekrastē sastopamie augi spēj izdzīvot citās ekosistēmās. Latvijā sastopamas ap 50 augu sugām, kas spēj augt tikai jūras piekrastē (Laime, 2005).

1.2.3 Piekrastes biotopu raksturojums

Jūras piekrasti no krasta uz iekšzemes pusi iedala vairākos biotopos, kuros katrā ir atšķirīgi augus ietekmējošie vides faktori. Jūrai vistuvākais biotops ir pludmale, šeit augi ir pakļauti lielam sāļumam (pH 8,5) un periodiskai pārplūšanai, augāju veido galvenokārt viengadīgi halofīti un sukulenti (Eberhards, 2003; Laime, 2013a). Nākamajā joslā, primārajās

kāpās, raksturīga aktīva smilšu pārpūšana, augāju veido sukulenti un psammofīti (Eberhards, 2003; Laime, 2013b). Sekundāro kāpu primārajās stadijās attīstās pelēkās kāpas, tās ir nosacīti stabilas kāpas, kurās smilšu pārpūšana ir neliela un sāk veidoties augsne (Laime, 2013c). Augāju galvenokārt veido sūnas, ķērpji, lakstaugi, kā arī savrup augoši koki un krūmi, un to grupas.

Latvijā pelēkās kāpas sastopamas diezgan reti, un to skaits samazinās, sukcesijas rezultātā tās pārveidojas par mežainām piejūras kāpām (Laime, 2010). Pelēko kāpu biotopu saglabāšanai ir vajadzīgi periodiski labvēlīgi traucējumi, piemēram, noganīšana vai pļaušana, kas traucē kāpu apmežošanai (Mizga, 2009). Tā kā pelēkās kāpas ir pāreja no primārajām kāpām uz kāpu mežu, to tālāko veidošanos un pastāvēšanu ietekmē līdzsvars starp traucējumiem kā antropogēnā darbība un apsaimniekošana, smilšu pārpūšana, kā rezultātā vairākums pelēkās kāpas pārveidojas par primārajām, un dabisko sukcesijas gaitu, pārveidojot pelēkās kāpas par kāpu mežu (Mizga, 2009).

Pelēko kāpu augājā sastopamas stresa tolerantas sugas, kas ir pielāgojušās traucējumiem, bet, biotopam bagātinoties ar organiskajām vielām un ienākot citām sugām, tās nespēj konkurēt par resursiem un iznīkst (Mizga, 2009).

1.3 Apbēršana ar smiltīm un tās fizioloģiskā ietekme

Smilšu pārpūšana vēja erozijas ietekmē kāpu teritorijā ir biežākais piekrastes vides faktori, kas ietekmē augu augšanu (Luo *et al.*, 2018). Saneši (smiltis) jūras piekrastē tiek nogādāti jūras rumbu vēju un to radīto viļņu darbības rezultātā, bet to tālākā izplatība ir atkarīga no vēja (Ulsts, 1998). Smilšu pārpūšana, uzkrāšanās un erozija piekrastes teritorijā ir dinamisks process, tas variē gan laikā, gan telpā (Ye *et al.*, 2017). Tas nodrošina ļoti heterogēnus vides apstākļus pat nelielās platībās (Ye *et al.*, 2017).

Liela nozīme ir smilšu daudzumam, kas uzkrājas, jo, ja tas ir neliels, augiem, īpaši tiem, kas ir pielāgojušies šādiem apstākļiem, negatīvas izmaiņas nav vērojamas, un substrāta uzkrāšanos nevarētu raksturot kā stresa faktoru, bet pie liela apjoma substrāta akumulācijas pat augiem, kuri ir pielāgojušies šādiem apstākļiem, ir vērojami fizioloģiskie traucējumi (Maun, 2008) un biomasas samazināšanās (Deng *et al.*, 2018). Augu virszemes daļu apbēršana ar smiltīm rada negatīvu ietekmi uz auga vitalitāti, jo zaļās augu daļas nonāk bez gaismas apstākļos, un tiek traucēti vairāki procesi, tai skaitā arī fotosintēze. Tas saistāms ar zemu gaismas intensitāti un zemu skābekļa izkliedes ātrumu (Samsone *et al.*, 2009).

Psammofītiskie augi ir izveidojuši pielāgojumus, lai izdzīvotu apstākļos, kur ir liela un intensīva smilšu uzkrāšanās. Daudziem psammofītiskajiem augiem smilšu apbēršana ir obligāta un labvēlīga, tos sauc arī par obligāti apberamajiem augiem, jo, ja tā netiek nodrošināta, to vitalitāte samazinās (Eldred *et al.*, 1982), piemēram, sugai *Ammophila breviligulata* (Disraeli, 1984). Šādi augi īpaši raksturīgi primārajām kāpām, un to augšanas palielināšanās apbēršanas rezultātā iespējami saistīta ar vairākiem faktoriem, piemēram, palielinātiem augsnes resursiem un uzlabotām mikorizas spējām (Maun, 1998).

Bet arī citi augi, kas nav psammofīti, un aug vidē, kurā notiek smilšu uzkrāšanās, ir izveidojuši pielāgojumus, lai izdzīvotu šādos apstākļos (Maun, 1998). Smilšu akumulācijas izraisītām atbildes reakcijām kāpu augos vistīcamāk ir adaptīva nozīme, līdz ar to augiem, kas aug apstākļos, kur apbēršana ar smiltīm ir bieža, ir izveidojušies vairāki fizioloģiski, kā arī morfoloģiski pielāgojumi, kas ļauj labāk pārciest apbēršanas gadījumus (Samsone *et al.*, 2009).

Kāpu augiem ir novērojami mehāniskie pielāgojumi, lai saglabātu vitalitāti apbēršanas apstākļos. Dažas sugas pēc apbēršanas palielina lapu skaitu neapbērtajā daļā, lai uzlabotu fotoķīmisko reakciju efektivitāti (Brown, 1997). Rametu veidošanās no apbērtajam auga daļām arī ir morfoloģisks pielāgojums šim traucējumam, bet šajā gadījumā veidojas ģenētiski vienveidīga kolonija (Samsone *et al.*, 2009). Augu spēja saglabāt fotosintēzes intensitāti apbēršanas laikā, kā arī atjaunot fotosintēzes aktivitāti pēc apbēršanas, ir fizioloģiski pielāgojumi mainīgai smilšu akumulācijai (Dale *et al.*, 2005), bet šis mehānisms vēl nav līdz galam izpētīts (Samsone *et al.*, 2009). Lai saglabātu fotosintēzes kapacitāti, dažas kāpās augošanas augu sugas pēc apbēršanas pārvieto barības vielas no auga saknēm uz virszemes daļām (Davy *et al.*, 1988). Apbērtajos augos kā adaptīva pazīme apbēršanai ir novērots arī palielināta hlorofila koncentrācija un lielāka fotosintēzes aktivitāte apbērto augu neapbērtajās daļās (Samsone *et al.*, 2009).

1.4 Nobradāšana un tās fizioloģiskā ietekme.

Nobradāšana ir biotisku un antropogēnu faktoru izraisīta mehāniska ietekme uz augiem, kuras rezultātā tiek bojāti auga audi (Liddle, 1991). Vairākos pētījumos pierādīts, ka tieši antropogēnā nobradāšana ir ierobežojošais faktors, kas nosaka floras bioloģisko daudzveidību piejūras kāpās un rada manāmi nelabvēlīgu ietekmi uz ekosistēmu (Acosta *et al.*, 2012; Pinna *et al.*, 2015). Nobradāšana rada lielākus traucējumus augiem, salīdzinot ar dabiskiem traucējumiem, piemēram smilšu pārpūšanu (Seer *et al.*, 2015). Augstas intensitātes

nobradāšana samazina kāpu augu produktivitāti un augu segas klājumu (Boudreau *et al.*, 2009). Kāpās sastopamas gan sugas, kuras ir izturīgas pret nobradāšanu, gan tādas, kuras nav, un, parādoties šim traucējumam, pazūd (Yu *et al.*, 2008). Pēdējā gadsimta laikā ir palielinājies antropogēnais spiediens uz piejūras ekosistēmām. Aizvien populārāks kļūst piejūras tūrisms, pēdējo desmitu gadu laikā Eiropas savienībā tā pieprasījums ir pieaudzis par 63% (Haller *et al.*, 2011). Globālās sasilšanas dēļ Baltijas reģionā vasaras kļūs ilgākas, tāpēc šeit piejūras tūrisma pieprasījums turpinās augt. Līdz ar to aktuāls kļūst jautājums par Baltijas piejūras floras toleranci pret nobradāšanu un citiem cilvēka radītiem traucējumiem (Irmel *et al.*, 2015).

Nobradāšana samazina augu garumu, lapu lielumu un biomasu (Anten *et al.*, 2012). Mehānisko vasas bojājumu gadījumā augiem ir tendence mobilizēt un pārvietot asimilātus no virszemes uz pazemes daļām, palielinot to biomasu, bet mehāniskā ietekme var arī veicināt sakņu bojājumus augsnes kustību dēļ (Seer *et al.*, 2015). Auga vitalitātes parametru samazināšanās nobradāšanas rezultātā ir saistāma ar diviem procesiem: pirmais ir tieši fiziski bojājumi, kas rada biomasas zudumus, kā lapu atdalīšanā no auga, un otrais ir fizioloģiskās izmaiņas, kas maina auga augšanas ātrumu (Sun *et al.*, 1993). Šādi traucējumi ietekmē ne tikai auga izdzīvošanu, bet arī sēklu dīgtspēju un dīgstu attīstību (Irmel *et al.*, 2015). Nobradāšana var veicināt arī novecošanas procesus, ko izraisa slāpekļa un minerālu uzkrāšana, fotosintēzes sistēmas bojājumi un tiešas fotosintētiskās sistēmas pārveidošana (Seer *et al.*, 2015). Piejūras sugām kā *Trisetum spicatum* un *Leymus mollis* biomasas samazināšanās ir vērojama tikai pie lielas intensitātes nobradāšanas (Boudreau *et al.*, 2009). Arī citos pētījumos pierādīts, ka mazas intensitātes nobradāšana sugu skaita ziņā augāju ietekmē daudz mazāk, nekā lielas intensitātes nobradāšana (Hesp *et al.*, 2009). Palielinoties nobradāšanas intensitātei un samazinoties augāja klājenam vispirms izzūd retās sugas, pēc tam arī dominantās (Hesp *et al.*, 2009), kā arī palielinās viengadīgo, graudzāļu un pret nobradāšanu izturīgo ruderālo sugu skaits (Seer *et al.*, 2015). Fotosintēzes efektivitāte augos ir tieši atkarīga no hlorofila daudzuma tajā, nobradāšanas rezultātā tās efektivitāte var samazināties fotosintezējošo audu bojāejas, lapu biomasas samazināšanās, kā arī pašu hloroplastu un hlorofila daudzuma samazināšanās dēļ (Irmel *et al.*, 2015). Mazāks uzņemtā oglekļa daudzums zaudētās auga biomasas atjaunošanās procesā, var izraisīt fotosintēzes kapacitātes un hlorofila daudzuma samazināšanos (Seer *et al.*, 2015). Turklāt bojātie vaskulārie audi fotosintētisko aktivitāti ietekmē tieši, jo notiek atvārsnīšu aizvēršanās un samazināta CO₂ asimilācija, lai izvairītos no ūdens zuduma (Seer *et al.*, 2015). Pēc lapu mehāniskiem bojājumiem augi drīzāk izaudzē jaunas lapas, nevis maina fotosintēzes ātrumu, tāpēc netieši bojājumi var būt kaitīgāki par tiešiem (Seer *et al.*, 2015).

To, cik augs ir rezistents pret nobradāšanu, galvenokārt nosaka tā morfoloģiskās īpašības.

Augi ar platām lapām ir mazāk izturīgi, nekā augi ar mazām lapām un lapām, kurām ir biezs vaska vai kutikulas aizsagslānis (Seer *et al.*, 2015). Neizturīgāki pret nobradāšanu ir vertikāli augošie augi, bet izturīgāki ir augi kuri aug rozetes, ceru un vai ložņājošā formā. (Anten *et al.*, 2012). Augu, kuri aug ciņos, arī ir izturīgāki, nekā augi, kuri tos neveido (Cole *et al.*, 1993). Dabiskajās ekosistēmās, kurās mazā veģetācijas platībā sastopamas vairākas sugas, nobradāšanas rezultātā parasti vairāk tiek traumēti tie augi, kuri ir augstāki, bet no tā nevar izsecināt, ka īsi augi ir izturīgāki pret nobradāšanu, jo no mehāniskiem bojājumiem tos pasargā augstākie augi (Cole, 1988).

