

LATVIJAS UNIVERSITĀTE
BIOLOĢIJAS FAKULTĀTE
BOTĀNIKAS UN EKOLOĢIJAS KATEDRA

AGRĪNĀS KONKURENCES UN PAAUGSTINĀTAS VIDES
TEMPERATŪRAS IETEKME UZ LATVIJĀ SAIMNIECISKI NOZĪMĪGU
KOKU SUGU KOKSNES ANATOMIJU.

Maģistra darbs

Autors: Stefānija Dubra

Stud. apl. Nr. sd16021

Darba vadītāji: Dr.biol., prof. Didzis Elferts

Dr.biol., vadošais pētnieks Roberts Matisons

RĪGA 2022

KOPSAVILKUMS

Ilgtspējīgai mežu atjaunošanai klimata pārmaiņu kontekstā mežu nozarē arvien populārāks kļūst klimata gudras mežsaimniecības koncepts, kura viena no iezīmēm ir jauku mežaudžu veidošana. Specifisks kokaugu sastāvs jaukta tipa audzēs spēj palielināt to produktivitāti un samazināt potenciālo biotisko un abiotisko risku negatīvo ietekmi. Pētījuma mērķis bija eksperimentāli novērtēt agrīno iekšsugu un starpsugu konkurenci un tās ietekmi uz saimnieciski nozīmīgu un potenciāli saimnieciski nozīmīgu lapkoku sējeņu agrīno attīstību pašreizējos un prognozētos klimatiskajos apstākļos Latvijā. Analizēto sējeņu lumenu laukumu un šūnu sienas biezumu reprezentatīvākā atlases kopa bija 5% lielāko šūnu kategorija, uzrādot būtiskas raksturlielumu izmaiņas atkarībā no temperatūras un konkurences apstākļiem. Stumbra konduktivitātes reprezentatīvākā atlases kopa bija 20% lielāko šūnu kategorija, uzrādot būtiskas atšķirības starp konkurences apstākļiem, bet ietekme bija sugai specifiska. Morfoloģiskie raksturlielumi arī atšķīrās atkarībā no konkurences apstākļiem, un tie bija sugai specifiski.

Atslēgas vārdi: kvantitatīvā koksnes anatomija, agrīnā kokaugu attīstība, sējeņu sastāvs, jaukta tipa audzes.

SUMMARY

For the sustainable regeneration of forests in the context of climate change, the concept of climate smart forestry is becoming increasingly popular in the forest sector. The specific composition of woody plants in mixed stands is able to increase their productivity and reduce the negative effects of potential biotic and abiotic risks. The aim of the study was to experimentally evaluate the competition of early intra-species and interspecies and its impact on the early development of economically significant and potentially economically significant deciduous seedlings in the current and forecast climatic conditions in Latvia. The most representative sample of the seedling lumen area and cell wall thickness analyzed was the 5% largest cell category, showing significant changes in characteristics depending on temperature and competitiveness conditions. The most representative sample of stem conductivity was the 20% largest cell category, showing significant differences between competitiveness conditions, but the effects were species specific. The morphological characteristics also varied according to the conditions of competition and were species specific

Keywords: quantitative wood anatomy, early tree development, seedling composition, mixed stands.

SATURA RĀDĪTĀJS

KOPSAVILKUMS	2
SUMMARY	3
IEVADS	5
1. LITERATŪRAS APSKATS	7
1.1. Klimata ietekme uz mežu biomu un kokaugu adaptācijas spējas.....	7
1.2. Konkurence un izdzīvošanas stratēģijas, jaukta tipa audžu ieviešana mežsaimniecībā	9
1.3. Lapkoku koksnes anatomija	10
1.3.1. Koksnes anatomijas pētīšana un lapkoku šūnu veidošanās	10
1.3.2. Lapkoku iedalījums pēc vadaudu izkārtojuma	11
1.4. Saimnieciski nozīmīgu un potenciāli saimnieciski nozīmīgu sugu apraksts	13
2. MATERIĀLI UN METODES	16
2.1. Eksperimenta organizēšana un dizains	16
2.2. Mikroskopijas paraugu sagatavošana laboratorijā	18
2.3. Datu analīze	20
3. REZULTĀTI	22
3.1. Datu kopas atlases intensitāte	22
3.2. Temperatūras un konkurences ietekme uz sējeņu morfoloģiskajiem raksturlielumiem	30
3.3. Temperatūras un konkurences ietekme uz sējeņu anatomiskajiem raksturlielumiem	35
4. DISKUSIJA	40
4.1. Reprēzentatīvākās datu atlases intensitātes noteikšana	40
4.2. Temperatūras un konkurences ietekme uz sējeņu morfoloģiskajiem raksturlielumiem	41
4.3. Temperatūras un konkurences ietekme uz sējeņu anatomiskajiem raksturlielumiem	43
4.4. Tālāko pētījumu mērķi un uzdevumi par konkrēto problēmu	45
5. SECINĀJUMI	47
6. PATEICĪBAS	48
7. LITERATŪRAS SARAKSTS	49

IEVADS

Klimata pārmaiņas, tai skaitā prognozētais temperatūras pieaugums nākotnē, ir plaši diskutēts temats pēdējos gados, jo prognozētais vidējās temperatūras pieaugums, meteoroloģiskie ekstrēmi un dabiskie traucējumi ietekmēs mežu ekosistēmu, kas savukārt var rezultēties ar zaudējumiem mežsaimniecības nozarē (Nabuurs et al. 2018). Ņemot vērā straujo klimata mainību, pēdējos gados mežsaimniecībā ir ieviests klimata gudras mežsaimniecības koncepts, kas paredz izturīgu un produktīvu mežaudžu veidošanu, samazinot zaudējumu risku ekstrēmu apstākļu gadījumā (Nabuurs et al. 2018). Klimata pārmaiņu dēļ prognozēta arī sugu izplatības areāla un sastāva izmaiņas mežos, jo paredzams, ka nākotnē skujukokus nomainīs lapkoki (Meier et.al. 2012; Buras and Menzel 2019). Prognozes liecina, ka nākotnē produktīvākas būs jaukta tipa audzes ar augstu strukturālo daudzveidību, sugām mijiedarbojoties savā starpā un sadalot dažādas nišas vienas audzes ietvaros (Forrester and Bauhus 2016). Klimata pārmaiņu kontekstā svarīga ir arī lokālā adaptācija un kokaugu fenotipiskā plasticitāte, jo ģenētiskajai mainībai un pielāgošanās spējai ir būtiska loma optimālas augšanas nodrošināšanai mainīgos apstākļos (Aitken and Bemmels, 2016). Ekoloģisko eksperimentu veikšana ar saimnieciski nozīmīgām kokaugu sugām par klimata izmaiņām ir svarīga, turklāt kokaugu uzvedība jau agrīnā stadijā ļauj spriest par to performanci tālākās attīstības stadijās (Bradley et al. 2010; Ni et al. 2018). Viens no pētījuma virzieniem, ar kura palīdzību var iegūt visaptverošu informāciju par koka funkcionālajām īpašībām to dzīves laikā, ir kvantitatīvā koksnes analīze (von Arx et al. 2016). Attīstoties koksnes anatomijas metodēm, ir iespējams noteikt vadaudu šūnu parametrus, retrospektīvi analizējot kambija fenoloģiju dažādos klimatiskajos apstākļos (von Arx et al. 2016; Carrer et al. 2017).

Darba mērķis: Eksperimentāli novērtēt agrīno iekšsugu un starpsugu konkurenci un tās ietekmi uz saimnieciski nozīmīgu un potenciāli saimnieciski nozīmīgu lapkoku sējeņu agrīno attīstību pašreizējos un prognozētos klimatiskajos apstākļos Latvijā.

Mērķa sasniegšanai, izvirzīti sekojoši darba uzdevumi:

- 1) Atlasīt reprezentatīvāko stumbra koksnes anatomijas mērījumu kopu lapkoku sējeņu agrīnās attīstības jutības raksturošanai.
- 2) Raksturot temperatūras un starpsugu konkurences ietekmi uz saimnieciski nozīmīgu un potenciāli saimnieciski nozīmīgu koku sugu sējeņu stumbru koksnes anatomiju un morfoloģiju.

Hipotēze: Paaugstinātas starpsugu konkurences ietekmē veidojas vadaudi ar mazāku lumenu laukumu un uzbiezinātiem šūnapvalkiem, tādējādi mazinot embolisma risku paaugstināta stresa apstākļos (paaugstinātā temperatūra un ūdens deficīts), bet ietekme ir sugai specifiska.

1. LITERATŪRAS APSKATS

1.1. Klimata ietekme uz mežu biomu un kokaugu adaptācijas spējas

Klimats ir viens no galvenajiem faktoriem, kas ietekmē kokaugu augšanu un atjaunošanās spēju (D'Orangeville et al. 2018; Thomas et al. 2011). Izmaiņas klimatiskajos apstākļos ietekmē mežu ekosistēmu, jo mežaudzes produktivitāte un bioķīmiskie cikli nākotnē būs atkarīgi no sugu atbildes reakcijām uz stresu, kas radies klimata izmaiņu dēļ (Hanewinkel et al. 2013; Harvey et al. 2020). Viena no klimata pārmaiņu iezīmēm ir temperatūras paaugstināšanās – klimata modeļi paredz, ka līdz 21. gadsimta beigām temperatūras pieaugums var pārsniegt 2°C (Thomas et al. 2011; IPCC 2013; Cox et al. 2018; D'Orangeville et al. 2018;). Paredzamas arī temperatūras ekstrēmu biežumu palielināšanās gan ziemā, gan vasarā, lielāku sausuma periodu intensitāti vasarā, kā arī palielinātu dabas katastrofu skaitu (IPCC 2013; Zhang et al. 2015).