1.5 Sēklu dīgtspēja

1.5.1 Sēklu dīgšanu ietekmējošie abiotiskie faktori

Sēklu dīgšana ir viens no būtiskākajiem un pret vides faktoru ietekmi jutīgākajiem posmiem auga dzīves ciklā (Gutterman *et al.*, 1998). To ietekmē liels skaits gēnu, kā arī biotiskie un abiotiskie faktori – temperatūra, mitrums jeb ūdens pieejamība, augsne – tās sastāvs, mehāniskā struktūra, aerētība (Koorneef *et al.*, 2002). Sēklai uzņemot ūdeni no vides tiek aktivizēti metabolisma procesi embrionālajos audos, tāpēc ūdens pieejamība ir primāri noteicošais faktors sēklu dīgšanai (Larcher, 2001). Minimālā temperatūra, pie kuras var sākties dīgšanas process, augu sugām ir dažāda, piemēram, ir sugas, kurām dīgšana ir iespējama pat 0 °C temperatūrā (Ellis *et al.*, 1986). Aptuveni vienāds ir mērenā klimata daudzgadīgo augu sugu skaits, kuru sēklas sāk savu attīstību pie zemām un pie augstām temperatūrām, vismazākais ir to sugu skaits, kas attīstās pie vidējām temperatūrām (20/10 °C) (Baskin *et al.*, 1988). Temperatūrai, kurā sēklas diedzētas, ir nozīme gan šajā darbā pētītajai sugai *Dianthus arenarius*, gan citām neļķu dzimtas sugām (Kołodziejek *et al.*, 2018). Četrām neļķu dzimtas sugām *D. arenarius*, *Dianthus carthusianorum*, *Dianthus gratianopolitanus*, *Dianthus deltoides* sēklas visaugstāko dīgtspēju sasniedza 25/15 °C temperatūras režīmā (Kołodziejek, 2018). Piecām populācijām, kas pieder pie trim sausu un pussausu dzīvotņu sugām *Dianthus rupicola* pasugām, un aug dažādos ģeogrāfiskajos rajonos, sēklu optimālā dīgšanas temperatūra bija no 15 līdz 25 °C (Lantieri *et al.*, 2012). *D. arenarius* visaugstākā dīgtspēja bija 25/15 °C temperatūrā (Kołodziejek *et al.*, 2018).

1.5.2 Sēklu dīgtspēja atkarībā no apbēršanas

Kāpās substrāta uzkrāšanās un erozija laikā un telpā rada atšķirīgu mikrovidi, kas būtiski ierobežo sēklu dīgšanu (Maun, 1994). Šādā vidē sēklu dīgtspēju galvenokārt ietekmē divi faktori, augsnes mitrums un substrāta uzkrāšanās pakāpe (Zhu *et al.*, 2013). Izdīgušo sēklu skaits samazinās, ja substrātā ir zems ūdens saturs vai sēklas atrodas pārāk dziļi (Tang *et al.*, 2016). Bet pie pārāk intensīvas smilšu uzkrāšanās izdīgušo sēklu skaits samazinās neatkarīgi no mitruma režīma, šī robeža dažādu sugu ietvaros mainās, piemēram, *in situ* veiktajā eksperimentā izpētīts, ka smiltāju ekosistēmās sastopamajai sugai *Artemisia sphaerocephala* sēklu dīgtspēja neatkarīgi no mitruma režīma samazinās sākot no 20 mm biezas smilšu kārtas apbēršanas (Yang *et al.*, 2012). Kāpu biotopā sastopamai neļķu dzimtas sugai *Dianthus morisianus* optimālais sēklu dīgšanas dziļums ir no 10 līdz 20 mm (Cogoni *et al.*, 2012). Psammofīts *Psammochloa villosa* sēklu visaugstāko dīgtspējas pakāpi sasniedz pie 5 – 20 mm apbēršanas variantā, un biežāks substrāta slānis negatīvi ietekmē dīgtspēju, kā arī dīgšanas ātrumu (Huang *et al.*, 2004). Sēklām ilgstoši atrodoties zem bieza apbēršanas slāņa, pēc tā noņemšanas līdz optimālajam dīgšanas dziļumam, sēklu dīgtspēja atjaunojas (Huang *et al.*, 2004). Gaisma var ietekmēt dīgtspēju, no 139 mērenā klimata augu sugām, 107 sugām dīgtspēja gaismas klātbūtnē uzlabojās, bet 32 sugām uzrādīja vienādus rezultātu kā tumsā, tā gaismā (Baskin *et al.*, 1988). *D. arenarius* dīgtspēja gaismas klātbūtnē uzlabojas (Kołodziejek *et al.*, 2018). Apbēršana ar biezu substrāta slāni ietekmē sēklas, kurām ir fotoinhibētā dīgšana, tās neuzsāk dīgšanas procesu (Cogoni *et al.*, 2012). Gaisma darbojas kā dziļuma jutības signāls, neļaujot maza izmēra sēklām uzdīgt atrodoties pārāk dziļi jo tās varētu neizdzīvot (Cogoni *et al.*, 2012). Maza izmēra sēklām gaisma dīgšanas procesā ir nozīmīgāka (Cogoni *et al.*, 2012). Pastāv alometriskā korelācija starp dziļumu, kādā sēkla spēj izdīgt, un tās masu (Bond *et al.*, 1999). *Dianthus morisianus* 15% sēklu spēja izdīgt 50 mm apbēršanas dziļumā, lai gan teorētiskais šīs sugas sēklu apbēršanas maksimums ir 30 mm, šī pazīme varētu būt adaptācija mainīgajai substrāta uzkrāšanās mikrovidei kāpu zonā (Cogoni *et al.*, 2012). *Dianthus arenarius* nespēj izdīgt pie 40 mm biezas substrāta apbēršanas (Kołodziejek *et al.*, 2018).

1.5.3 Sēklu miera periods

Sēkla ir struktūra, kas ļauj tajā esošajam auga embrijam saglabāt dzīvotspēju periodā starp sēklu nogatavošanos un dīgšanu, tādējādi nodrošinot nākamās paaudzes (Koorneef *et al.*,

2002). Līdz ar ūdens daudzuma samazināšanos dīglī un pārējos audos, beidzas sēklas nogatavošanās process (Gutierrez, 2007). Daudzās sēklās dīgšanas fāze ir aizkavēta vai nomākta ar kādu dīgšanas barjeru – cietu sēklu apvalku, inhibējošu vielu, vai arī ārēju faktoru, kas visi ierosina sēklu miera periodu, kas var ilgt gadiem, pat dekādēm, turklāt, neaktīvās sēklas dīgst ar augstu neregularitāti (Larcher, 2001). Sēklu miera periodu pēc dīgšanas nomākšanas faktora iedala piecos veidos: fizioloģiskais miera periods, morfoloģiskais miera periods, morfofizioloģiskais miera periods, fiziskais miera periods un kombinētais miera periods (Baskin *et al.*, 2004). Miera periods tiek uzskatīts par mehānismu, lai sēklas varētu izplatīties laikā, un to definē kā nebojātas, dzīvotspējīgas sēklas dīgšanas neuzsākšanu labvēlīgos apstākļos, ko ietekmē vairāki vides faktori kā gaisma, temperatūra un sēklu uzglabāšanas ilgums pēc novākšanas (Koorneef *et al.*, 2002, Cousen *et al.*, 2008). Tādā veidā sēklas, kas savu auglību saglabā esot miera fāzē, attīstoties vēlāk, izvairās no iespējamiem ilglaicīgiem nelabvēlīgiem laikapstākļiem vai lielām kaitēkļu invāzijām. Šī īpašība sastopama lielākai daļai augu sugu, kas apdzīvo sausus biotopus (Larcher, 2001). *Dianthus arenarius* sēklu dīgšanas fāze nav nomākta (Kołodziejek *et al.*, 2018).

1.6 Ar fotosintēzi saistītie parametri kā augu fizioloģiskā stāvokļa rādītāji

1.6.1 Fizioloģiskā stāvokļa noteikšana

Auga vitalitāte ir tā spēja augt, attīstīties un izdzīvot, tā zūd augam novecojot vai atrodoties stress apstākļos. Auga vitalitāti nevar ne tieši izmērīt, ne precīzi pamatot, balstoties uz citiem mērījumiem (Kozlov *et al.*, 2009). Lai gan to nevar kvantitatīvi noteikt, parasti auga vitalitātes raksturošanai tiek novērtēta auga augšana, kā arī fizioloģiskie rādītāji (Johnstone *et al.*, 2013). Lai noteiktu auga vitalitāti, pētījumos izmanto metodes, ar kurām augos novērtē hlorofila fluorescences, hlorofila vai antioksidantu daudzumu (Johnstone *et al.*, 2013).

Augu fizioloģijā ļoti nozīmīga ir ne tikai auga tolerance pret stresu nelabvēlīgos apstākļos, bet arī tas, cik labi tas atjauno savu vitalitāti pēc tam, kad atjaunojas optimāli vides apstākļi. Specifiskos vides apstākļos, piemēram, biotopos ar regulāru smilšu pārpūšanu parasti aug augi, kas šādiem apstākļiem ir pielāgojušies. Tāpēc šādi nemainīgi, bet tomēr nelabvēlīgi apstākļi citu biotopu augiem, nevarētu radīt nozīmīgas fizioloģiskas izmaiņas augiem, kas tādiem apstākļiem ir pielāgojušies. Tieši nelabvēlīgi nepastāvīgi vides apstākļi rada nozīmīgas fizioloģiskas pārmaiņas augos. Tā kā *Dianthus arenarius* subsp. *arenarius*

dzīvotne ir pelēkās kāpas un kāpu meži, smilšu pārpūšana un nobradāšana tām nav regulārs traucējums un tiem vajadzētu radīt problēmas auga vitalitātes saglabāšanai, līdz ar to arī fizioloģiskas izmaiņas.

1.6.2 Hlorofils

Hlorofils ir visnozīmīgākais augu pigments fotosintēzes reakcijās. Tieši hlorofils ir atbildīgs par to, ka, izmantojot saules gaismu, no oglekļa dioksīda un ūdens tiek veidoti cukura ogļhidrāti un enerģija. Tam ir dažādas formas, hlorofils *a* un hlorofils *b* ir divas galvenās, kas atrodamas augstākajos augos. Hlorofilam *a* un hlorofilam *b* ir raksturīgs absorbcijas spektrs, vizuāli tas ir zilajā un sarkanajā gaismā, bet arī citās redzamās gaismas spektra daļās notiek absorbcija, kaut gan mazāk intensīva (Datt, 1998). Abiem hlorofiliem gaismas absorbcijas maksimumi ir atšķirīgi, hlorofila *a* maksimumi atrodas redzamās gaismas spektra galos, bet hlorofila *b* centrā, tas palīdz augiem absorbēt dažādu viļņu garumu gaismu līdz 700 nm (Datt, 1998). Augos parasti hlorofila *a* saturs ir lielāks, nekā hlorofila *b* saturs (Bailey *et al.* 2007).

Hlorofila daudzums lapās korelē ar lapas fotosintēzes rādītājiem (Osmond *et al.*, 1987). Pētījumos pierādīts, ka dažādi stresa faktori ietekmē lapas ķīmisko sastāvu, tai skaitā pigmentu daudzumu un to savstarpējo attiecību (Bacci *et al.*, 1998). Lapas hlorofila daudzuma novērtējums ir svarīgs, jo hlorofila noārdīšanās tiek saistīta ar vides radīto stresu augos (Brown, 1991).

1.6.3 Hlorofila *a* fluorescences

Hlorofilam ir raksturīga fluorescences jeb īslaicīga gaismas izstarošana pēc tam, kad hlorofilu vairs neapgaismo (Handy PEA, 2006). Hlorofila *a* fluorescences princips ir šāds: gaismas molekulai, kuru absorbē lapa, tālāk ir trīs iespējamie ceļi, pirmkārt, tā var tikt izmantota fotosintēzes reakcijās, otrkārt, gaismas kvanta enerģija var tikt izlietota siltuma enerģijā vai trešais variants, tā var tikt atstarota atpakaļ atmosfērā kā gaisma. Šo trešo iespējamo gaismas molekulas ceļu sauc par hlorofila fluorescenci (Johnson *et al.*, 2000). Šie visi trīs iespējamie varianti korelē tā, ja kāda, piemēram, fluorescences, parametri pieaug, pārējo divu variantu efektivitāte samazinās (Johnson *et al.*, 2000). Tāpēc, analizējot fluorescences mērījumus, var spriest par auga fotoķīmiskās efektivitātes izmaiņām (Govindjee, 2004). Hlorofila fluorescences daudzums no absorbētās gaismas ir tikai 1 – 2%,

bet to ir viegli izmērīt jo absorbcijai un fluorescencei ir atšķirīgi viļņu garumu (Johnson *et al.*, 2000). Hlorofils *a* izteikti absorbē sarkano un zilo gaismu, ar zilās gaismas spektra maksimumu ētera šķīdinātājā 430 nm, bet sarkanās gaismas spektra maksimumu 675 nm, zaļo gaismu hlorofils neabsorbē, tāpēc tas ir šādā krāsā (Hemelrijk *et al.*, 1992). Fluorescences spektra maksimums ir ar garākiem viļņiem nekā absorbcijas spektra maksimums (Johnson *et al.*, 2000). Tā kā gaismas kvanti tiek atstaroti ar mazāku enerģiju un lielākiem gaismas viļņa garumiem, fluorescence vienmēr ir sarkanā krāsā (Hemelrijk *et al.*, 1992).

Hlorofila fluorescences analīzes ir neinvazīva un plaši lietota metode augu fizioloģijā (Lawson *et al.*, 2013). Hlorofila fluorescences rādītāji tiek uzskatīti par jutīgākajiem parametriem, lai noteiktu vides stresa ietekmi uz augiem (Johnstone *et al.*, 2013).

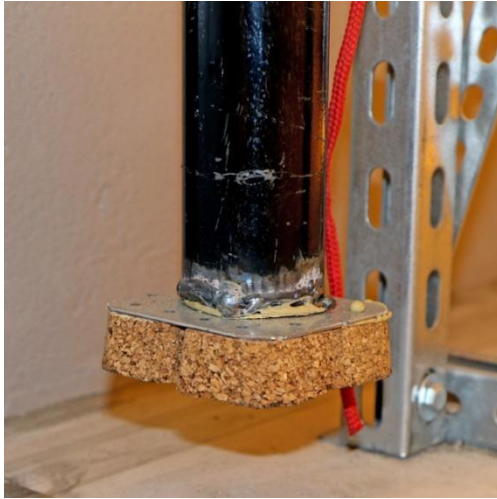
2 Materiāli un metodes

2.1 Auga pavairošana un apstrāde

Visi pētnieciskajā darbā izmantotie augi izaudzēti no savvaļā ievāktām *Dianthus arenarius* subsp. *arenarius* sēklām. Laboratorijas apstākļos sēklas iesēja un izdiedzēja augsnes substrātā. Kā substrātu izmantoja žāvētu, fracionētu kvarca smilšu un dārza melnzemes maisījumu attiecībā 5:1 pēc tilpuma. Lai izvairītos no patogēnu klātbūtnes, substrātu autoklavēja 121 °C temperatūrā pie 1.1 atm. spiediena 20 minūtes. Pirms izmantošanas, substrātu mitrināja ar attīrītu ūdeni – 1000 ml ūdens uz 3000 ml substrāta. Dēstus no sākuma audzēja maza tilpuma konteineros, pēc 3 nedēļām pārstādīja 1200 ml konteineros: 12 stādus, kurus bija paredzēts neapbērt ar smilti, stādīja 5 mm no konteineru augšas, 12 stādus, kurus bija paredzēts apbērt ar 20 mm biezu smilšu kārtu, stādīja 25 mm no augšas un 12 stādus, kurus bija paredzēts apbērt ar 40 mm biezu smilšu kārtu, 45 mm no augšas. Kopā pārstādīja 36 stādus. Pēc pārstādīšanas augus turēja siltumnīcā un četras nedēļas ļāva tiem izaugt jaunajā substrātā. Šo četru nedēļu laikā augus regulāri laistīja un reizi divās nedēļās mēsloja ar Kristalon Green mēslojumu. Pēc četrām nedēļām, kad augi bija izaugušies, tos sadalīja deviņos variantos, katrā variantā bija četri augi.

Apbēršanai ar smiltīm no deviņiem izdalītajiem variantiem trīs variantus neapbēra ar papildus smiltīm, trīs variantus apbēra ar 20 mm smilšu un trīs variantus apbēra ar 40 mm smilšu slāni. Augus apbēra vienu reizi.

Nobradāšanas ietekmei nobradāšanu veica izmantojot „mehānisko pēdu” (1. att.). Tās smagums ir 10 kg un tā tiek mesta uz augu no 50 mm augstuma. Mehāniskās pēdas mešanas radītais spēks ir apmēram vienāds spēkam, ar kādu cilvēks iedarbojas uz augu, tam uzkāpjot. No deviņiem izdalītajiem variantiem trīs variantus nenobradāja, trīs variantus nobradāja ar pirmās pakāpes intensitāti, pa pieciem metieniem vienu reizi nedēļā, bet vēl trīs variantus nobradāja ar otrās pakāpes intensitāti, pa pieciem metieniem divas reizes nedēļā. Nobradāšanu turpināja astoņas nedēļas.



2.attēls. „Mehniskā pēda ” kuru izmantoja nobradāšanai, tuvplāns.

Figure 2. „Mechanical foot” which was used for trampling, close-up

Zemāk ievietota tabula ar izdalītajiem variantiem un abu faktoru attiecību mainību variantos

1.tabula

Nobradāšana un smilšu apbēšanas faktoru mainība izdalītajos variantos.

Table 1

Tamplng and sand burial factors variability in divided variants.

| Variants | Smiltis 1 | Smiltis 2 | Nobradāšana 1 | Nobradāšana 2 | Skaitis |
|-----------------|------------------|------------------|----------------------|----------------------|----------------|
| B0T0 | – | – | – | – | 4 |
| B0T1 | – | – | + | – | 4 |
| B0T2 | – | – | – | + | 4 |
| B1T0 | + | – | – | – | 4 |
| B1T1 | + | – | + | – | 4 |
| B1T2 | + | – | – | + | 4 |
| B2T0 | – | + | – | – | 4 |
| B2T1 | – | + | + | – | 4 |
| B2T2 | – | + | – | + | 4 |

Pēc augu apbēšanas un nobradāšanas četru nedēļu periodā novēroja, kā augi reaģē uz vides pārmaiņām un atjaunojas pēc traucējumiem veicot fluorescences un hlorofila koncentrācijas mērīšanu.

2.2 Augu novākšana

Pēc fluorescences un hlorofila koncentrācijas mērīšanas, augus no siltumnīcām izvāca. Visiem augiem nogrieza virszemes vasas daļas un nosvēra uz svariem. Pēc tam nogrieztās augu vasas daļas ielika termostatā ar ventilātoru uz 24 stundām 60 °C Pēc 24 stundām augus no skapja izņēma, lai atkal nosvērtu un noteiktu sauso masu. Pēc iegūtajām svaigās un sausās masas vērtībām, aprēķināja ūdens saturu augos. Līdzīgi apstrādāja pazemes auga daļas. Augsni izņēma no konteineriem un saknes ar ūdens palīdzību uzmanīgi atdalīja no augsnes. Lai rezultāti būtu precīzāki, pēc mazgāšanas no saknēm nosusināja lieko mitrumu. Svaigās masa un sausnes svēršanu veica tāpat kā augu vasas daļām, bet termostatā ar ventilātoru saknes 60 °C temperatūrā atradās 40 stundas. Apbērtajiem variantiem atsevišķi nosvēra stumbra apbērtās daļas svaigo masu un sausni.

2.3 Fizioloģiskie mērījumi

2.3.1 CCM-300

Pašlaik zinātnē hlorofila mērīšanai plaši izmanto nedestruktīvas metodes, jo tās ietaupa laiku, resursus un vietu (Johanson *et al.*, 2013). Šajā pētījumā hlorofila satura mērīšanai pielietoja neinvazīvu metode, izmantojot mērierīci CCM-300. CCM-300 izmanto pierādītu fluorescences viļņu attiecības tehnisku paņēmieni (Buschmann *et al.*, 1999), lai veiktu precīzu hlorofila daudzuma novērtējumu lapās. Šīs ierīces priekšrocībās ir: tā spēj sniegt uzticamus rezultātus par hlorofila saturu augos neatkarīgi no lapas formas, lieluma vai biezuma (CCM-300, 2011), kas šajā darbā bija būtiski, jo *Dianthus arenarius* supsb. *arenarius* lapas plātnes forma ir lancetniska un jaunākām lapām var būt ielocījusies. CCM-300 uzreiz pēc mērījuma parāda precīzu hlorofila saturu lapā, un tai ir daudz plašāks uzticamais mērīšanas diapozons nekā absorbcijas stila mērierīcēm. Tas nozīmē, ka var iegūt ticamākus rezultātus pie augsta hlorofila daudzuma lapās (CCM-300, 2011).

Ir pierādīts, ka attiecība starp hlorofila fluorescenci pie 735 nm un pie 700 nm ir lineāri proporcionāla īstajam hlorofila saturam augā (Buschmann *et al.*, 1999), tāpēc šī attiecība var tikt izmantota, lai to noteiktu hlorofila saturu. Šī ierīce sastāv no galvenās daļas, no kuras atiet caurule, pa kuru plūst gaismas stars, un caurules galā atrodas saspraude, kas notur paraugu, no

kā jānolasa rezultāti. Brīdī, kad paraugs atrodas ievietots saspraudē un ierīcei dod komandu, lai sāktu mērījumus, paraugu apstaro zilā gaisma, kas ierosina fluorescenci, kas ir divās krāsās, sarkanā krāsā pārsvarā ir fluorescence no PS II pie F700, bet tumši sarkanā krāsā pārsvarā ir fluorescence no PS I pie F735. Ierīce fiksē abas fluorescējošās gaismas. Tā kā lielākā daļa zilās gaismas nonāk lapas zaļajās mezofila šūnās tikai pēc kāda laika, reabsorbētā fluorescence nevarētu radīt problēmas rezultātos (CCM-300, 2011).

2.3.2 Handy PEA fizioloģiskie mērījumi

Performance index būtībā ir parauga vitalitātes indekss. Lai izmērītu hlorofila performance index darbā izmantoja neinvazīvu iekārtu Handy PEA hlorofila fluorometru. Mērīšanu veica visiem augiem vienu reizi nedēļā sešu nedēļu periodā.

Mērierīce izmanto Kautska fluorescences indukciju. Ja auga daļa ir aptumšota, PSII elektrona akceptora kopums pakāpeniski tiek atkārtoti oksidēts, līdz visi PSII reakciju centri spēj uzņemt fotoķīmiju. Ja augs pēkšņi tiek apgaismots ar lielas intensitātes gaismu, var novērot strauju hlorofila fluorescences pieaugumu, kam pēc tam seko lēns fluorescences intensitātes kritums līdz stabilam fluorescences līmenim.

Izveidojot logaritmisko asi no iegūtajiem Kautsky fluorescences indukcijas rezultātiem, var iegūt līkni, kurā attēlota zemākā fluorescences vērtība (F_0) un ceļš līdz augstākajai fluorescences vērtībai (F_m). F_0 (Sākuma fluorescences, patieso vērtību var nolasīt tikai paša logaritma ass sākumā pie laika 0 s, uzrāda fotosistēmas II ierosināta hlorofila a molekulu emisiju) un F_m (maksimālā fluorescences, šo parametru var saukt par maksimālo vērtību, tikai tad, ja gaismas intensitāte ir tik piesātināta, ka auga visi elektrona akceptori Q_a ir pilnībā reducēti) ir parametri, kuri tiek plaši izmantoti fluorescences noteikšanā. No šīm maksimālajām un minimālajām fluorescences vērtībām, var izrēķināt F_v (mainīgā fluorescences vērtība) kā abu iepriekšējo vērtību starpību. Savukārt F_m/F_v attiecība tiek plaši izmantota lai noteiktu maksimālo Fotosistēmas II efektivitāti. Tas ir jutīgs parametrs un var tikt izmantots lai noteiktu parauga fotosintēzes veiktspēju. Veselīgiem augiem parasti šis rādītājs ir 0.85, ja paraugam rādītājs ir zemāks, tad tas ir piedzīvojis abiotisku vai biotiskus stresa apstākļus. Parametrs F_v/F_0 norāda uz fotoķīmijas kvantu primāro daudzumu fotosistēmā II, lai noteiktu fotosintēzes kapacitāti (Ceccarelli, 2006).

2.3.2.1 Fluorescences performance index

Performance index ir auga vispārēja izpausme, kas parāda tā iekšējo spēju pretoties ārējiem vides traucējumiem. Performance index tiek iegūts atsaucoties un Nernsta vienādojumu, kas apraksta redokss reakciju spēku un Gibbsa enerģijas kustības bioķīmiskās sistēmās.

Lai aprēķinātu performance index vienādojumu nepieciešams zināt trīs komponentus, ko šis vienādojums ietver: pirmais komponents ir auga fotosistēmas aktīvo reakcijas centru koncentrācijas spēku, otrs komponents ir gaismas reakcijas spēks, ko var attiecināt uz primārās fotoķīmijas kvantu iznākumu un trešais komponents ir spēks, ko var attiecināt uz tumsas reakcijām jeb normālajām tumsas redokss reakcijām (Handy PEA, 2006). Performance index atspoguļo abu fotosistēmas I un II funkcionalitāti un sniedz kvantitatīvu informāciju par auga patreizējo vitalitāti zem iespējamiem stresa apstākļiem (Brestič *et al.*, 2008).

2.3.2.2 Performance index mērīšana

Pirmais solis pirms uzsākt mērīšanu ar Handy PEA, ir nosegt mērāmo auga daļu ar saspraudni ar metāla aizbīdni. Metāla aizbīdnim no sākuma jābūt ciet, lai auga daļai nepienāktu gaisma un varētu notikt tumsas adaptācija. Lai auga lapas visi reakcijas centri būtu pilnībā oksidējušies, tam tumsas adaptācijā jāpavada vidēji 15 līdz 20 min. Pēc šī laika var sākt fluorescence mērīšanu. Sensora gals ir jānovieto uz saspraudes, tā lai nepieļautu gaismas iekļūšanas, pēc tam atver metāla aizbīdni un veicot mērījumu, pa sensora vadu uz iepriekš aptumšoto auga lapas daļu tiek nosūtīts augstas intensitātes LED gaismas stars, kas ierosina strauju hlorofila fluorescence pieaugumu, kuru nolasa foto sensors (Handy PEA, 2006).

2.4 Sēklu dīgstu parādīšanās atkarībā no apbēršanas pakāpes

No siltumnīcā audzētajiem *D. arenarius* ziedošajiem stādiem ievāca nogatavojušos sēklu materiālu.

Kā diedzēšanas substrātu izmantoja žāvētu, frakcionētu kvarca smilšu un dārza melnzemes maisījumu attiecībā 5:1 pēc tilpuma. To mitrināja ar attīrītu ūdeni, izmantojot 1000 ml ūdens uz 3000 ml substrāta. Lai izvairītos no patogēnu klātbūtnes, substrātu un tā mitrināšanai paredzēto ūdeni autoklāvēja 121 °C temperatūrā pie 1.1 atm. spiediena 20

minūtes. Substrāta mitrināšanu un pildīšanu kastītēs, kā arī sēklu apbēršanu veica sterilos apstākļos laminārajā boksā. Samitrināto substrātu pildīja sterilās 105 × 95 × 90 mm lielās caurspīdīgās plastmasas kastītēs ar vāku. Katrā kastītē ar pinceti iesēja 30 sēklas. Izdalīja četrus apbēršanas variantus - 10 mm, 20 mm, 30 mm, 40 mm, kā arī kontroles grupu, kuru neapbēra. Katram variantam, kā arī kontroles grupai bija trīs kastītes, līdz ar to katrā variantā iesēja 90 sēklas, kopā 450 sēklas.