Temperatūras paaugstināšanās ir viens no faktoriem, kas nākotnē varētu izmainīt kokaugu sastāvu mežaudzē, kā arī mainīt izplatības areālu sugām (Meier et.al. 2012; Buras and Menzel 2019). Paaugstinātas temperatūras Ziemeļu reģionos, kur ir vēss klimats un mitras augsnes, atstāj pozitīvu efektu uz koksnes pieaugumu, jo palielinās kambija aktivitāte un spēja producēt lielāka izmēra šūnas, palielinot arī šūnu producēšanas periodu (Harvey et al. 2020). Mērenajā un boreālajā klimata joslā temperatūras izmaiņas ziemas mēnešos ir izteiktākas nekā vasarā, jo mainās ne tikai vidējā temperatūra, bet konstatēti arī temperatūras augstuma ekstrēmi un intensīvas temperatūras svārstības īsā laika periodā (Kodra et al. 2011; Xia et al. 2014; Wu et al. 2019;). Šāda veida izmaiņas ietekmē sugu izplatīšanās spējas (Kreyling 2010). Ziemeļeiropas reģionā paredzams, ka vidējās temperatūras pieauguma rezultātā var notikt koku sugu izplatības areāla nomainīšana, apstākļiem kļūstot piemērotākiem lapkoku augšanai un attīstībai (Meier et.al. 2012; Buras and Menzel 2019). Mitrums un nokrišņu daudzums augšanas sezonas laikā arī ir viens no klimatiskajiem faktoriem, kas ietekmē ikgadējo koksnes pieaugumu (Harvey et al. 2020). Sausuma periodi kokaugiem rada būtisku fizioloģisko stresu, kas var izraisīt arī kokaugu bojāeju (Allen et al. 2010). Sausuma stresa rezultātā mērenos klimatiskajos apstākļos kokaugiem konstatēta krājas samazināšanās, kā arī samazinās bioloģiskās daudzveidība meža ekosistēmā (Lindner et al., 2015; Thom and Seidl 2016). Sausuma stresa rezultātā samazinās arī kokaugu noturība pret antropogēnajiem traucējumiem, piemēram, vēja noturību (Csilléry et al. 2017).

Klimata pārmaiņu rezultātā ir paaugstinājies arī biotisko un abiotisko traucējumu skaits un intensitāte, piemēram, insektu radītie bojājumi, vētru biežums un intensitāte, kā arī ugunsgrēku skaits (Kurz et al. 2008; Anderegg et al. 2015). Kukaiņu uzbrukumi mežaudzēm ir

saistīti ar tiem piemītošo augstu izplatīšanās spēju temperatūras paaugstināšanās dēļ (Cooper et al. 2017). Temperatūras paaugstināšanās rezultātā Ziemeļu reģionos konstatēti periodi ar nesasalušām un mitrām augsnēm, kas savukārt mežaudzē palielina vēja radītos postījumus (Peltola et al. 2010). Mežu ugunsgrēku skaita paaugstināšanās arī saistāma ar temperatūras pieaugumu. Prognozēts, ka to skaists līdz 21. gadsimta turpinās pieaugt (Pechony and Shindell 2010).

Pielāgošanās spēju klimatam ietekmē kokaugu ģenētiskā izcelsme (Aitken and Bemmels, 2016). Mainoties ārējās vides apstākļiem, populācijas vai nu izzūd, migrējot uz piemērotākiem apstākļiem, vai arī tas var notikt caur evolucionāro adaptāciju un fenotipisko plasticitāti (Valladares et al., 2014; Des Roches et al. al. 2018; Brito-Morales et al. 2018). Fenotipiskā plasticitāte ir viena genotipa spēja ekspresēt dažādus fenotipus, un tā nodrošina augu spēju izdzīvot un nodrošināt optimālu augšanu mainīgos klimatiskajos apstākļos (Nicotra et al. 2010; Gianoli & Valladares 2012). Ņemot vērā straujo klimata pārmaiņu attīstību, kokaugu adaptācijas spējas var neattīstīties pietiekami ātri uz pārmaiņu fona (Williams and Dumroese 2013; Aitken and Bemmels, 2016). Šādos gadījumos var tikt izmantota asistētā gēnu plūsma, kuras rezultātā sugas ietvaros tiek izmainītas to īpašības un uzlabota adaptācijas spēja konkrētiem apkārtējās vides apstākļiem (Aitken and Bemmels, 2016). Genotipu maiņa var samazināt klimata pārmaiņu izraisītos zaudējumus jau esošajām kokaugu sugām (Williams and Dumroese 2013). Klimata pārmaiņu dēļ mežsaimniecībā var tikt ieviesta arī sugu introdukcija, ieviešot esošajās teritorijās sugas, kas ir jau pielāgojušās sagaidāmajam klimatam (Bradley et al. 2010; Ni et al. 2018). Sugu introducēšanas gadījumā ir arī jāapzina potenciālie riski, piemēram, to, cik invazīvas tās ir attiecībā pret vietējām sugām. Jāapzina arī kokaugu savstarpējo spēju attīstīties visās to augšanas un attīstības stadijās (Ni et al. 2018). Ieskatu par introducēto sugu performanci ir iespējams novērtēt jau agrīnā vecumā, kas ļauj arī spriest par to, kā šīs sugas attīstīsies, sasniedzot lielāku vecumu (Bradley et al. 2010; Ni et al. 2018).

Mežzinātnē un mežsaimniecības nozarē pēdējos gados arvien izplatītāks kļūst “klimata gudras mežsaimniecības (*Climate smart forestry*)” koncepts, kas ir solis ilgtspējīgai mežu atjaunošanai klimata pārmaiņu kontekstā (Hansen et al. 2010; Bowditch et al. 2020). Trīs galvenie mērķi šāda veida konceptam ir siltumnīcas efekta gāzu samazināšana, adaptīvais mežu menedžments izturīgu mežaudžu veidošanai un produktivitātes palielināšana, nodrošinot visas priekšrocības, ko mežsaimnieciski ir iespējams iegūt (Nabuurs et al. 2018).

1.2. Konkurence un izdzīvošanas stratēģijas, jaukta tipa audžu ieviešana mežsaimniecībā

Ņemot vērā ārējo vides apstākļu mainību un dažādus stresa apstākļus, mežaudzē kokaugiem ir raksturīga konkurence starp sugām vai vienas sugas ietvaros (Grime 1997). Konkurence ir galvenais biotiskais faktors, kas ietekmē kokaudzes augšanas dinamiku, jo notiek cīņa gan par gaismu, gan arī par ūdens un barības vielu daudzumu augsnē (Coomes un Allen 2007; Das et al. 2008). Konkurences rezultātā, kokiem var samazināties radiālais pieaugums un kroņa izmēri, kā arī palielināties to augstums (Larson 1963; Baldwin et al. 2000; Karlsson 2000; Stadt et al. 2007; Buechling et al. 2017).

Konkurences samazināšanai, kokaugi ir attīstījuši izdzīvošanas stratēģijas, kas ietekmē auga reprodukciju, dzīves ilgumu un atjaunošanos (Grime 1977; Moles un Westoby 2006). Lai varētu izskaidrot abiotiskā un biotiskā stresa atbildes reakcijas, J.P. Grims ir izveidojis augu izdzīvošanas stratēģiju iedalījumu, balstoties uz sugas izplatīšanās spējām un stresa toleranci (Grime 1977). Konkurences stratēģija ir raksturīga augiem, kas atrodas stresa apstākļos, bet tiem nav citi attīstības traucējumi, tādējādi tie spēj konkurēt par gaismu, augsnē esošo ūdeni un minerālvielām (Grime 1977). Augiem, kas ir jutīgi pret ārējās vides apstākļiem un kas atrodas nepārtrauktos neproduktīvos apstākļos, raksturīga stresa tolerantā stratēģija (Grime 1977). Arī ruderālās stratēģijas augi dzīvo pastāvīgi nepārtrauktos ārējās vides apstākļos, taču ruderālās sugas konkrētajā teritorijā ir sastopamas sukcesijas sākumā, to galvenā stratēģija ir pēc iespējas ātrāk iegūt sev nepieciešamos resursus reprodukcijai (Grime 1977). Augiem reti ir izteikta viena veida stratēģija, to intensitāte un izpausme iezīmējas, atkarībā no citiem biotiskajiem un abiotiskajiem faktoriem (Grime 1977). Piemēram, parastajai eglei un Eiropas dižskābārdim raksturīga konkurences – stresa tolerantā stratēģija, jo tiem piemīt abu stratēģiju pazīmes. Attīstības sākumā tiem piemīt lēna augšanas gaita, investējot resursus sakņu sistēmas attīstībā un audu aizsardzībā, bet vēlāk tiem raksturīga intensīvāka augšana, papildus nodrošinot izturību pret dažādiem biotiskajiem un abiotiskajiem traucējumiem (Brzeziecki and Kienast 1994).