Pēc sēklu iesēšanas kastītes ievietoja audzēšanas kamerā, kur gaismas un tumsas fāzes ir attiecīgi 16 un 8 stundu garas. Gaismas fāzē temperatūra sasniedza 20 °C, bet tumsas fāzē pazeminājās līdz 15 °C.

Pēc trīs dienām, kad parādījās pirmie asni, sāka izdīgušo sēklu uzskaiti. Dīgstu uzskaitē turpinājās 14 dienas. Divas pēdējās dienas pirms uzskaites pārtraukšanas, kad nenovēroja nevienu jaunu dīgstu, rezultātu sadaļā neataināja.

2.5 Izmantotie materiāli, reaģenti un aparatūra

Materiāli:

- Žāvētas, frakcionētas kvarca smiltis. Frakcija 0 – 1 mm, mitrums 0,2%. SIA Saulkalnes S, Saulkalne, Salaspils pagasts, Salaspils novads, LV-2117;
- Dārza melnzeme (Brūnā un melnā kūdra), pH 6,5, struktūra < 20 mm, Biolan Baltic OU, Mae, 17, 87001 Lavassare, Parnumaa, Igaunija;
- Savvaļā ievākts *Dianthus arenarius* sēklu materiāls;
- Kristalon Green NPK mēslojums.

Trauki:

- Stādīšanas konteineri (200 ml, 1200 ml);
- Mērkrūzes (200 ml, 1000 ml);
- Mērcilindrs (25 ml);
- Plastmasas kastītes ar vāku (105x95x90 mm, 350x260x210 mm);
- Plastmasas bļodas, substrāta jaukšanai un mitrināšanai (10 000 ml, 20 000 ml);
- Lineāls (300 mm);
- Pincete.

Ierīces:

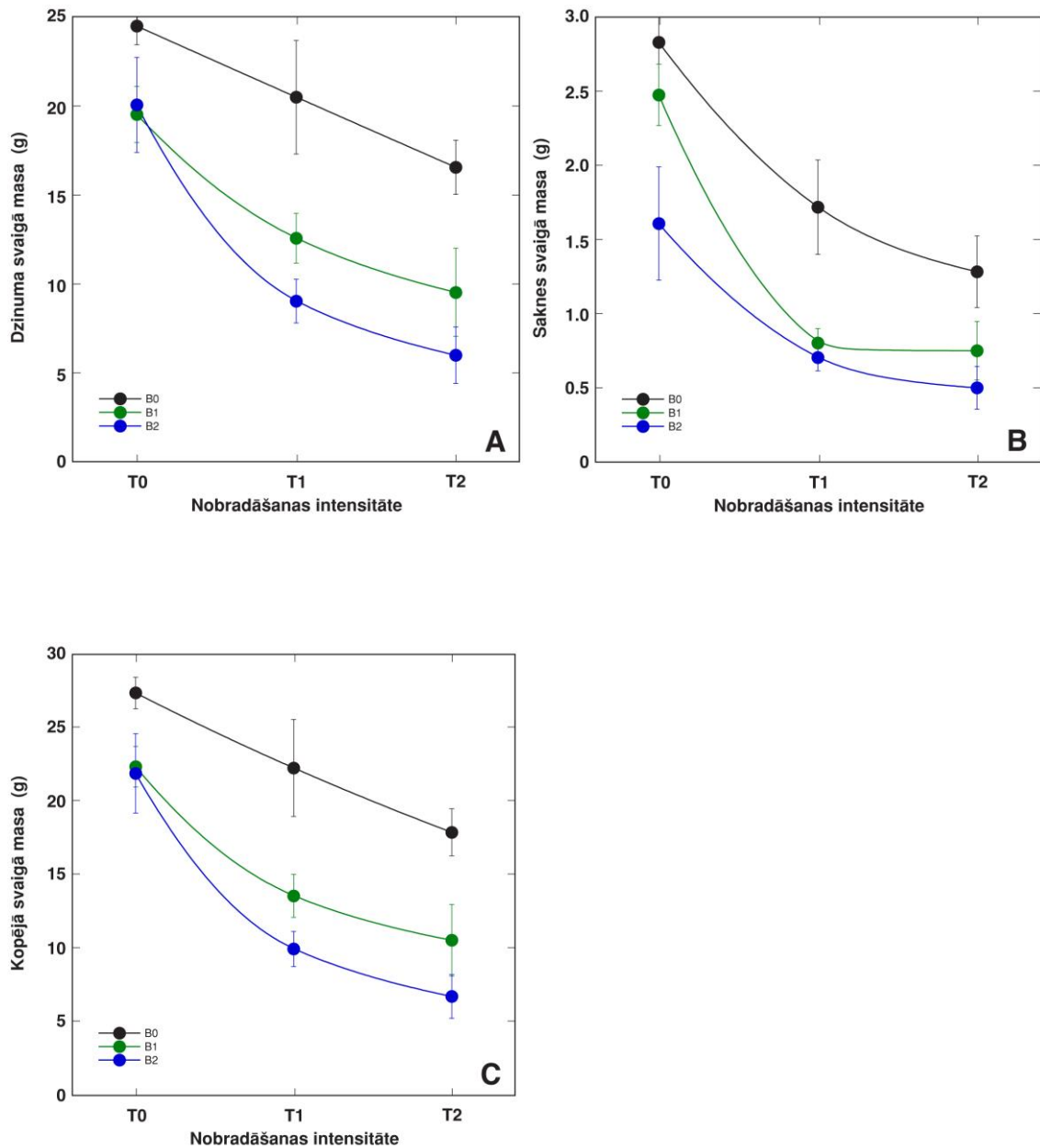
- Hlorofila satura mērierīce CCM-300, hlorofila saturs mg/m³, Optio science Inc., 8 Winn ave, Hundson, NH 03051, USA;

- Hlorofila fluorometrs Handy PEA, Hansatech instrumens Ltd, Narborough Road, Pentney, King's Lynn, Norfolk PE32 1JL England;
- Svāri:
 - a) KERN 440 35N, max 400 g, d=0,01 g, Kern and Sohn, Ziegelei 1, 72336 Balingen, Germany.
 - b) KERN 440 21A, max 60 g, d=0,001 g, Kern and Sohn, Ziegelei 1, 72336 Balingen, Germany;
- Audzēšanas kamera Sanyo MLR-352H PE, 294 l, 5-50 C°, Sanyo Industry, Japan;
- Autoklāvs Sanyo MLS-3750, 10-1329 C°, 59 l, Sanyo Industry, Japan;
- Laminārās gaismas plūsmas skapis SafeFAST Classic class II A1/A2, Faster, Via R. Merendi 2220010 Cornaredo (MI) Italy;
- ‘Mehāniskā pēda’, 10 kg, 50 mm krišanas augstums.
- Termosterilizators, Electrolux, Sweden, Nr.4479704511.

2.6 Datu analīze

No iegūtajiem datiem aprēķināja vidējās vērtības un izveidoja grafikus programmā Microsoft Excel. Skaitliski būtiskās atšķirības noteica ar t-testu vietnē GraphPad.com <https://www.graphpad.com/quickcalcs/ttest1/?Format=C>.

3 Rezultāti



3-3. attēls. Nobradāšanas intensitātes un apbēršanas pakāpes ietekme uz augu masu.

Figure 3-3. Trampling intensity and burial level influence on fresh mass of plants.

B0- Neapbērtie augi; B1- ar 20 mm apbērtie augi; B2- ar 40 mm apbērtie augi.

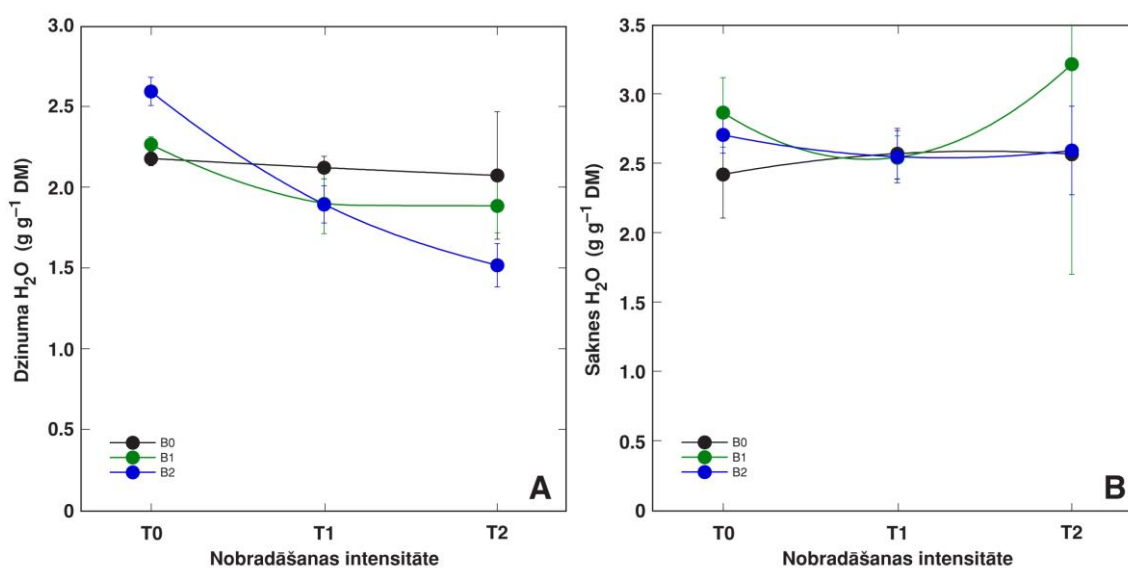
T0- Nenobradātie augi; T1- ar pirmo intensitāti nobradātie augi; T2- ar otro intensitāti nobradātie augi.

Vislielākā dzinumu svaigā masa (3.A attēls) pie visiem nobradāšanas variantiem (T0, T1, T2) bija neapbērtajam variantam. Otrās pakāpes apbērtajā un nenobradātajā variantā (B2T0) bija otra lielākā biomasa no nenobradātajiem variantiem, bet arī vislielākā

standartklūda starp trīs apbēršanas variantiem. Pie pirmās (T1) un otrās (T2) intensitātes nobradāšanas svaigā masa bija viszemākā otrās pakāpes apbērtajam variantam.

Sakņu svaigā masa (3.B attēls) visos nobradāšanas variantos samazinājās palielinoties apbēršanas pakāpei, neapbērtajiem augiem (B0), bija vislielākā, bet otrās pakāpes apbērtajiem augiem (B2) vismazākā. Nenobradātajiem augiem bija vislielākā sakņu biomasa, bet pieaugot nobradāšanas intensitātei biomasa samazinājās.

Kopējā svaigā masa (3.C attēls) vislielākā bija augiem kuri netika nobradāti un apbērti (B0T0), apbēršanas un nobradāšanas faktoru ietekmē tā samazinājās un vismazākā bija otrās pakāpes apbērtajiem un otrās intensitātes nobradātajiem augiem.



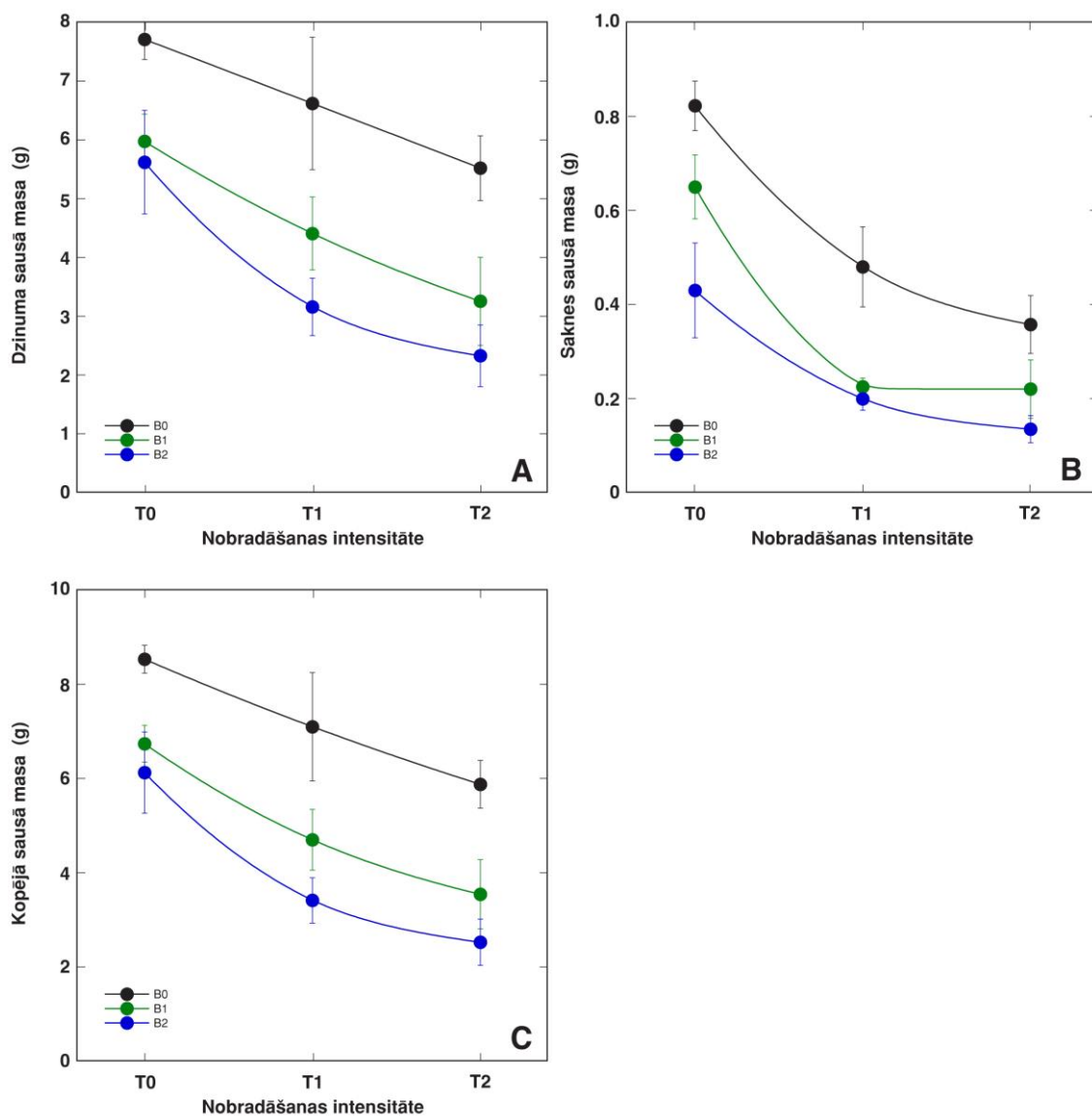
3-4. attēls. Nobradāšanas intensitātes un apbēršanas pakāpes ietekme uz ūdens saturu augos.