Jaukta tipa audžu ieviešana mežsaimniecībā ir arī viena no stratēģijām, kas reprezentē kokaugu pielāgošanos klimata pārmaiņām (Bolte et al. 2009; Kolström et al. 2011). Pozitīvo efektu uz kokaudzes pieaugumu un produktivitāti jaukta tipa audzēs nodrošina dažādā sugām piemītošā morfoloģija, fenoloģija, fizioloģiskās īpašības un fenotipiskā plasticitāte (Ishii and Asano 2010; Zhang et al. 2012; Forrester and Bauhus 2016). Jaukta tipa mežaudzēs arī stratēģiju sadalījumam ir izšķiroša nozīme (Nagel et al. 2013; Forrester and Bauhus 2016). Tās var palīdzēt optimizēt augsnē pieejamos resursus, kā arī nodrošināt optimālu pieejamās gaismas resursu sadali (Forrester and Bauhus 2016). Tomēr gadījumos, kad sugu sastāvs audzē nav

komplementārs, stresa apstākļos jaukta tipa audzēs var būt arī pretējs efekts (Kalliokoski et al. 2010; Forrester and Bauhus 2016). Lai arī nākotnē klimata pārmaiņas radīs izmaiņas kokaugu izplatībā un ietekmēs dažādu sugu koksnes pieaugumu, tomēr liela loma ir koksnes strukturālajiem pielāgojumiem (Fonti et al. 2010). Audzes kontekstā, īpaši jaukta tipa audzēs, liela nozīme ir arī kokaugu izmēriem, to telpiskajam sadalījumam, savstarpējai mijiedarbībai un audzes biežībai (Tomé and Burkhart 1989; Forrester and Bauhus 2016). Jaukta tipa audzēs raksturīga starpsugu konkurence, tomēr, ja audzē izvēlētās sugas, kas tieši nekonkurē par vieniem un tiem pašiem resursiem, ir iespējams palielināt mežaudzes produktivitāti (Forrester and Bauhus 2016). Piemēram, Eiropas dižskābārdim un parastajai priedei kokaudzē var būt komplementāras attiecības par barības vielu resursiem, kopumā uzlabojot audzes produktivitāti (Pretzsch et al. 2015). Salīdzinot augšanas dinamiku Eiropas dižskābārdim monokultūrās un jaukta tipa audzēs, labāka augšanas gaita novērota mijiedarbībā ar citām kokaugu sugām (Condés et al. 2013, Pretzsch et al. 2013). Arī bērzu un skujkoku mistraudzēm novērots, ka dažādu stratēģiju sadalījums starp sugām nodrošina pilnvērtīgu augsnes resursu izmantošanu, kā rezultātā tiek optimizēts augsnē esošo resursu sadalījums, palielinot mežaudzes noturību (Kalliokoski et al. 2010). Piemēram, parastā egles tīraudzēs saknes koncentrē dziļākā biežumā, salīdzinot ar jaukta tipa audzēm, bet Eiropas dižskābārdim sakņu novietojums jaukta tipa audzēs ir dziļāks, salīdzinot ar tīraudzēm (Jose et al. 2006).

1.3. Lapkoku koksnes anatomija

1.3.1. Koksnes anatomijas pētīšana un lapkoku šūnu veidošanās

Koksnes šūnu pētīšanai un to īpašību raksturošanai izmanto kvantitatīvo koksnes analīzi, ar kuras palīdzību iegūst visaptverošu informāciju par koka funkcionālajām īpašībām to dzīves laikā (von Arx et al. 2016). Attīstoties kvantitatīvās anatomijas metodēm, ir iespējams noteikt vadaudu šūnu parametrus, retrospektīvi analizējot kambija fenoloģiju dažādos klimatiskajos apstākļos (von Arx et al. 2016; Carrer et al. 2017).

Kokaugu augšanu nodrošina meristemātiskie audi, kas atbild par šūnu veidošanos un diferencēšanos. Kokauga primāro augšanu nodrošina apikālā meristēma, intensīvi ražojot šūnas dzinumu galos. Sekundāro augšanu nodrošina laterālā meristēma, kur vaskulārais kambijs veido koksnes šūnas (Bumbura u.c. 1967; Speer 2010). Mainīgos klimatiskajos apstākļos (galvenokārt sugām Ziemeļu izplatības areālā) kokaugiem ir viegli izšķiramas gadskārtas, kas iedalās agrīnajā un vēlīnajā koksne. Agrīnās koksnes šūnas nodrošina hidraulisko vadītspēju, un tā veidojas no pavasara līdz vasaras beigām. Vēlīnā koksne veidojas rudenī, tās galvenās funkcijas ir mehāniskā stabilitāte. Vēlīnās koksnes šūnas ir ar uzbiezinātiem šūnapvalkiem, tās nodrošina mehānisko stabilitāti (Speer 2010).

Koksnes šūnas nodrošina koka augšanai un funkcionēšanai nepieciešamās īpašības, jo tās atbild par ūdens, cukuru un hormonu transportu, tās atbild arī par koksnes ķīmisko un mehānisko izturību (Fonti et al. 2010). Lapkoku koksne sastāv no vadaudu šūnām jeb trahejām, parenhīmas un koksnes šķiedrām, nodrošinot dažādas funkcijas (Speer 2010; von Arx et al. 2016). Parenhīmas šūnas nodrošina ūdens, nestrukturālo ogļhidrātu un barības vielu uzkrāšanas funkciju. Tām arī ir loma rezistencē pret patogēniem (Arx et al. 2016). Koksnes šķiedras galvenokārt nodrošina mehānisko izturību (Fonti et al. 2010). Traheju galvenā funkcija ir ūdens un barības vielu vadīšana no saknēm līdz lapām (Fonti and García-González 2004; Fonti et al. 2010). Trahejās ūdens plūsmu augšup nodrošina negatīvs hidrostatiskais spiediena gradients (Pichard and Melcher 2005). Ūdens plūsmas efektivitāti nodrošina arī traheju izkārtojums un to diametrs (Olson and Rosell 2013). Pamatojoties uz Hāgena–Puazeila plūsmas modeli, ūdens transporta efektivitāte caurulēs (trahejas šūnās) ir tieši proporcionāla tās diametram ceturtajā pakāpē (Pichard and Melcher 2005). Šis vienādojums dod pamatojumu tam, ka lielāka diametra šūnas mazā skaitā nodrošina efektīvāku ūdens vadītspēju nekā blīvi izkārtotas maza diametra šūnas (Pichard and Melcher 2005). Tomēr vairāki pētījumi ir pamatojuši arī dažādu izmēru vadaudu šūnu pielāgošanās mehānismus efektīvai ūdens plūsmai (Hacke et al. 2006; De Micco et al. 2008; Olson and Rosell 2013). Piemēram, šauras vadaudu šūnas blīvā izkārtojumā ir pielāgojums augšanai sausos apstākļos, nodrošinot mazāku iztvaikošanu (De Micco et al. 2008; Olson and Rosell 2013). Ūdens vadīšanu ietekmē arī dobumporu izmēri – dobumporu izmēri var ietekmēt kokaugu hidolisko darbību līdz pat 50 % (Hacke et al. 2006).

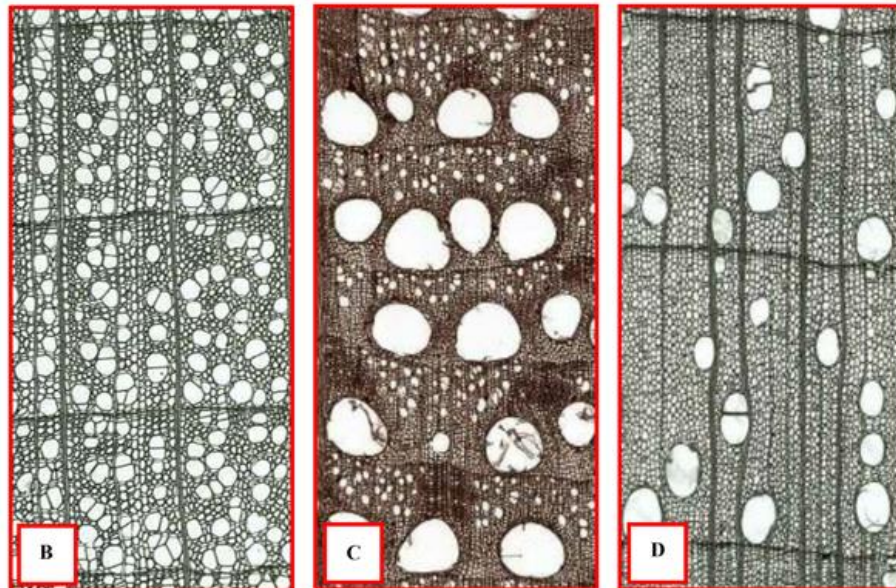
1.3.2. Lapkoku iedalījums pēc vadaudu izkārtojuma

Lapkokus var iedalīt trīs grupās pēc to vadaudu izkārtojuma gadskārtā. Pirmā grupa ir kokaugi ar gredzenveidā izkārtotiem vadaudiem (*Ring porous wood*) (1.1. attēls, C). Izmēros vislielākās vadaudu šūnas šiem kokiem ir izkārtotas agrīnās koksnes sākumā. (Carlquist 2001). Šāda veida vadaudu izkārtojumam mikroskopiski ir viegli izšķiramas gadskārtas, jo konkrētās gadskārtas agrīnās koksnes vadaudi ir izmēros lielāki nekā iepriekšējā gada agrīnās koksnes un tās pašas gadskārtas vēlīnās koksnes vadaudu šūnas (IAWA 1989). Lielais vadaudu šūnu diametrs agrīnajā koksnē nodrošina augstu hidraulisko vadītspēju konkrētās augšanas sezonas laikā, bet rudens vadaudi nodrošina vielu vadītspējas uzturēšanu augsta stresa apstākļos vēsajā sezonā (Carlquist 2001). Kambiālā aktivitāte kokiem ar gredzenveidā izkārtotiem vadaudiem sākas jau pirms pumpuru atvēršanās, šiem kokiem agrīnās koksnes šūnu veidošanās sākās 2–4 nedēļas pirms lapu plaukšanas (Bosshard et al. 1982; Suzuki et al. 1996). Šūnu nobriešana un lignificēšanās notiek līdz ar lapu plaukšanu (Zasada 1969; Suzuki et al. 2000; Takahashi 2013). Kokaugos ar gredzenveidā izkārtotiem vadaudiem liela nozīme ir vadaudu diametram. Lielāko

vadaudu funkcija ir barības efektīvs vielu transports, bet pirms augšanas beigām, vadaudu šūnas tiek embolizētas. Mazāka diametra vadaudu šūnas arī spēj nodrošināt vielu transportu uzturēšanas līmenī (Carlquist 2001). Vadaudu izmērs un porainība šajos kokos ir atkarīga no ārējās vides apstākļiem, un porainība ir uzskatīta par pielāgošanos sezonālajam klimatam, tāpēc vadaudu diametrs un blīvums var būt mainīgs vienas sezonas ietvaros (Carlquist 2001). Lapkokiem ar gredzenveidā izkārtotiem vadaudiem temperatūra agrā pavasarī ir būtisks limitējošais faktors vadaudu šūnu veidošanai, jo tā ietekmē šūnu dalīšanās un diferencēšanās procesu, ietekmējot šūnu skaitu un to izmērus (García-González and Eckstein 2003; Fonti and García-González 2004).

Otrā grupa ir lapkoki ar difūzi poraini izkārtotiem vadaudiem (*Diffuse porous wood*) (1.1. attēls, B). Šai koku grupai ir grūti izšķiramas gadskārtas, jo koksnes vadaudu šūnas ir izkārtotas vienmērīgi pa visu gadskārtu. Salīdzinājumā ar kokiem, kam ir gredzenveidā izkārtoti vadaudu kūlīši, difūzi porainiem lapkokiem kambija aktivitāte un šūnu ražošana sākas dzinumam plaukšanas laikā vai neilgi pēc tās (IAWA 1989; Suzuki et al. 1996). Šūnu nobriešana un lignificēšanās notiek, sākot ar ceturto nedēļu pēc lapu izplaukšanas (Takahashi 2013). Šī tipa kokiem ūdens un barības vielu transports arī tiek nodrošināts caur vadaudu šūnām, bet tās ir mazākas diametrā un lielākā skaitā (Zimmermann 1983). Vielu transporta funkcija, atšķirīgi no gredzenveidā izkārtotiem vadaudiem, var norisināties blakus esošajās gadskārtu šūnās vienlaicīgi (Chaney and Kozlowski 1977; Umebayashi et al. 2008). Šauras vadaudu šūnas nodrošina lielāku uzņēmību pret stresu, ko izraisa ūdens deficīts (Hacke and Sauter 1996), tomēr izmēru dēļ tās ir jūtīgākas pret zemām temperatūrām ziemā (Davis et al. 1999). Eiropas dižskābārdis pieder pie šīs koksnes tipa, jo tas ražo salīdzinoši mazas vadaudu šūnas, kas radiāli sakārtoas vienlaidus vai reizēm grupās (8–45–85 μm).

Trešā grupa ir kokaugi ar daļēji difūzi izkārtotiem vadaudiem (*semi-diffuse porous*) (1.1. attēls, D). To vadaudu izkārtojums ir līdzīgs abām iepriekš raksturotajām grupām. Kokaugiem ar daļēji difūzi izkārtotiem vadaudiem nav nošķirtas gadskārtu robežas (Schoch et al. 2004).



1.1. attēls. Dažādu vadaudu izkārtojuma piemēri lapkoku koksne. B – difūzi poraini izkārtoti vadaudi (*Tilia cordata*). C – gredzenveidā izkārtoti vadaudi (*Quercus robur*). D – daļēji difūzi izkārtotiem vadaudiem (*Juglans regia*). (Schoch et al., 2004)

Figure 1.1. The anatomy of xylem in trees of differential wood porosity. B – Diffuse porous wood (*Tilia cordata*). C – Ring porous wood (*Quercus robur*). D – Semi-ring porous wood (*Juglans regia*). Source: (Schoch et al. 2004).

1.4. Saimnieciski nozīmīgu un potenciāli saimnieciski nozīmīgu sugu apraksts

Nokarenais bērzs (*Betula pendula* Roth.) ir Latvijā sastopams lapkoks, kam ir plašs dabiskās izplatības areāls – tas sastopams no Atlantijas okeāna austrumu piekrastes līdz pat Sibīrijas austrumiem. Tas sastopams arī gandrīz visā Eiropas teritorijā, tomēr visstraujākā izplatība novērota Ziemeļeiropas mērenā klimata un boreālajos mežos (Hulten and Fries 1986). Nokarenais bērzs ir tipiska pioniersuga ar strauju augšanas gaitu, kas augšanas kulmināciju sasniedz agrā vecumā (Webber and Evans 2002). Nokarenajam bērzam ir samērā dziļa sakņu sistēma, un tas visbiežāk ir sastopams auglīgās un mitrās augsnēs, tomēr arī sausi un neauglīgi apstākļi nodrošina optimālu tā augšanu (Vakkari 2009). Tas veido mistraudzes ar citām koku sugām (īpaši ar skujkokiem), kā arī sastopamas nokarenā bērza tīraudzes (Vakkari 2009). Ņemot vērā plašo izplatības areālu, šai sugai arī piemīt augsta fenotipiskā un genotipiskā plasticitāte, spējot pielāgoties dažādiem ārējās vides apstākļiem (Palmé et al. 2003; Savolainen et al. 2007; Solé-Medina et al. 2020). Piemēram, Dienvidu populācijas spēj pielāgoties apstākļiem ar īsāku fotoperiodu, tādējādi pagarinot augšanas sezonu rudenī (Viherä-Aarnio et al. 2005). Arī Latvijas teritorijā nokarenajam bērzam vērojama salīdzinoši augsta genotipiskā

variācija, kas nodrošina sugu dažādu fenotipisko īpašību veidošanos atkarībā no mikroklimata (Gailis et al. 2020; Gailis et al. 2021).

Eiropas dižskābardis (*Fagus sylvatica* L.) ir viena no dominējošām lapkoku sugām mērenajā klimata joslā Eiropas jauktajos lapkoku mežos (del Río et al. 2017). Tā izplatības areāls ir no Apenīnu un Ibērijas salas ziemeļu daļas līdz pat Skandināvijas dienvidu daļai (Bolte et al. 2007). Viens no augšanas limitējošiem faktoriem Eiropas dižskābardim ir temperatūra – Ziemeļu reģionos to pieaugumu limitē salnas augšanas sezonas sākuma periodā, bet tas spēj pielāgot lapu fenoloģiju, augšanas gaitu un izturību pret zemas temperatūras apstākļiem (Vitasse et al., 2013; Weigel et al. 2018). Tā dienvidu un rietumu izplatības areāla daļā augstas temperatūras agrā pavasarī pozitīvi ietekmē koksnes pieaugumu, bet karstums vasarā pieaugumu ietekmē negatīvi (Di Filippo et al. 2007; Lenz et al. 2013; Martinez del Castillo et al. 2018). Eiropas dižskābardim limitējošais faktors ir arī nokrišņu daudzums – tas spēj pielāgoties vidēji mitriem līdz mitriem augsnes apstākļiem, tomēr Dienvidu reģionos tam limitējošais faktors ir intensīvs sausums un nepietiekama ūdens pieejamība augsnē (Ellenberg 1996; Stojnic et al. 2013). Eiropas dižskābardim izplatības centrālajā daļā koksnes pieaugumu limitē nokrišņu daudzums vasarā, kur ekstremālie sausuma apstākļi negatīvi ietekmē augšanu (Stojanović et al. 2018; Garamszegi et al. 2020). Pētījumi liecina, ka Eiropas dižskābardim sausuma rezultātā var palielināties vadaudu blīvums (Giagli et al. 2016), kā arī sausuma stresa rezultātā pastāv izmaiņas producēto vadaudu skaitā uz laukuma vienību (Hajek et al. 2016). Ņemot vērā plašo izplatības areālu, Eiropas dižskābardim ir augsta fenotipiskā plasticitāte, kā rezultātā tas spēj ielāgoties dažādiem klimatiskajiem apstākļiem. Tā attīstības laikā mainās fotooksidatīvā stresa aizsardzības pakāpe, kas savukārt ir atkarīga no konkrētiem ārējās vides apstākļiem stāda attīstības laikā (Tognetti et al. 1995; García-Plazaola and Becerril 2000). Aprēķinātie modeļi paredz, ka Eiropas dižskābardis būs spējīgs pielāgoties augšanai Baltijas reģionos prognozētās temperatūras pieauguma rezultātā līdz šī gadsimta beigām (Kramer et al. 2010; Hickler et al. 2012). Latvijas rietumu daļā jau ir vērojama sugas optimāla augšana un atjaunošanās, pierādot spēju pielāgoties Latvijas klimatiskajiem apstākļiem (Jansons et al. 2015). Eiropas dižskābardis ir saimnieciski un ekonomiski nozīmīga kokaugu suga, kā arī tā ir svarīga citiem bioloģiskajiem organismiem. Tas spēj labi konkurēt ar citiem lapkokiem labas ēncietības dēļ (Major et al. 2013).