Figure 3-4. Trampling intensity and burial level influence on water content in plants.

Vislielākais ūdens saturs augu dzinumos (4.A attēls) bija nenobradātajiem variantiem (T0) sākot no otrās pakāpes apbērtā, pirmās pakāpes apbērtā un neapbērtā varianta. Neapbērtajam variantam (B0) abos intensitātes nobradāšanas (T1,T2) un nenobradātajā variantā ūdens līmenis dzinumos bija līdzīgs. Bet abiem apbērtajiem variantiem (B1, B2), pieaugot nobradāšanas intensitātei ūdens līmenis dzinumos samazinājās. Visstraujāk ūdens līmenis samazinājās pieaugot nobradāšanas intensitātei otrās pakāpes apbērtajiem augiem (B2).

Vislielākais ūdens saturs saknēs (4.B attēls) nenobradātajiem augiem bija pirmās pakāpes apbērtajam (B1T0), pēc tam otrās pakāpe apbērtajam (B2T0), bet viszemākais neapbērtajam variantam (B0T0). Visos variantos ūdens saturs saknēs bija lielāks, nekā ūdens

saturs dzinumos. Palielinoties nobradāšanas intensitātei ūdens saturam saknēs bija tendence samazināties, izņēmums bija neapbērtais un nenobradātais variants (B0T0), kur ūdens sastāvs bija zemāks, nekā neapbērtajā ar pirmo intensitāti nobradātajā variantā (B0T1), kā arī ar pirmo pakāpi apbērtajā un otrās intensitātes nobradātajā (B1T2), kurā ūdens saturs bija lielāks, nekā pirmās pakāpes apbērtajā un pirmās intensitātes nobradātajā (B1T1), bet abos šajos gadījumos bija augsta standartnovirze.



3-5. attēls. Nobradāšanas intensitātes un apbēršanas pakāpes ietekme uz augu sauso masu.

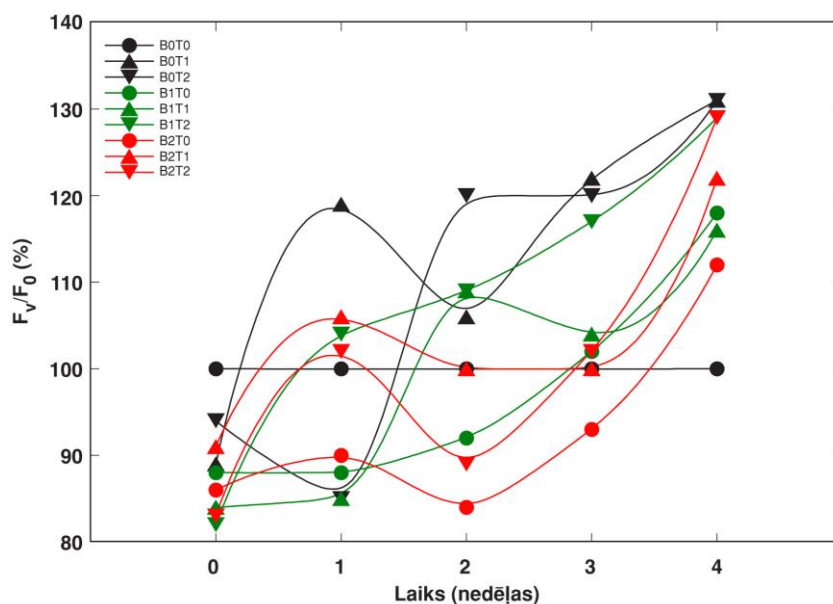
Figure 3-5. Trampling intensity and burial level influence on dry mass of plant

Dzinumu sausā masa (5.A attēls) samazinās gan pieaugot apbēršanas pakāpei, gan nobradāšanas intensitātei, līdz ar to vislielākā tā bija neapbērtajam, nenobradātajam variantam (B0T0). Salīdzinot ar pirmās pakāpes apbērto variantiem (B1), B0 visos variantos sausne

masa bija aptuveni par 1,5 g līdz 2 g lielāka. Nenobradātajiem apbērtajiem variantiem (B1T0 un B2T0) sausnes masa bija līdzīga, bet parādotes nobradāšanas faktoram, sausne straujāk samazinās otrās pakāpes apbērtajiem variantiem (B2). B0T0 augu sausā masa, salīdzinot ar otrās intensitātes nobradātajiem augiem (B0T2) bija aptuveni par 2 g mazāka, un salīdzinot ar otrās pakāpe apbērtajiem augiem (B2T0) bija arī aptuveni par 2 g mazāka.

Sakņu sausā masa (5.B attēls) arī samazinās gan pieaugot apbēršanas pakāpei, gan nobradāšanas intensitātei. Vislielākā tā bija B0T0 – 0,82 g , bet vismazākā otrās pakāpes apbērtajam ar otro intensitāti nobradātajam variantam (B2T2) – 0,14 g. Tendences bija līdzīgas kā dzinumu sausnes datos, bet viena no būtiskākajām atšķirība bija, ka salīdzinot abus apbērtos variantus sakņu sausnes masas straujākais samazinājums parādotes nobradāšanas traucējumam bija B1, nevis B2.

Kopējā augu sausā masa (5.C attēls), tā pat kā dzinumu (5.A attēls) un sakņu (5.B attēls), samazinās gan pieaugot apbēršanas pakāpei, gan nobradāšanas intensitātei. Salīdzinot neapbērto un nenobradāto (B0T0) ar otrās pakāpes apbērto un nenobradāto variantu (B2T0) un neapbērto un nenobradāto (B0T0) ar neapbērto un otrās intensitātes nobradāto variantu (B0T2), var redzēt, ka pieaugot apbēršanai auga masa samazinās straujāk, nekā pieaugot nobradāšanas intensitātei.

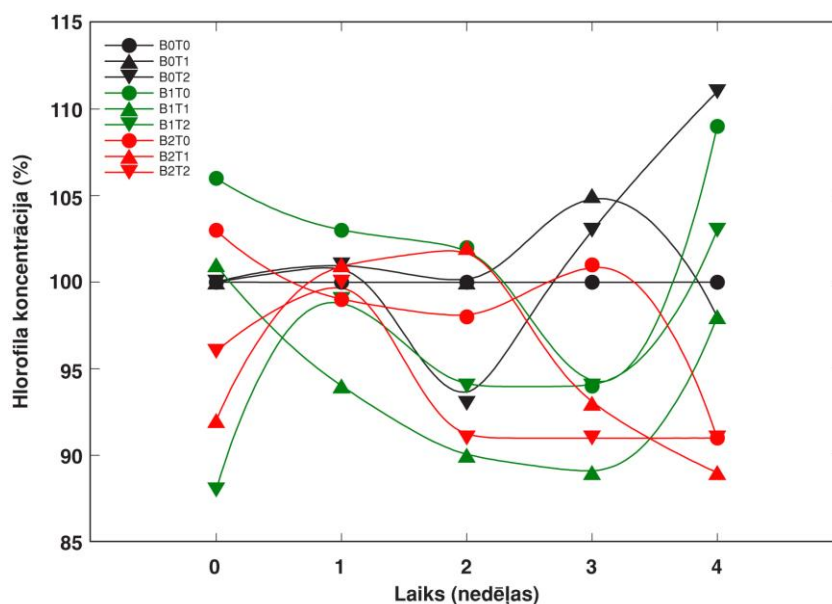


3-6. attēls. Nobradāšanas intensitātes un apbēšanas pakāpes ietekme uz F_v/F_0 mērījumiem atkarībā no laika pēc nobradāšanas pārtraukšanas.

Figure 3-6. Trampling intensity and burial level influence on F_v/F_0 measurement depending on time after trampling period.

Četras nedēļas pēc nobradāšanas vislielākos F_v/F_0 rezultātus (6. attēls) uzrādīja neapbērtie un ar pirmo un otro intensitāti nobradātie varianti (B0T1 un B0T2), bet abiem apbērtajiem variantiem šie rezultāti bija zemāki. Pirmās divas nedēļas pēc apbēšanas F_v/F_0 mērījumi bija svārstīgi, lielākai daļai augu pirmajā, nedēļā, salīdzinot ar mērījumiem pirms nobradāšanas, vērojams kāpums, bet otrajā nedēļā lejupslīde, īpaši otrās pakāpes apbērtajiem augiem. Sākot ar otro nedēļu F_v/F_0 paaugstinājās gandrīz visiem variantiem (izņēmums B1T1). Pirmās pakāpes apbērtajiem augiem visiem variantiem visa perioda garumā F_v/F_0 palielinājās (izņēmums bija B1T1 3. nedēļā).

Ļoti liela atšķirība bija abiem neapbērtajiem nobradātajiem variantiem 2. nedēļā, kad F_v/F_0 rezultāti neapbērtajam ar pirmo intensitāti nomīdītajam variantam (B0T1) bija aptuveni 120%, bet neapbērtajam ar otro intensitāti nobradātajam variantam (B0T2) bija aptuveni 85%, lai gan jau ceturtajā nedēļā abiem variantiem rezultāti bija līdzīgi, aptuveni 130%.

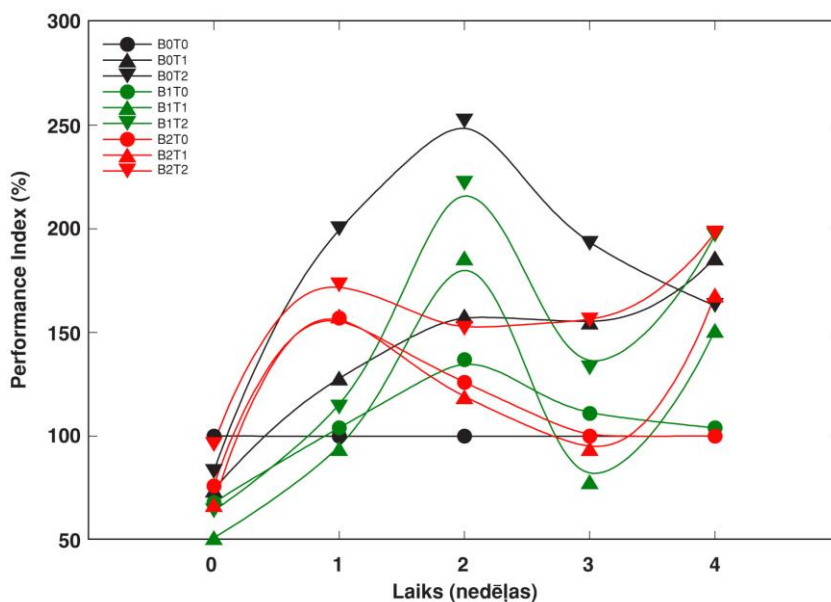


3-7. attēls. Nobradāšanas intensitātes un apbēšanas pakāpes ietekme uz hlorofila saturu augos atkarībā no laika pēc nobradāšanas pārtraukšanas.

Figure 3-7. Trampling intensity and burial level influence on chlorophyll content in plants depending on time after trampling period.

Pirms nobradāšanas hlorofila saturs augos (7. attēls) visaugstākais bija apbērtajiem nenomīdītajiem variantiem (B1T0 un B2T0) par 3 līdz 6% lielāks, nekā neapbērtajiem (B0T0, B0T1, B0T2), bet zemākais bija apbērtajiem un nomīdītajiem variantiem (B1T2, B2T2, B2T1), izņēmums bija B1T1, kam hlorofila koncentrācija bija nedaudz lielāka, nekā neapbērtajiem variantiem. Pirmajā nedēļā pēc nobradāšanas pārtraukšanas, variantiem, kuru hlorofila koncentrācija bija virs 100%, tā bija samazinājusies, bet variantiem, kuru hlorofila koncentrācija bija zem 100%, tā bija palielinājusies. Visiem trīs pirmās pakāpes apbērtajiem variantiem (B1) hlorofila koncentrācija līdz 3. nedēļai samazinājās, bet ceturtajā nedēļā strauji paaugstinājās, uzrādot vienus no augstākajiem rezultātiem starp visiem variantiem. Bet visiem otrās pakāpes apbērtajiem variantiem (B2) ceturtajā mērījumu nedēļā bija vismazākā hlorofila koncentrācija.

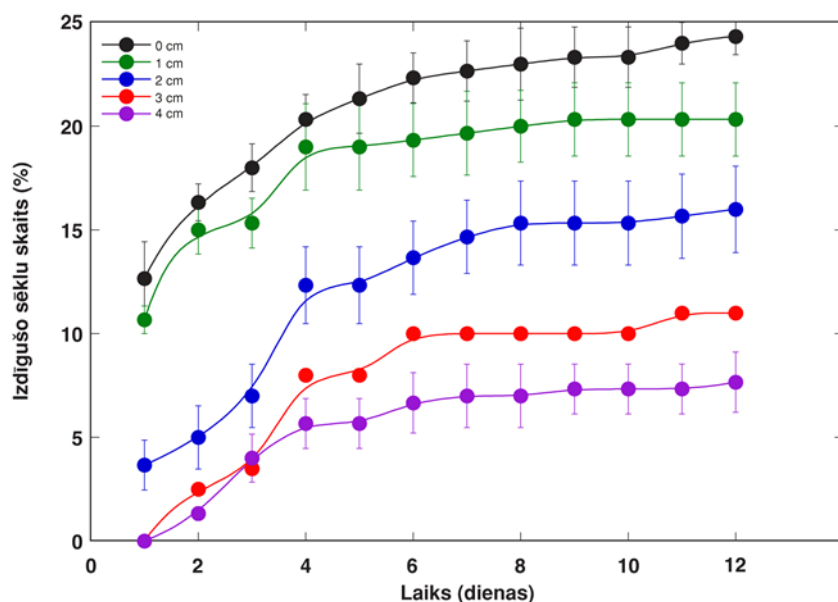
Visaugstākais rādītājs ceturtajā nedēļā bija neapbērtajam ar otro intensitāti nobradātajam variantam (B0T2), kura sākotnējā hlorofila koncentrācija bija paaugstinājusies vairāk kā par 10%. Bet vislielākais reālais kāpums hlorofila koncentrācijai bija ar pirmo pakāpi apbērtajam un otro intensitāti nobradātajam variantam (B1T2), aptuveni 30% salīdzinot rezultātus pirms nobradāšanas un četras nedēļas pēc nobradāšanas pārtraukšanas.



3-8. attēls. Nobradāšanas intensitātes un apbēršanas pakāpes ietekme uz performance index atkarībā no laika pēc nobradāšanas pārtraukšanas.

Figure 3-8. Trampling intensity and burial level influence on performance index depending on time after trampling period.

Salīdzinot ar mērījumiem pirms nobradāšanas un pirmajā nedēļā pēc nobradāšanas performance index (8. attēls) visiem variantiem bija palielinājies. No pirmās līdz otrajai nedēļai pēc apbēršanas pārtraukšanas tas turpināja pieaugt visiem neapbērtajiem (B0) un pirmās pakāpes apbērtajiem variantiem (B1), bet otrās pakāpes apbērtajiem variantiem (B2) samazinājās. Trešajā nedēļā lielākai daļai variantu performance index samazinās (izņēmums bija B0T2 un B2T2, kuriem saglabājās aptuveni tādi paši rezultāti, kā iepriekšējā nedēļā), bet ceturtajā nedēļā redzams hlorofila koncentrācijas kāpums gandrīz visos variantos (izņēmums bija B1T0 un B2T0). Ceturtajā nedēļā viszemākie rādītāji bija nenobradātajiem variantiem (B0T0, B0T1, B0T2), bet augstākie rādītāji bija nobradātajiem variantiem, visaugstākais bija otrās pakāpes apbērtajam un ar otro intensitāti nobradātajam variantam (B2T2), kuram reālais kāpums šim rādītājam bija aptuveni 100%.



3-9. attēls. Dīgstu procentuālā parādīšanās atkarībā no apbēršanas pakāpes un laika.

Figure 3-9. The percentage germination of seed, depending on burial level and time.

Visstraujāk sēklas dīga pirmajās 4 dienās pēc pirmo dīgstu parādīšanās (9. attēls). Visaugstākā sēklu dīgstu parādīšanās pakāpe bija kontroles grupai, kurā sēklas atradās augsnes līmenī. Vienu cm smilšu slānis dīgstu parādīšanos pirmajās dienās samazināja tikai par aptuveni 5%, līdz 10. dienai par 10%, bet dīgšanas perioda beigās par 13%. Sākot no 2 cm bieža smilšu slāņa apbēršanas izdīgušo sēklu skaits, īpaši pirmajās dienās, bija būtiski mazāks, nekā kontroles un 1 cm grupai. Sēklu dīgstu parādīšanos būtiski negatīvi ietekmēja smilšu slānis, kas bija lielāks par 30 mm. Dīgšanas perioda beigās, sēklām, kuras tika apbērtas ar 30 mm slāni, dīgstu parādīšanās bija par 55% zemāka nekā kontroles grupai, bet sēklām, kuras tika apbērtas ar 40 mm smilšu slāni, dīgstu parādīšanās bija par 63% zemāka salīdzinot ar kontroli.

4 Diskusija

4.1 Masu mērījumi

Gan apbēršana ar smiltīm, gan nobradāšana ir traucējumi augu augšanai (Luo *et al.*, 2018; Liddle, 1991). Šī darba rezultātos redzams, ka augu svaigā masa vislielākā bija neapbērtajiem variantiem, tā samazinājās gan pieaugot apbēršanas intensitātei viena nobradāšanas varianta ietvaros, gan pieaugot nobradāšanas intensitātei viena apbēršanas varianta ietvaros (3.A attēls). Tas liecina, ka šie abi faktori uz auga augšanu iedarbojas negatīvi. Literatūrā minēts, ka uzkrājoties nelielam smilšu daudzumam, augiem, īpaši tiem, kas ir pielāgojušies šādiem apstākļiem, negatīvas biomasas izmaiņas nav vērojamas (Maun, 2008). Bet, salīdzinot nenobradātos neapbērtos augus ar nenobradātajiem pirmās pakāpes apbērtajiem augiem, pirmās pakāpes apbērtajiem augiem kopējā biomasa bija būtiski samazinājusies (3.C attēls), kas liecina, ka (1.) 20 mm apbēršanas pakāpe nav neliela, bet ir būtiska; (2.) *D. arenarius* nav izveidojusies efektīva fizioloģiskā aizsardzība pret smilšu uzkrāšanos, un pat neliela šī faktora ietekme rada negatīvas sekas auga vitalitātei.

Dabiskos apstākļos apbēršana ar smilti un nobradāšana var notikt vienlaicīgi. Darbā izteikta hipotēze, ka augiem, kuri tiek nobradāti apbērtā stāvoklī, vajadzētu būt labākiem fizioloģiskajiem rādītājiem, nekā augiem, kas tiek nobradāti bez apbēršanas, jo neliela smilšu uzkrāšanās varētu pasargāt augu no mehāniskiem bojājumiem, kas rodas nobradāšanas rezultātā. Spriežot pēc augu svaigās masas rādītājiem, darba rezultāti šādu pieņēmumu neatspoguļo, jo gan pirmās, gan otrās pakāpes apbērtajiem augiem gan pie pirmās, gan otrās intensitātes nobradāšanas, salīdzinot ar neapbērto variantu augiem, bija būtisks augu svaigās masas samazinājums (3.C attēls). Sakņu svaigā masa (3.B attēls) samazinājās ar līdzīgām tendencēm kā dzinumu svaigā masa (3.A attēls). Abi faktori, apbēršana un nobradāšana, negatīvi ietekmēja sakņu biomasu un pieaugot faktora intensitātei, pieauga arī tā nelabvēlīgā ietekme, ko var skaidrot ar nobradāšanas rezultātā palielinātu augsnes kustību daudzumu, kas var veicināt sakņu bojājumus, līdz ar to samazināt augšanas ātrumu un biomasu (Seer *et al.*, 2015).

Smilšu apbēršana var ne tikai samazināt augu produktivitāti, bet arī aktivēt augu novecošanās procesus un novest pie auga bojāejas, īpaši, lielas intensitātes apbēršanas gadījumā, vai arī augiem, kas nav pielāgojušies šim faktoram (Disraeli, 1984). Salīdzinot nenobradātā neapbērto un pirmās pakāpes apbērto variantu dzinumu biomasu (3.A attēls) ar sakņu biomasu (3.B attēls), var redzēt, ka relatīvi sliktāki rādītāji pirmās pakāpes apbērtiem

augiem ir tieši dzinumū, nevis sakņu biomasā. To var skaidrot ar ekoloģiskās efektivitātes samazināšanos apbērtajam variantam, ko raksturo dzinuma un sakņu biomasas līdzsvara izmaiņas (dzinumū biomasas samazināšanās, kas rezultējas ar mazāka daudzuma virszemes daļu atbalstu lielākam daudzumam pazemes daļu), līdz ar to, auga virszemes daļas nevar efektīvi nodrošināt augu ar ogļhidrātiem un pasliktinās tā vitalitāte (Wallen, 1980; Disreal, 1984). Novecošanas rezultātā augā strauji samazinās jauno sakņu augšana, bet vecās saknes nespēj uzņemt minerālvielas no augsnes (Disreal, 1984). Rezultātos bija redzams, ka, lai gan sakņu sausā masa nenobradātajiem augiem samazinājās no neapbērtā variantā līdz otrās pakāpes apbērtajam (5.B attēls), lielāks ūdens saturs saknēs bija tieši abiem apbērtajiem variantiem (4.B attēls). Lielo ūdens saturu apbērtajos augos, varētu skaidrot ar sakņu samazināto spēju uzņemt minerālvielas. Lielākais ūdens saturs dzinumos bija otrās pakāpes apbērtajam augam (4.A attēls), bet saknēs – pirmās pakāpes apbērtajam augam (4.B attēls), tomēr otrajā gadījumā bija lielāka standartnovirze, tāpēc varētu secināt, jo intensīvāka smilšu apbēršana, jo vairāk ir samazināta adventīvo sakņu rašanās, līdz ar to, minerālā barošanās, tāpēc augos ir lielāks ūdens saturs. Parādoties nomīdīšanas faktoram, strauji samazinājās ūdens saturs apbērtajos augos (4.A attēls). Tas liecina par to, ka pat neliela apbēršana kopā ar nobradāšanu neaizsargā augu no mehāniskiem bojājumiem, bet abi faktori nelabvēlīgi ietekmē auga produktivitāti.

Literatūrā minēts, ka kāpu augiem nobradāšana rada lielākus traucējumus, salīdzinot ar dabiskiem traucējumiem, piemēram smilšu pārpūšanu (Seer *et al.*, 2015), bet šī darba rezultātos redzams, ka iedarbojoties uz augu ar vienu no faktoriem, nobradāšanu vai apbēršanu, rezultāti bija līdzīgi, augu sausā samazinājās par aptuveni 2 g gan pie otrās pakāpes apbēršanas, gan pie otrās intensitātes nobradāšanas (5.A attēls), pēc kā var secināt, ka abi šie traucējumi līdzīgi negatīvi ietekmē auga kopējo produktivitāti. Bet sakņu sausā masa straujāk samazinājās parādoties nobradāšanai (5.B attēls), īpaši pirmās intensitātes nobradāšanai, salīdzinot ar apbēršanas faktora pieaugumu. Starpība starp sakņu biomasu starp pirmās un otrās intensitātes nobradāšanu nebija būtiska. Pēc šiem rezultātiem var spriest, ka nobradāšana būtiski ietekmē kopējo sakņu biomasu un adaptīvo sakņu attīstību jau zemā intensitātē.

4.2 Fizioloģiskie mērijumi

F_v/F_o norāda uz primāro kvantu daudzumu fotosistēmā II un raksturo fotosintēzes kapacitāti (Ceccarelli, 2006). Samazināta elektronu transporta aktivitāte norāda uz

strukturālajiem bojājumiem tilakoīdos (Ceccarelli, 2006). Pirmajā nedēļā pēc nobradāšanas beigšanas, visaugstākie F_v/F_0 rādītāji bija nobradātajiem augiem, bet nenobradātajiem bija zemāki (6. attēls). Mehāniskie audu bojājumi fotosintētisko aktivitāti ietekmē tieši, jo, lai izvairītos no ūdens zuduma, notiek atvārsnīšu aizvēršanās un samazinās CO_2 asimilācija (Seer *et al.*, 2015). CO_2 asimilācijas samazināšanos var skaidrot ar elektronu transporta aktivācijas inhibēšanu un metabolisma efektivitātes samazināšanos (Rong-hua *et al.*, 2006). Viens no parametriem, uz ko norāda F_v/F_0 , ir elektronu transporta aktivitāte un PS II efektivitāte. Rezultātos gan pirmajā nedēļā pēc nobradāšanas, gan 4 nedēļas pēc nobradāšanas beigām, labākos rādītājus uzrāda nobradātie varianti. Pēc šī grafika (6. attēls) spriežot, nobradātie un neapbērtie augi vislabāk atjauno savu vitalitāti, kas ir pretēji darbā izteiktajam pieņēmumam, ka apbēšanas faktors pasargā augu no nobradāšanas faktora, tas tikai pastiprina augšanas traucējumu ietekmi. Vēl var izteikt pieņēmumu, ka šajā darbā izmantotā pirmā un otrā intensitātes nobradāšana bija pietiekoša, lai morfoloģiski ietekmētu augu spriežot pēc biomasas rādītājiem (3.C attēls), bet varbūt nebija pietiekoši intensīva, lai samazinātu CO_2 asimilāciju, ietekmētu fotosistēmu darbību, veidotu audu, līdz ar to hloroplastu un tilakoīdu bojājumus, kas samazinātu elektronu transportu, jo, salīdzinot augus, uz kuriem iedarbojās tikai ar apbēšanu un tikai ar nobradāšanu, nobradātajiem augiem ir būtiski labāki rādītāji. Tas, iespējams, liecina arī par to, ka šai konkrētai sugai, 1. pakāpes apbēšana, šajā gadījumā 20 mm smilšu slānis, nav neliels, bet būtiski ietekmē augu, kā arī 2. intensitātes nobradāšana, šajā gadījumā 10 reizes nedēļā, nebija pietiekoši liels, lai ietekmētu fotosistēmas darbību.