Sarkanais ozols (*Quercus rubra* L.) dabiski izplatīts ir Amerikas Savienotajās Valstīs un Kanādas dienvidaustrumos, introducēts Eiropā, tai skaitā arī Latvijas teritorijā. Tas var pielāgoties dažādiem augsnes mitruma stāvokļiem un reljefa formām. Augšana noris vidēji ātri (Sander 1990). Tas sastopams mezofītiskās augsnēs, var augt mistraudzēs ar citām kokaugu

sugām (Monk 1965; Smith et al. 1975). Sarkanais ozols ir svarīga zāgmateriāla suga (industriāliem mērķiem), to augšanas ātruma dēļ (Sander 1990). Tas ir viegli introducējams, tam piemīt labas koksnes īpašības, kā arī tas spēj paciest dažādus biotiskos un abiotiskos faktorus (Richardson et al. 2011; Haysom et al. 2003; Moore 2005). Sarkanais ozols ir izturīgs pret sausumu un salnām (Straigytė and Žalkauskas 2012; Dyderski et al. 2020). Salīdzinot ar dabiskās izplatības areālu, Eiropas teritorijā sarkanais ozols ir izturīgāks pret dzīvnieku radītajiem bojājumiem, kā arī tam ir augstāka rezistence pret patogēniem (Dyderski et al. 2020). Ņemot vērā prognozētās klimata pārmaiņas nākotnē, sarkanā ozola izplatība varētu pieaugt līdz Ziemeļu reģioniem, kā arī pieaugs tā koksnes saimnieciskā nozīme (Brassier, 1996; Thomas et al. 2002). Salīdzinājumā ar parasto ozolu (*Quercus robur* L.), sarkanā ozola augšanu un funkcionēšanu klimata pārmaiņas un ārējās vides apstākļi ietekmēs mazāk, kā rezultātā tas varētu ieņemt parastā ozola nišu Latvijas teritorijā (Jones 1959; Saliņš 1971; Burkardt 2017). Latvijā rudens un ziemas periodā sarkanā ozola koksnes vadaudu veidošanu ietekmē temperatūra – siltākas ziemas nākotnē, labvēlīgu mitruma apstākļu gadījumā, varētu pozitīvi ietekmēt to veidošanos (Matisons et al. 2015). Sarkanais ozols Latvijas teritorijā potenciāli varētu aizstāt parasto ozolu, jo pēdējos gados suga ir apdraudēta, izplatoties akūtās ozolu kaltes slimībai (VMD 2019)

2. MATERIĀLI UN METODES

2.1. Eksperimenta organizēšana un dizains

Saimnieciski nozīmīgu un potenciāli saimnieciski nozīmīgu sējeņu performances raksturošanai paaugstinātā temperatūrā un dažādos konkurences apstākļos, veica ekoloģisku eksperimentu Kalsnavas stādaudzētavā Latvijas centrālajā daļā ($56,681^{\circ}$ N; $25,964^{\circ}$ E). Pētījuma lokācija atrodas mēreni mitrā klimatā. Pēdējo 30 gadu vidējā temperatūra bija $6,5 \pm 0,7^{\circ}\text{C}$, bet mēnešu vidējās temperatūras bija no $4,2 \pm 2,7$ janvārī līdz $17,9 \pm 1,6^{\circ}\text{C}$ jūlijā (Harris et al. 2014). Vidējais gada nokrišņu daudzums šajā periodā bija 686 ± 83 mm, bet vislielākais nokrišņu mēneša nokrišņu daudzums bija vasaras mēnešos (78 ± 31 mm). 2018. gadā gaisa temperatūra bija augstāka nekā ilgtermiņa vidējā temperatūra, savukārt nokrišņu daudzums mazāks nekā ilgtermiņa periodā.

Prognozētās temperatūras pieauguma ietekmes noskaidrošanai (IPCC, 2013) stādus audzēja divās dažādās klimata kamerās (siltumnīcā ar kontrolējamiem klimatiskajiem apstākļiem). Vienā klimata kamerā nodrošināja temperatūru, kas atbilst patiesajai gaisa temperatūrai konkrētajā mirklī (kontroles kamera), bet otrā klimata kamerā bija nodrošināta temperatūra, kas augstāka par $3,6^{\circ}\text{C}$ nekā kontroles kamerā. Temperatūras režīmu nodrošināja ar automatizētu sistēmu reāllaika režīmā (visu diennakti) un augsnes mitruma līmeni nodrošināja automatizēta sistēma. Laikā, kad gaisa temperatūra klimata kamerā sasniedza mazāk kā 0°C , izmantota automatizēta apūdeņošanas sistēma. Fotoperiodu klimata kamerā nemainīja. Temperatūras paaugstināšanas manipulācijas veica no 2018. gada 7. maija līdz 22. oktobrim un 2019. gadā no 8. aprīļa līdz 21. oktobrim. Pēc temperatūras manipulāciju veikšanas, stādus ievietoja noglabāšanai ziemai, kur tiem nodrošināja reāllaika temperatūru un nokrišņu daudzumu.

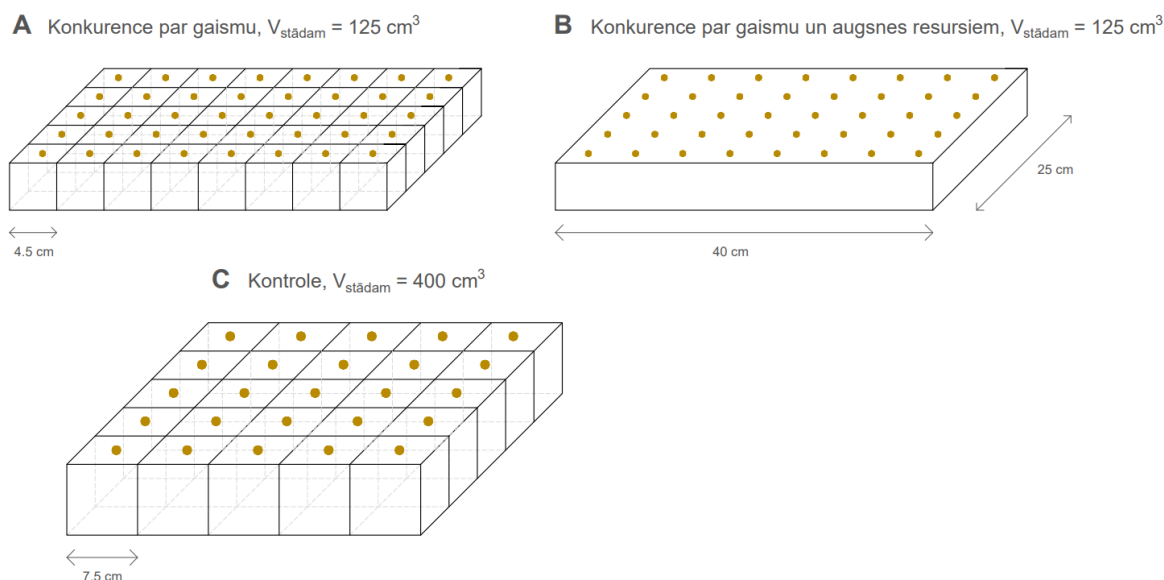
Pētījuma pirmā daļa norisinājās divus gadus (2018–2019), eksperimentu sākot 2018. gada aprīļa otrajā pusē. Pētījumam izvēlēti piecu koku sugu stādi. Parastā priede, parastā egle un nokarenais bērzs izvēlētas kā saimnieciski nozīmīgas vietējās sugas, kas sastopamas Austrumbaltijas jauktajos mežos. Eiropas dižskābārdis izvēlēts, pamatojoties uz potenciālu sugas areāla maiņu klimata pārmaiņu rezultātā un tā komerciālo īpašību dēļ (Buras and Menzel 2019). Sarkanais ozols izvēlēts kā suga, kas varētu aizstāt parasto ozolu, jo tā izplatība pēdējos gados samazinās (VMD 2019). Izvēlētajām koku sugām ir atšķirīgas izdzīvošanas un vairošanās stratēģijas. Eiropas dižskābārdis un sarkanais ozols reprezentē kokus, kam ir lielas sēklas, parastā priede un parastā egle reprezentē kokus ar vidēji lielām sēklām, bet arī bērzs kokus ar mazām sēklām (Moles and Westoby 2006). Ruderālo stratēģiju šajā pētījumā reprezentē Eiropas dižskābārdis. Sarkanais ozols un parastā egle reprezentē konkurences –

stresa toleranto stratēģiju, savukārt parastā priede reprezentē augus ar visa veida stratēģijām (Brzeziecki and Kienast 1994). Sēklas izmantotajiem stādiem (izņemot Eiropas dižskābārdi) ieguva no ārēji apputeksnētiem kokiem, kas atradās 50 km no pētījuma vietas, savukārt Eiropas dižskābārža sēklas ievāktas no audzes, kas atrodas ārpus tā dabiskā izplatības robežas, Latvijas Ziemeļrietumu daļā (57,251° N; 22,700° E) un kur tas jau ir pielāgojies ārējās vides apstākļiem.

Sējeņu iekšugu un starpsugu konkurences novērtēšanai par gaismu un augsnes resursiem, tos audzēja trīs atšķirīga veida stādu konteineros (2.1. attēls, A). Konkurences imitēšanai par gaismu, izvēlējās standarta izmēra 5x8 konteinerus ar iedobēm, kas norobežotas ar sienām. Šajos konteineros katram stādam nodrošināts tilpums 125 cm³, attālums starp iedobes sienām bija 4,4 cm. Gaismas un konkurences imitēšanai izmantoja 25×40 cm izmēra konteinerus bez sienām, saglabājot 5x8 stādu režģi, kur attālums starp stādiem bija 4,4 cm (2.1. attēls, B). Arī šajos konteineros uz katru stādu atvēlētais augsnes tilpums bija 125 cm³. Kā kontroles varianti, izmantoti konteineri ar 3×5 iedobēm, kas norobežoti ar sienām (2.1. attēls, C). Šiem konteineriem atstarpes no sienām bija 7.5 cm, bet iedobes tilpums 400 cm³. Vienam eksperimenta atkārtojumam izmantoti divi kontroles varianti (30 sēklu partijas). Kā augsnes substrāts izmantota iepriekš mēslota kūdras augsne "NPK 16-4-17". Sēklu dīgtspējas nodrošināšanai, kastes pirmās divas nedēļas turētas paaugstinātā temperatūrā (3,6°C augstākā nekā esošā temperatūra) un labos mitruma apstākļos. Pirms eksperimenta sēklu materiāla dīgtspēju pārbaudīja, pēc sēklu dīgšanas izņēmti lielākie stādi.

Kopā konteineros reprezentēti 10 dažādi sugu sastāvi. Lai novērtētu iekšsugu konkurenci, konteineros izvietoti vienas sugas stādi, bet starpsugu konkurence novērtēta, izvēloties piecas atšķirīgus sugu sastāvus konteineros:

- 1) parastā priede, parastā egle un Eiropas dižskābārdis;
- 2) parastā egle, nokarenais bērzs un sarkanais ozols;
- 3) parastā egle, nokarenais bērzs un Eiropas dižskābārdis;
- 4) nokarenais bērzs, Eiropas dižskābārdis un sarkanais ozols;
- 5) visu sugu kombinācija kopā (parastā priede, parastā egle, Eiropas dižskābārdis, nokarenais bērzs un sarkanais ozols), saglabājot līdzīgu skaitu katrai sugai.



2.1. attēls Shematiskais attēls ar eksperimentā izmantotajiem stādu konteineriem.

Figure 2.1. Schematic image with the plant containers used in the experiment.

Kopā eksperimentā izmantotas 60 dažādas koku stādu kombinācijas dažādos konteineros, katrai kombinācijai piemēroti trīs atkārtojumi (240 kastes, 6600 sēkļu partijas/stādi). Stādu kastes novietoja uz 14 galdiem, izvietojums izvēlēts pēc nejaušības principa. Katrā temperatūras režīmā izmatoti septiņi galdi. Novietojums stādu kastēm palika nemainīgs visu eksperimenta laiku, attālums starp galdiem bija 50 cm. Pēc manipulācijām ar temperatūru 2018. un 2019. gadā, katram stādam mērija augstumu (no augsnes līdz augšējam pumpuram) un novērtēja stādu izdzīvotību. Katram stādam iepriekš piešķirts unikāls kods, kas atbilda mērījuma numuram. Eksperimenta beigās stādus nogrieza pie saknes kakla, nogriežot arī lapotni. Šo stādu stumbrus lika atsevišķos maisiņos, katram pierakstot to unikālo kodu. Nogrieztos stādus lika saldētavā, vēlāk tiem veica apstrādi laboratorijā. Stratificēti izvēlēti 520 lapkoku stādi, lai tie reprezentētu dažādus gan temperatūras, gan konkurences, gan sugu sastāva apstākļus. Šiem stādiem veica mikroskopiskos stumbra šķērs griezumus. Skujkoku sugu stādus neizvēlējās, jo tie nebija sasnieguši atbilstošu augstumu un diametru, lai varētu nodrošināt to apstrādi laboratorijā.

2.2. Mikroskopijas paraugu sagatavošana laboratorijā

Koksnes vadaudu parametru raksturošanai ievāktajiem koku stādiem veica stumbra sērijveida šķērs griezumus (14 – 17 μm biežumā) ar rotējošo mikrotomu Leica RM2245 (2.2. attēls). Paraugus krāsoja ar astrazilo un safranīna krāsvielu attiecībā 1:1 (Schweingruber 2007). Krāsošanas laiks bija aptuveni divas minūtes, pēc krāsošanas paraugus skaloja ar ūdeni, atkrāsoja ar 70 % spirtu (Schweingruber 2007).

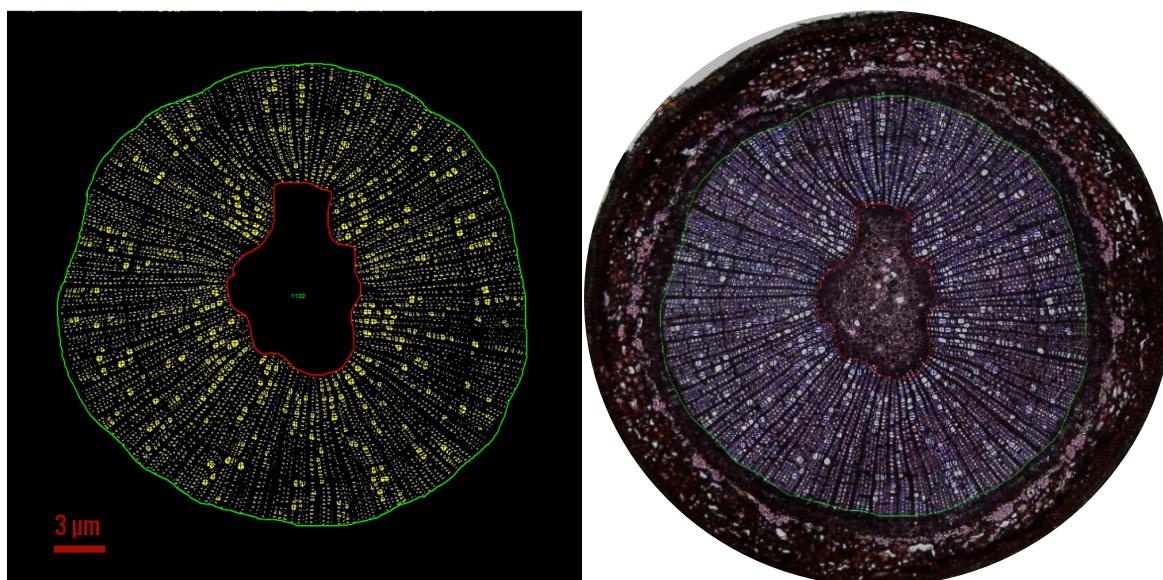


2.2. attēls. Rotējošais mikrotoms Leica RM2245.

Figure 2.2. Rotary microtome Leica RM2245.

Kvantitatīvu datu iegūšanai par sējeņu stumbra anatomiskajiem parametriem, iepriekš sagatavotajiem anatomiskajiem griezumiem uzņēma augstas izšķirtspējas fotoattēlus, izmantojot “Canon” EOS 4000 D fotoaparātu un tam pievienotu gaismas mikroskopu “Leica”. Fotoattēlus uzņēma 10 x palielinājumā. Fotoattēlus uzņēma tiešsaistes režīmā datorā, izmantojot programmu EOS Utility. Iegūti arī kalibrācijas attēli, izmantojot objektmikrometru. Iegūtos fotoattēlus saglabāja “.TIFF” formātā. Lielākajiem paraugiem ar programmu veidoja kolāžas attēlu, izmantojot programmu “PTGui”.

Koksnes anatomiskos mērījumus veica programmā WinCell Pro 2019 (Regent Instruments 2019). Analīzi balstīja uz krāsu klasēm, nosakot divas atšķirīgas krāsu klases. Violetie toņi izmantoti šūnapvalka mērījumiem, bet baltie toņi šūnu lumeniem (Schweingruber 2007). Katrai sugai izmantota sava krāsu klase. No attēla analīzes gaitā izšķēla serdi un mizu (2.3. attēls). Arī mizas šūnu parametrus nemērīja un neiekļāva analīzē. Katram attēlam pārbaudīja mērījumu kvalitāti un ieviesa korekcijas, ja tas bija nepieciešams. Koksnes anatomijas mērītie anatomiskie raksturlielumi bija šūnu lumenu un šūnapvalka redzeslauka īpatsvars, lumenu laukums un šūnu sienas biezums. Katra fotoattēla individuālos mērījumus saglabāja TXT formātā.



2.3. attēls. Šūnu mērīšana WinCell Pro 2019 programmā (sarkana krāsa – neanalizētā attēla daļa, zaļa krāsa – analizētais attēla daļa).

Figure 2.3. Cell measurements in program WinCell Pro 2019 program (red color – excluded region, green color – analyzed region).

2.3. Datu analīze

Analīzē kopumā izmantoti astoņi sējeņu un to anatomiskie raksturlielumi. Sējeņu koksnes anatomijas izmantotie anatomiskie raksturlielumi bija šūnu lumenu un šūnapvalka redzeslauka īpatsvars (%), šūnu lumenu diametrs (μm) un laukums (μm^2), šūnapvalka biezums (μm). Datu analīzei izmantoja mērījumus arī par sējeņu sasniegto augstumu eksperimenta beigās (mm). Katram griezumam aprēķināja arī vidējo ūdens vadītspēju, balstoties uz Hāgena–Puazeila plūsmas modeli (Pichard and Melcher 2005):

$$K_s = \frac{\sum d_i^4}{s}, \quad (1)$$

kur d_i – šūnu lumena diametrs (μm), s – analizētā stumbra šķērsriezuma laukums bez mizas un serdes (μm^2).

Katram sējenim aprēķināja konkurences indeksus (KI_s), balstoties uz blakus esošo sējeņu novietojumu un sasniegto augstumu:

$$KI_s = \sum \frac{h_b - h_s}{l_b} [h_b \geq h_s \wedge l_b \leq 200], \quad (2)$$

kur h_b – blakus esošo stādu augstums (mm), h_s – stāda augstums (mm), l_b – attālums no blakus esošajiem stādiem (mm).

Ņemot vērā, ka vides signālu reprezentivitāte koksnes anatomijā var būt saistīta ar vadaudu veidošanās fenoloģiju un izmēru (García-González and Fonti 2006), šo pieņēmumu pārbaudīja, izmantojot iegūto datu kopu. Katram sējenim aprēķinātas lumenu laukumu un šūnapvalka biezuma vidējās vērtības, kā arī konduktivitāte, balstoties uz datu atlasas intensitātēm ar 5 % lielāko šūnu (Top5), 10% lielāko šūnu (Top10), 20% lielāko šūnu (Top20), 30 % lielāko šūnu (Top30), 40 % lielāko šūnu (Top40) un 50 % lielāko šūnu (Top50). Reprezentativitātes izvērtējums balstīts uz eksperimenta faktoru ietekmes intensitāti. Reprezentitivitātes kopu un analizēto raksturlielumu līdzības novērtēšanai izmantoja galveno komponentu analīzi (PCA), kurā morfoloģiskie un anatomiskie raksturlielumi izvēlētajās datu kopās definēti kā mainīgie.