Hlorofila koncentrācija augos visaugstākā pirms nobradāšana bija apbērtajiem augiem (7. attēls). Tā kā augsta hlorofila koncentrācija parasti korelē ar augstiem fotosintēzes rādītājiem (Osmond *et al.*, 1987), tad šim variantam arī bija potenciāli vislielākā fotoķīmiskā aktivitāte. To varētu skaidrot ar to, ka dažiem kāpu augiem, kā adaptīva pazīme apbēšanai, ir novērota palielināta hlorofila koncentrācija un lielāka fotosintēzes aktivitāte apbērtu augu neapbērtajās daļās (Samsone *et al.*, 2009). Hlorofila koncentrācija apbērtu augu neapbērtajās daļās parasti ir paaugstināta, līdz augs, palielinot lapu skaitu, atjauno iepriekšējo biomasu, vai līdz tas novājinās un vairs nespēj uzturēt tik lielu hlorofila saturu resursu nepietiekamības dēļ. Šajos variantos hlorofila koncentrācija līdz 3. nedēļai pēc nobradāšanas beigām samazinājās, kas liecina, ka gan 20 mm, gan 40 mm smilšu uzbēšana rada augam fizioloģiskus traucējumus, kam augs nespēj pielāgoties ilgtermiņā. Literatūrā teikts, ka liela nozīme ir smilšu daudzumam, kas uzkrājas, jo, ja tas ir neliels, augiem, negatīvas izmaiņas nav vērojamas, bet pie liela apjoma substrāta uzkrāšanās pat augiem, kuri ir pielāgojušies šādiem apstākļiem, ir vērojami fizioloģiskie traucējumi (Maun, 2008). Tā kā varianti ceturtajā nedēļā izdalījās no augstākā uz zemāko hlorofila daudzumu augos pēc apbēšanas grupām

(vislielākais hlorofila saturs neapbērtajiem, bet vismazākais 40 mm apbērtajiem), var secināt, ka smilšu akumulācijas daudzuma uz hlorofila koncentrāciju ir lielāka ietekme nekā nobradāšanai. Hlorofila koncentrācija lielākai daļai nobradātajiem augiem salīdzinot rezultātus pirms un uzreiz pēc nobradāšanas astoņu nedēļu garumā paaugstinājās. Tā kā parasti nobradāšanas mehāniskie bojājumi augos samazina fotosintezējošo audu kapacitāti, pēc rezultātiem var izteikt divus minējumus, kas izslēdz viens otru: (1.) hlorofila saturs augos paaugstinājās, jo mehāniskie bojājumu dēļ, daļa fotosintezējošo audu vairs nespēja veikt fotosintēzi, tāpēc, lai izdzīvotu un nodrošinātu efektīvāku fotosintēzi ar mazāku daudzumu fotosintezējošo audu, augam ir nepieciešams sintezēt vairāk hlorofilu; (2.) šajā darbā pielietotā nobradāšanas intensitāte nebija pietiekoši būtiska, lai ietekmētu augu fotosistēmas darbību.

Performance index ir auga vitalitātes rādītājs, kas arī parāda kāda ir auga spēja pretoties traucējumiem. Pirmās nedēļas rezultāti būtībā parāda kādā vitalitātes stāvoklī atradās augi stresa apstākļos, jo pirmais mērījums tika veikts neilgi pēc nobradāšanas pārtraukšanas. Pirmajā nedēļā pēc nobradāšanas augstāki rādītāji bija ar 40 mm apbērtajiem augiem, salīdzinot ar 20 mm apbērtajiem. Otrajā, trešajā un ceturtajā nedēļā visaugstākie rādītāji bija nobradātajiem augiem, bet apbērtajiem nenobradātajiem augiem bija viszemākie. No vienas puses, tas varētu liecināt par augstiem vitalitātes rādītājiem, un sakrist ar iepriekš izanalizētajiem F_v/F_o un hlorofila rezultātiem, ka šajā darbā uz konkrēti šo augu nobradāšanas faktoram ir mazāka ietekme, salīdzinot ar apbēršanas faktoru. Bet ja Performance index otrajā nedēļā salīdzina ar rezultātiem pirms nobradāšanas, redzams, ka nobradātajam neapbērtajam augam ir palielinājies vairāk nekā par 150%, un tā kā performance index norāda ne tikai uz auga vitalitāti, bet arī tā spēju pretoties traucējumiem, varbūt šie rezultāti var liecināt, ka nobradāšana tomēr ir būtisks traucējums šai sugai, bet palielinātā fotosintēzes kapacitāte, hlorofila daudzums un fotoķīmiskā veikspēja ir pielāgojumi, lai atjaunotu vitalitāti pēc izdzīvošanai bīstamiem mehāniskiem bojājumiem. Svarīgs aspekts ir, ka Performance index rādītāji daudzos variantos būtiski svārstījās visu 4 nedēļu periodā pēc nobradāšanas beigšanas, tam varētu būt vairāki skaidrojumi, kā: (1.) četras nedēļas ir pārāk mazs laiks, pēc abu faktoru ietekmes, lai Performance index rādītāji nostabilizētos, iespējams tas ir saistīts ar auga specifisku fizioloģiju traucējumu apstākļos, un vajadzētu pāriet ilgākam laikam, lai varētu izsecināt auga vitalitātes atjaunošanos pēc šo faktoru ietekmes; (2.) šī auga fizioloģiskās atbildes reakcijas uz traucējumiem noteikšanai jāizmanto citas metodes; (3.) auga fizioloģiskos parametrus ietekmē arī citi faktori bez apbēršanas un nobradāšanas, piemēram novecošana.

4.3 Sēklu dīgstu parādīšanās

Visaugstākā dīgstu parādīšanās pakāpe bija kontroles grupai, kur sēklas tika sētas augsnes līmenī, bet otra augstākā dīgstu parādīšanās pakāpe bija ar 1 mm apbērtajām sēklām. Kāpu biotopā sastopamai neļķu dzimtas sugai *Dianthus morisianus* optimālais sēklu dīgšanas dziļums ir no 10 līdz 20 mm (Cogoni *et al.*, 2012). Iespējams, ka dabiskā vidē, *D. arenarius* dīgstu parādīšanās būtu bijusi lielāka pie 10 mm, jo mazs augsnes slānis pasargātu sēklas no dehidrācija, bet tā kā šajā pētījumā, lai nepieļautu patogēnu klātbūtni, sēklas tika sētas aizvākoties traukos, augsnes virskārtas izžūšanas faktors tās neietekmēja. Dīgstu parādīšanās strauji samazinājās sākot no 30 mm. Tas sakrīt ar literatūrā pieejamo informāciju, ka vairākām kāpu biotopā sastopamajām sugām sēklu dīgšana samazinās zem substrāta slāņa kas ir vairāk kā 20 mm biezs (Huang *et al.*, 2004; Cogoni *et al.*, 2012; Yang *et al.*, 2012; Kołodziejek *et al.*, 2018). Literatūrā minēts, ka *D. arenarius* nespēj izdīgt no 40 mm bieza substrāta slāņa (Kołodziejek *et al.*, 2018), šajā darbā šīs sugas dīgšana salīdzinot ar kontroles grupu, pie 40 mm bieza substrāta slāņa bija par 63% zemāka. Var secināt, ka *D. arenarius* optimālais sēklu dīgšanas dziļums ir līdz 20 mm, bet biezāka substrāta slāņa gadījumā dīgšana strauji samazinās.

4.4 Tālākie pētījumi

Iepriekš ir veikti pētījumi par nobradāšanas un apbēršanas ietekmi uz kāpu augu ietekmi atsevišķi, bet ir maz pētīta šo abu faktoru kombinācija. Šajā darbā izmantotā metode, ietekmējot augus ar abiem traucējumiem kontrolētos apstākļos, sniedz objektīvākus rezultātus par to, kādā varētu būt ietekme uz augiem to dabiskajos augšanas apstākļos, jo Latvijas piekrastē augi biežāk tiek pakļauti abiem šiem traucējumiem, nevis tikai vienam no tiem. Šī pētījuma rezultāti labi neatspoguļoja šīs konkrētās sugas atbildes reakciju uz apbēršanu ar smilti un nobradāšanu, jo rezultātiem, kas šādā pētījumā tika iegūti pirms gadā, bija būtiskas atšķirības ar šī gada rezultātiem. Rezultāti izmantojot šādu metodi, iespējams, būtu objektīvāki, ja augs tiktu pētīts savā dabiskajā dzīvotnē augot kopā ar citām sugām. Lai šos rezultātus vairāk pietuvinātu rezultātiem dabiskā vidē, vajadzētu izpētīt, kāda ir *Dianthus arenarius* subsp. *arenarius* fizioloģiskā reakcija uz šiem traucējumiem, tai raksturīgā augu sabiedrībā kopā ar citām sugām. Kontrolētos apstākļos pētīt augu sabiedrības, vienas augu sabiedrības sugas vajadzētu audzēt vienā augu konteinerā. Pēc šiem rezultātiem varētu

salīdzināt, vai šīs pasugas tolerance pret šiem traucējumiem ir augstāka, vietās kur tā ir monodominanta, vai vietās, kur tā aug augu sabiedrībā.

5 Secinājumi

1. Veģetācijas eksperimentā ar *Dianthus arenarius* subsp. *arenarius* kontrolētos apstākļos iespējams pētīt augu fizioloģisko reakciju uz divu abiotisko faktoru – apbēršanas ar smiltīm un nobradāšanas – vienlaicīgu ietekmi dažādās intensitātēs.

2. *Dianthus arenarius* subsp. *arenarius* svaigās un sausās masas mērījumi parāda, ka gan smilšu uzkrāšanās, gan mehāniskie bojājumi uz augu biomasu iedarbojas negatīvi un abi faktori viens otru pastiprina

3. Ar fotosintēzi saistīto parametru lapu hlorofila koncentrācijas un hlorofila *a* fluorescences rādītāja performance Index nedestruktīva analīze eksperimenta laikā dod iespēju sekot auga fizioloģiskajai reakcijai un fotoķīmiskajai aktivitātei.

4. Apbēršanai ar smiltīm ir īslaicīga pozitīva ietekme uz lapu hlorofila koncentrāciju, bet ilgtermiņā negatīva. Apbēršanai ar smiltīm ir lielāka ietekme uz hlorofila koncentrāciju nekā nobradāšanai.

5. Performance Index parāda, ka intensīvāka fizioloģiskā atjaunošanās notiek augiem, kuri mehāniski cietuši visvairāk.

6. *Dianthus arenarius* optimālais sēklu dīgšanas dziļums ir līdz 20 mm, bet biezāka substrāta slāņa gadījumā dīgstu parādīšanās strauji samazinās.

6 Pateicības

Paldies Latvijas Universitātes Augu fizioloģijas katedrai par iespēju izstrādāt kursa darbu kontrolētos apstākļos Latvijas Universitātes akadēmiskā centra siltumnīcās. Vislielākā pateicība darba vadītājam profesoram Ģedertam Ieviņam par paskaidrojumiem, labojumiem un vērtīgiem padomiem darba tapšanas gaitā. Paldies Unai Andersonei-Ozolai par palīdzību pētījuma praktiskās daļas izstādē.

7 Literatūras saraksts

- Acosta T.R.A., Battisti C., Carboni M., Jucker T., Prisco I., Santoro R. 2012. Effects of trampling limitation on coastal dune plant communities. *Environmental Management* 49: 534–542.
- Anten N.P.R., Dong M., Freitas S.M.A., Werger M.J.A., Xu L., Yu Fei-Hai. 2012. Effects of trampling on morphological and mechanical traits of dryland shrub species do not depend on water availability. *PLoS One* 8: e53021.
- Bacci L., Arca B., Benincasa F, Rapi B., M. De. Vincenzi. 1998. Two methods for the analysis of colorimetric components applied to plant stress monitoring. *Computers and Electronics in Agriculture* 19: 167–186.
- Bailey G., Jubert C. 2007. Isolation of chlorophylls a and b from spinach by counter-current chromatography. *Journal of Chromatography A* 1140: 95–100.
- Baskin C.C., Baskin J.M. 1988. Germination ecophysiology of herbaceous plant species in a temperate region. *American Journal of Botany* 75: 285–306.
- Baskin J.M., Baskin C.C. 2004. A classification system for seed dormancy. *Seed Science Research* 14: 1–16.
- Bond W.J., Honig M., Maze K.E. 1999. Seed size and seedling emergence: An allometric relationship and some ecological implications. *Oecologia* 120: 132–136.
- Boudreau S., Faure-Lacroix J. 2009. Tolerance to sand burial, trampling, and drought of two subarctic coastal plant species *Leymus mollis* and *Trisetum spicatum*. *Artic* 62: 418–428.
- Brestič M., Olšovská K., Slamka P., Živčák M. 2008. Performance index as a sensitive indicator of water stress in *Triticum aestivum* L. *Plant Soil Environment* 54: 133–139.
- Brown J.F. 1997. Effects of experimental burial of survival, growth and resource allocation of three species of dune plants. *Journal of Ecology* vol. 85: 151–158.
- Brown S.B., Hendry G.A.F., Houghton J.D. 1991. Chlorophyll breakdown. In: Scheer H. (Ed.). *Chlorophylls*. CRC Press, Boca Raton, pp. 465–489.
- Buschmann C., Gitelson A.A, Lichtenthaler H. K. 1999. The chlorophyll fluorescence ratio f_{735}/f_{700} as an accurate measure of chlorophyll content in plants. *Remote Sensing of Environment* 69: 296–302.
- Ceccarelli S. 2006. Evaluation of chlorophyll content and fluorescence parameters as indicators of drought tolerance in barley. *Agricultural Sciences in China* 5: 751–757.
- Celma L. 2014. Smiltāja nelķes (*Dianthus arenarius*) populāciju ietekmējošie faktori mežainās kāpās Užavas dabas liegumā. Rīga. Latvijas Universitātes Bioloģijas fakultāte Botānikas un ekoloģijas katedra. Bakalaura darbs, 42 lpp.