Lai novērtētu konkurences veida, sugu sastāva un temperatūras ietekmi uz sējeņu raksturlielumiem, izmantoja lineāru jaukta efekta modeļus, kuru vispārīgā forma ir:

$$y_{ijklmn} = \mu + s_i + t_j + k_k + ki_l + s_i \times t_j + s_i \times c_k + s_i \times ki_l + (g_m) + (i_n) + \varepsilon_{ijklmn}, \quad (3)$$

kur s_i – suga (pieci līmeņi: parastā priede, parastā egļe, sarkanais ozols, Eiropas dižskābārdis, nokarenais bērzs), t_j – temperatūras režīms (divi līmeņi: reāllaika āra temperatūra, paaugstināta temperatūra), k_k – konkurence (trīs līmeņi: konkurence par gaismu, konkurence par gaismu un augsnes resursiem, kontrole), ki_l – konkurences indeksi, $s_i \times t_j$ – sugas un temperatūras mijiedarbība, $s_i \times c_k$ – sugas un sugu sastāva mijiedarbība, $s_i \times ki_l$ – sugas un konkurences indeksu mijiedarbība, (g_m) – galds (nejaušais efekts), (i_n) – kontainers pakārtots galdam (nejaušais efekts). Individuāls modelis veidots katram raksturlieluma mainīgajam, ieskaitot atlasītās datu kopas.

Modelis veidots, balstoties uz *restricted maximum likelihood approach*, fiksēto efektu būtiskums novērtēts ar Valda II tipa χ^2 – testu. Būtisko faktoru līmeņi savstarpēji salīdzināti, izmantojot *Tukey HSD* testu. Šāds modelis izveidots visiem sējeņu morfoloģiskajiem raksturlielumiem, kā arī anatomiskajiem raksturlielumiem visās iepriekš izveidotajās datu atlasas reprezentativitātes kopās.

Datu analīze veikta R v.4.0.3., izmantojot pakotnes *readxl*, *ggplot2*, *tidyverse*, *stats*, *lme4*, *car*, *MuMIn*, *emmeans*, *multcomp*, *FactoMineR*, *cowplot*, *ggthemes* (Hothorn et al. 2008; Le et al. 2008, Bates et al. 2015; Wickham 2016, Fox and Weisberg 2019; Wickham et al. 2019; R Core Team 2020; Wilke 2020; Arnold 2021; Barton 2022; Lenth 2022; Wickham and Bryan 2022) .

3. REZULTĀTI

3.1. Datu kopas atlasē intensitāte

Kopumā analizēti 520 attēli, kuros analizēti sējeņu anatomiskie un morfoloģiskie raksturlielumi. Eiropas dižskābārdim analizēti 150 šķērsriezuma attēli, nokarenajam bērnam 226 attēli, bet sarkanajam ozolam 144 attēli. Starp analizētajiem raksturlielumiem konstatēta atšķirīga variācija, norādot uz atšķirībām jutībā pret eksperimentālajiem apstākļiem. Vislielākā variācija (variācijas koeficients) no analizētajiem raksturlielumiem konstatēta šūnu lumenu laukumiem (0,88) un šūnapvalka biezumam (0,42), bet vismazākā sējeņa diametram (0,09). Turpretim konkurences indekss, kas raksturo lokālo sējeņu noēnotību, uzrādīja mērenu variācijas (0,35) koeficientu, norādot uz relatīvi homogēniem augšanas apstākļiem. Analizēto raksturlielumu statistiskie rādītāji ir apkopoti 3.1. tabulā.

3.1. tabula

Analizēto sējeņu anatomisko un morfoloģisko raksturlielumu statistiskie rādītāji.

Table 3.1

Statistics of analyzed seedling anatomical and morphological characteristics.

	Vid. Mean	St.nov. St.dev.	Mediāna Median	Maks. Max	Min. Min	Var.koef. Var.coef.
Sējeņa augstums, mm Seedling height, mm	176	83	157	610	51	0.47
Konkurences indekss Competition index	7.15	8.80	3.84	61.96	0	0.35
Diametrs, μm Diameter, μm	26042	9207	24376	60758	9648	0.09
Sienas redzeslauka īp%. Cell wall %	81.89	7.75	82.21	96.53	19.99	0.70
Šūnapvalka biezums, μm Cell wall width, μm	192.50	135.00	142.92	1059.50	58.88	0.42
Lumena laukums, μm^2 Lumen area, μm^2	3438	1456	3307	9200	942	0.88
Konduktivitāte, μm^2 Conductivity, μm^2	6116	5384	5062	77343	334	1.23

Pētīto morfoloģisko raksturlielumu atlasē intensitātei bija ietekme uz kopas variāciju, tomēr variācijas koeficientu izklide bija mazāka, salīdzinot ar anatomiskajiem raksturlielumiem, norādot uz nelielām atšķirībām datu reprezentitivitātē. Šūnu lumenu laukuma vislielākais variācijas koeficients bija atlasē intensitātei ar 10% lielāko šūnu (0,45), bet

vismazākais datu atlasēs intensitātei ar 40% lielāko šūnu (0,41). Šūnapvalka biezumam vislielākais variācijas koeficients bija datu atlasēs intensitātei ar 10% lielāko šūnu (0,77), bet vismazākais ar 40 % lielāko šūnu (0,72). Konduktivitātes vislielākais variācijas koeficients bija datu atlasēs intensitātei ar 5% lielāko šūnu (0,99), bet vismazākais ar 20 % lielāko šūnu (0,92). Vidējie rādītāji par anatomiskajiem raksturlielumiem dažādās atlasēs intensitātēs apkopoti 3.2. tabulā.

3.2. tabula

Anatomisko raksturlielumu statistiskie rādītāji analizētajās datu atlasēs intensitātēs (L – lumen laukums, W– šūnapvalka biezums, C– konduktivitāte)

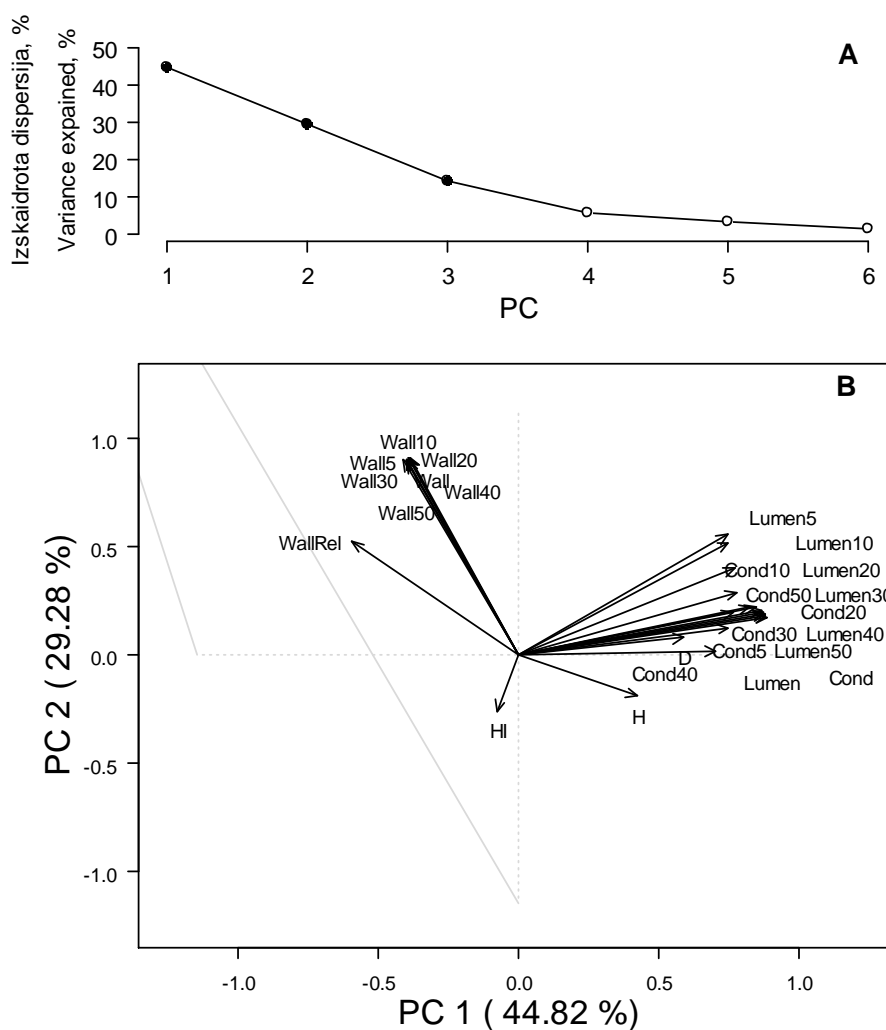
Table 3.2.