- Chlorophyll Content Meter. 2011. Opti-Sciences, Inc. 8 Winn Avenue, Hudson, NH 03051, USA.
- Cogoni D., Mattana E., Fenu G., Bacchetta G. 2012. From seed to seedling: A critical transitional stage for the Mediterranean psammophilous species *Dianthus morisianus* (Caryophyllaceae). *Plant Biosystems* 146: 910–917.
- Cole D.N. 1988. Disturbance and recovery of trampled montane grassland and forests in Montana. Research paper. US Department of agriculture, Forest Service, Intermountain Research Station. pp. 35.
- Cole N.D., Bayfield N.G. 1993. Recreational trampling of vegetation standard experimental procedures. *Biological Conservation* 63: 209–215.
- Cousen R., Dytham C., Law R. 2008. Dispersal in plants: a population perspective. US, Oxford University Press Inc., New York, vol. 1, pp. 5.
- Dale M.P., Kent M., Owen N.W. 2005. Photosynthetic responses of plant communities to sand burial on the machair dune systems of the Outer Hebrides, Scotland. *Annals of Botany* 95: 869–877.
- Davy A.J., Harris D. 1988. Carbon and nutrient allocation in *Elymus farctus* seedlings after burial with sand. *Annals of Botany* 61: 147–157.
- Deng Z.M., Li F., Pan B.H., Xie Y.H., Zou Y.A. 2018. Responses to sedimentation in Ramet populations of the clonal plant *Carex brevicuspis*. *Frontiers in Plant Science* 9: 512.
- Disreali D.J., 1984. The effect of sand deposits on the growth and morphology of *Ammophila breviligulata*. *Journal of Ecology* 72: 145–154.
- Eberhards G. 2003. Latvijas jūras krasti. Rīga. Latvijas Universitāte, 292 lpp.
- Eldred R.A., Maun M.A. 1982. A multivariate approach to the problem of decline in vigour of *Ammophila*. *Canadian Journal of Botany* 60: 1371–1380.
- Ellis R.H., Covell S., Roberts E.H., Summerfield R.J. 1986. The influence of temperature on seed germination rate in grain legumes. II. Interspecific variation in chickpea (*Cicer arietinum* L.) at constant temperatures. *Journal of Experimental Botany* 37: 1503–1515.
- Gavrilova Ģ. 1999. Latvijas vaskulāro augu flora: Neļķu dzimta (Caryophyllaceae). Rīga. Latvijas Universitāte. 104 lpp.
- Govindjee. 2004. Chlorophyll a fluorescence: A bit of basics and history. In G.C. Papageorgiou, Govindjee (Eds.) *Chlorophyll a Fluorescence. A Signature of Photosynthesis*. pp. 1 – 41.
- Gutierrez L., Wuytswinkel Van O., Castelain M., Bellini C. 2007. Combined networks regulating seed maturation. *Trends in Plant Science* 12: 294–300.

- Gutterman Y, Gozlan S 1998. Amounts of winter or summer rain triggering germination and 'the point of no return' of seedling desiccation tolerance of *Hordeum spontaneum*. *Plant and Soil* 204: 223–234.
- Haller I, Stybel N, Schumacher S, Mossbauer M. 2011. Will beaches be enough? Future challenges on coastal tourism at the German Baltic Sea. *Journal of Coastal Research* 61: 70–80.
- Handy Pea, 2006. Handy Pea, Pocket PEA, PEA pluss software. Operations manual: setup, Installation, maintenance. Hansatech instruments Ltd. Narborough Road, Pentney, King's Lynn, Norfolk PE32 IJL England. Version 1.0, pp. 84.
- Hemelrijk P.W., Kwa S. L.S., Grondelle R., Dekker J.P. 1992. Spectroscopic properties of LHC-II, the main light-harvesting chlorophyll a/b protein complex from chloroplast membranes. *Biochimica et Biophysica Acta* 1098: 159–166.
- Hesp P., Schmutz P., Martinez M.L., Driskell L., Orgera R., Renken K., Revelo N.A. R., Orocio O.A.J. 2010. The effect on coastal vegetation of trampling on a parabolic dune. *Aeolian Research* 2: 105–111.
- Huang Z., Dong M., Gutterman Y. 2004. Factors influencing seed dormancy and germination in sand, and seedling survival under desiccation, of *Psammochloa villosa* (Poaceae), inhabiting the moving sand dunes of Ordos. China. *Plant and Soil* 259: 231–241.
- Irmel U., Schrautzer J., Seer K.F. 2015. Effects of trampling on beach plants at the Baltic sea. Institute of Botany, Academy of Science of the Czech Republic. *Folia Geobotanica* 50: 303–315.
- Johnson G.N., Maxwell K. 2000. Chlorophyll fluorescence – a practical guide. *Journal of Experimental Botany* 51: 659–668.
- Johnstone D., Moore G., Nocolas M., Tausz M. 2013. The measurement of plant vitality in landscape trees. *Arboricultural Journal* 35: 18–27.
- Kołodziejek J., Patykowski J., Wala M. 2018. An experimental comparison of germination ecology and its implication for conservation of selected rare and endangered species of *Dianthus* (Caryophyllaceae). *Botany* 96: 319–328.
- Koorneef M., Bentsink L., Hilhorst H. 2002. Seed dormancy and germination. *Current Opinion in Plant Biology* 5: 33–35.
- Kozlov M., Zvereva E., Zverev V. 2009. Plant growth and vitality. In: *Impacts of Point Polluters on Terrestrial Biota. Environmental Pollution*. Springer, Dordrecht, pp. 466.
- Krasņevska N., Grauda D., Rashal I., Kļaviņa D. 2017. Endopolyploidy of endangered plant species *ligularia sibirica* in different environments. *Environment, Technology, Resources*:

- Proceedings of 11th International Scientific and Practical Conference, June 15-17, 2017, Rēzekne, 1, pp. 161–164.
- Laime B. 2005. Augi jūras krastā. Rīga. Latvijas universitāte. 34 lpp.
- Laime B. 2010. Latvijas kāpu un biotopu fitosocioloģiskais raksturojums Baltijas jūras reģiona kontekstā. Rīga. Promocijas darbs. Latvijas universitāte. 100 lpp.
- Laime B. 2013a. 1310 Vienngadīgu augu sabiedrības uz sanesumu joslām. Grām.: Auniņš A. (red.) *Eiropas Savienības aizsargājami biotopi Latvijā. Noteikšanas rokasgrāmata. 2.* Papildinātais izdevums. Latvijas dabas fonds, Vides aizsardzības un reģionālās attīstības ministrija, Rīga. 52–54 lpp.
- Laime B. 2013b. 2120 Priekškāpas. Grām.: Auniņš A. (red.) *Eiropas Savienības aizsargājami biotopi Latvijā. Noteikšanas rokasgrāmata. 2.* Papildinātais izdevums. Latvijas dabas fonds, Vides aizsardzības un reģionālās attīstības ministrija, Rīga. 73–75 lpp.
- Laime B. 2013c. 2130* Ar lakstaugiem klātas pelēkās kāpas. Grām.: Auniņš A. (red.) *Eiropas Savienības aizsargājami biotopi Latvijā. Noteikšanas rokasgrāmata. 2.* Papildinātais izdevums. Latvijas dabas fonds, Vides aizsardzības un reģionālās attīstības ministrija, Rīga. 76-79(3) lpp.
- Lantieri A., Salmeri C., Guglielmo A., Pavone P. 2012. Seed germination in Sicilian subspecies of *Diathus rupicola* Biv. (Caryophyllaceae), Plant Biosystems 146: 906–909.
- Larcher W. 2001. *Physiological Plant Ecology: Ecophysiology and Stress Physiology of Functional Groups*. 4th ed. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, New York, pp. 311.
- Lawson T., Murchie E.H. 2013. Chlorophyll fluorescence analysis: a guide to good practice and understanding some new applications. Journal of Experimental Botany 64: 3983–3998.
- Liddle M.J. 1991. Recreation ecology: Effects of trampling on plants and corals. Trends in Ecology & Evolution 6: 13–17.
- Luo W., Zhao W., Yanli Z. 2018. Sand-burial and wind erosion promote oriented-growth and patchy distribution of a clonal shrub in dune ecosystems. Catena 167: 212–220.
- Maun M.A. 1998. Adaptations of plants to burial in coastal sand dunes. Canadian Journal of Botany 76: 713–738.
- Maun M.A. 2008. Burial of plants as a selective force in sand dunes. In: Martinez M.L., Psuty N.P. (eds) *Coastal Dunes*. Ecological Studies, vol. 171. Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 119–135.
- Maun M.A. 1994. Adaptations enhancing survival and establishment of seedlings on coastal dune systems. Vegetatio 111: 59–70.

- Mizga L. 2009, Pelēko kāpu veģetācijas struktūra dabas liegumā "Pāvilostas pelēkā kāpa". Latvijas Univeristāte, Rīga, 54 lpp.
- Osmond C.B., Seeman J.R., Sharkey T.D., Wang J. 1987. Environmental effects on photosynthesis, nitrogen-use efficiency, and metabolic pools in leaves of sun and shade plants. *Plant Physiology* 84: 796–802.
- Padomes Direktīva 92/43/EEK (1992. gada 21. maijs) par dabisko dzīvotņu, savvaļas faunas un floras aizsardzību.
- Pinna M.S., Bacchetta G., Cogoni D., Fenu G. 2014. The conservation status and anthropogenic impacts assessments of Mediterranean coastal dunes. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 167: 25–31.
- Priedītis A. 2014. Latvijas augi. Rīga. SIA Gandrs. 888 lpp.
- Puriņa I., Putna-Nīmane I. 2016. Klimata pārmaiņas Latvijā. EEZ projekta "Sabiedrības informēšana par klimata pārmaiņu izraisītajām sekām Latvijas ezeros" (CuCLE) Nr.2/EEZLV02/14/GS/006 noslēguma konforence, 2016. gada 8. aprīlī.
- Rong-hua L., Pei-guo G., Baumz M, Grand S., Ceccarelli S. 2006. Evaluation of chlorophyll content and fluorescence parameters as indicators of drought tolerance in barley. *Agricultural Sciences in China* 5: 751–757.
- Samsone I, Druva-Lūsīte I., Andersone U., Ņečajeva J., Karlsons A., Ievinsh G. 2009. Plasticity of a dune plant *Alyssum gmelinii* in response to sand burial in natural conditions. *Acta Universitatis Latviensis* 753: 125–136.
- Sun D., Liddle M.J. 1993. Plant morphological characteristics and resistance to simulated trampling. *Environmental Management* 17: 511–521.
- Tang J., Busso C., Jiang D., Wang Y., Wu D., Musa A., Miao R., Miao C. 2016. Seed burial depth and soil water content affect seedling emergence and growth of *Ulmus pumila* var. *sabulosa* in the Horqin Sandy Land. *Sustainability* 8: 68.
- Ulsts V. 1998. Batlija jūras Latvijas krasta zona. Valsts ģeoloģijas dienests. Rīga. 96 lpp.
- Wallén B. 1980. Changes in structure and function of *Ammophila* during primary succession. *Oikos* 34: 227–238.
- Yang X., Baskin C., Baskin J., Liu G., Huang Z. 2012. Seed mucilage improves seedling emergence of a sand desert shrub. *PloS One* 7: e34597.
- Ye X., Liu Z., Gao S., Cui Q., Liu G., Du J., Dong M., Huang Z., Cornelissen J.H.C. 2017. Differential plant species responses to interactions of sand burial, precipitation enhancement and climatic variation promote co-existence in Chinese steppe vegetation. *Journal of Vegetation Science* 28: 139–148.

- Yu S., Bell D., Sternberg M., Kutiel P. 2008. The effect of microhabitats on vegetation and its relationships with seedlings and soil seed bank in a Mediterranean coastal sand dune community. *Journal of Arid Environments* 72: 2040–2053.
- Zhu Y., Yang X., Baskin C.C., Baskin J.M., Dong M, Huang Z. 2013. Effects of amount and frequency of precipitation and sand burial on seed germination, seedling emergence and survival of the dune grass *Leymus secalinus* in semi arid China. *Plant and Soil* 374: 399–409.

Bakalaura darbs „Eiropas aizsargājamās sugas *Dianthus arenarius* subsp. *arenarius* fizioloģiskā reakcija uz apbēršanu ar smiltīm un nobradāšanu” izstrādāts LU Bioloģijas fakultātē.

Ar savu parakstu apliecinu, ka pētījums veikts patstāvīgi, izmantoti tikai tajā norādītie informācijas avoti un iesniegtā darba elektroniskā kopija atbilst izdrukai.

Autors: Austra Zuševica

20.05.2019.

Rekomendēju darbu aizstāvēšanai

Vadītājs: Dr. hab. biol. Ģederts Ieviņš

20.05.2019.

Recenzents: Dr. hab. biol. Una Andesone-Ozola

20.05.2019.

Darbs iesniegts LU Bioloģijas fakultātē 20.05.2019.

Lietvede: Diāna Marcinkēviča