Statistics of anatomical characteristics of analyzed data sampling intensities (L– lumen area, W– cell wall thickness, C– conductivity)

	Vid. Mean	St.nov. St.dev.	Mediāna Median	Maks. Max	Min. Min	Var.koef. Var.coef.
Top5_L	28061.9	12718.1	25233.6	105196.1	7478.2	0.45
Top10_L	18490.3	8384.3	16594.3	67066.7	5006.9	0.45
Top20_L	11761.3	5031.3	11084.9	37297.3	3246.1	0.43
Top30_L	8930.2	3701.7	8511.0	26882.0	2473.9	0.41
Top40_L	7302.2	3004.6	7007.7	21588.9	2018.5	0.41
Top50_L	6209.9	2568.3	5930.3	17847.8	1708.7	0.41
Top5_W	203.8	154.4	141.3	1301.3	62.9	0.76
Top10_W	197.8	152.3	136.3	1237.9	62.2	0.77
Top20_W	191.3	145.5	135.3	1189.9	61.7	0.76
Top30_W	189.0	140.5	134.3	1087.5	61.3	0.74
Top40_W	187.9	136.5	135.2	1025.0	60.9	0.73
Top50_W	188.2	135.4	135.9	1030.6	60.3	0.72
Top5_C	5238.3	5217.4	4001.3	76234.7	305.6	1.00
Top10_C	5593.0	5351.1	4284.8	77130.5	325.8	0.96
Top20_C	5841.6	5384.3	4586.7	77298.4	331.6	0.92
Top30_C	5960.7	5387.0	4749.8	77324.6	332.9	0.90
Top40_C	6031.6	5387.0	4853.1	77334.7	333.5	0.89
Top50_C	6074.4	5386.4	4939.2	77339.4	333.7	0.89

Galveno komponentu analīzē (PCA) izdalāmas būtiskas kopējās mainības komponentes (3.1. attēls, A). Pirmo divu komponentu izskaidrotā variācija ir 74,1%, kas norāda, ka ar atsevišķiem raksturlielumiem var raksturot visu analizēto datu kopu. Analizētajiem

anatomiskajiem raksturlielumiem, kas aprēķināti pēc atlasēs. Pirmā komponente korelēja ar lumenu laukumiem un stumbra konduktivitāti visās atlasēs intensitātēs, kā arī ar stumbra diametru (3.1. attēls, B). Starp šīm pazīmēm vērojama salīdzināsī augsta līdzība. Otrā komponente korelēja ar šūnapvalka biezumu. Šūnapvalka biezumam pastāv cieša saistība starp visām datu atlasēs intensitātēm (3.1. attēls, B). Sējeņa augstums un otrā gada pieaugums ir ar pirmajām divām komponentēm maz saistītas vērtības. Kopumā analizē izšķiramas trīs pazīmju grupas, kas savstarpēji ir maz korelējošas, kas norāda uz potenciāli atšķirīgiem ietekmējošiem faktoriem, līdz ar to – reprezentativitāti. Katram no analizētajiem raksturlielumiem ietekmes efektu izvērtēšanai izveidoti jaukta efekta modeļi katrai no datu atlasēs intensitātēm.



3.1. attēls. Galveno komponentu analīze (PC – galvenā komponente, Wall – šūnapvalka biezums, Cond – konduktivitāte, Lumen – šūnu lumenu laukums, D – diametrs, H – sējeņa augstums HI – sējeņa augstuma pieaugums otrajā gadā, skaitļi 5 – 50 reprezentē konkrēto datu atlasēs intensitātes kopu)

Figure 3.1. Principal component analysis (PC – principal component, Wall – cell wall width, Con – conductivity, Lumen – cell lumen area, D – diameter, H – seedling height HI – increment of seedling height during 1 year, numbers 5 – 50 represents selected data set).

Jaukta efekta modeļa izveide apstiprināja, ka starp anatomiskajiem raksturlielumiem atlasē intensitāte ietekmēja šūnu lumenu reprezentativitāti. Neatkarīgi no atlasē intensitātes būtiska ietekme uz šūnu lumenu laukumu konstatēta sugai (χ^2 – 294,8; $p < 0,001$), temperatūras režīmam (χ^2 – 8,9, $p < 0,01$), konkurences indeksiem (χ^2 – 20,8, $p < 0,001$), sugas un temperatūras mijiedarbībai (χ^2 – 10,8, $p < 0,01$), kā arī sugas un konkurences indeksu mijiedarbībai (χ^2 – 28,2; $p < 0,001$). Sugas un sugu sastāva mijiedarbībai konstatēta būtiska ietekme uz vidējo lumenu laukumu datu atlasē intensitātēs ar 10 un 20% lielāko šūnu (χ^2 attiecīgi 23,8 un 21,4; $p < 0,05$), norādot uz starpsugu konkurences ietekmi uz lielākajiem vadaudiem stumbrā. Individuāla sugu sastāva ietekme uz šūnu lumenu laukumiem novērota, atlasot tikai 5 % lielāko šūnu (χ^2 – 7,8; $p < 0,05$), apliecinot konkurences ietekmi lielākajām šūnām stumbrā. Šūnu vidējam lumenu laukumam lineārajā jaukta efekta modelī augstākās fiksēto efektu χ^2 vērtības konstatētas sugai (294,8), bet vismazākās konkurences apstākļiem (6,0) (Tabula 3.3.). No nejaušajiem efektiem vislielākā dispersija konstatēta galdam pakārtotajām kastēm, bet vismazākā dispersija konstatēta galdam (Tabula 3.3.). Visaugstākā eksperimenta dizaina ietekme konstatēta neatlasītai datu kopai (starpklašu korelācijas koeficients – 0,14), bet vismazākā ietekme konstatēta, atlasot lielākos 20 un 30% no vadaudiem (starpklašu korelācijas koeficients – 0,09). Visaugstākā R^2 vērtība konstatēta neatlasītiem datiem (R^2 m – 0,47), bet vismazākā 30 % lielāko šūnu atlasē (R^2 m – 0,38).

Datu atlasē intensitāte praktiski neietekmēja reprezentativitāti vidējam šūnapvalka biezumam, kam atkarībā no atlasē intensitātes nav konstatētas atšķirības būtiski ietekmējošos faktoros. Vidējam šūnapvalka biezumam lineārajā jaukta efekta modeļos augstākās fiksēto efektu χ^2 vērtības konstatētas sugai (χ^2 – 310,9), bet vismazākās konkurences veidam (χ^2 – 2,8) (Tabula 3.4.), kas saistāma ar sugām specifisku koksnes anatomiju. Visās datu atlasē intensitātēs būtiska ietekme uz šūnapvalka vidējo biezumu konstatēta sugai ($p < 0,001$), temperatūras režīmam ($p < 0,05$), konkurences indeksiem ($p < 0,05$), sugas un temperatūras mijiedarbībai ($p < 0,001$), kā arī sugas un konkurences indeksu mijiedarbībai ($p < 0,05$). No nejaušajiem efektiem vislielākā dispersija konstatēta galdam pakārtotajām kastēm, bet vismazākā dispersija konstatēta galdam (Tabula 3.4), bet dispersijas atšķirās atkarībā no datu atlasē intensitātes. Visaugstākās eksperimenta dizaina ietekmes konstatētas neatlasītiem datiem (starpklašu korelācijas koeficients 0,10) un atlasē intensitātēm ar 30 – 50 % lielāko šūnu (starpklašu korelācijas koeficients 0,10 – 0,11), bet vismazākā ietekme konstatēta datu

intensitātēm ar 5, 10 un 30% lielāko šūnu (starpkļa korelācijas koeficients – 0,09). Vislielākā R^2 vērtība konstatēta datu atlasēs intensitātei ar 5% lielāko šūnu ($R^2_{m} = 0,50$), bet vismazākā datu atlasēs intensitātei ar 40 un 50 % lielāko šūnu, kā arī neatlasītiem datiem ($R^2 = 0,45$).

Stumbra konduktivitātes reprezentivitāti būtiski ietekmē atlasēs intensitāte. Lineārajā jaukta efekta modelī augstākās fiksēto efektu χ^2 vērtības konstatētas sugai ($\chi^2 = 145,7$), bet vismazākās sugas un temperatūras mijiedarbībai ($\chi^2 = 2,3$) (Tabula 3.5.), norādot uz sugai specifisku ūdens izmantošanas stratēģiju. Neatkarīgi no datu atlasēs intensitātes būtiska ietekme uz konduktivitāti konstatēta sugai ($p < 0,001$), konkurences apstākļiem ($p < 0,01$) un konkurences indeksiem ($p < 0,05$). Temperatūrai būtiska ietekme uz šūnu konduktivitāti konstatēta neatlasītiem datiem, kā arī atlasēs intensitātēm ar 30, 40 un 50% lielāko šūnu ($p < 0,05$), norādot uz mazāko šūnu jutību pret temperatūras izmaiņām. Konkurences indeksiem, kas reprezentē noēnojumu, novērota būtiska ietekme uz mazākajām šūnām, ko pamato būtiska sugas un konkurences indeksu mijiedarbība uz atlasēs intensitātēm ar 20, 30, 40 un 50% lielāko šūnu, kā arī bez atlasēs ($p < 0,05$). No nejaušajiem efektiem vislielākā dispersija konstatēta galdam pakārtotajām kastēm, bet vismazākā dispersija konstatēta galdam (Tabula 3.5.). Eksperimenta dizaina ietekme visās datu atlasēs intensitātes kopās ir nemainīga (starpkļa korelācijas koeficients 0,08). Vislielākā R^2 vērtība konstatēta atlasēs intensitātēm ar 10 un 20% lielāko šūnu ($R^2_{m} = 29,0$), bet vismazākā neatlasītiem datiem un atlasēs intensitātei ar 50% lielāko šūnu ($R^2_{m} = 0,27$).

Piemērotākās datu atlasēs intensitātes noteikšanai, izmantoja fiksēto efektu vērtības, to būtiskumu, kopējo modeļa statistiku un PCA analīzi. Šūnu lumenu laukuma analīzes raksturošanai izvēlēta 5% lielāko šūnu atlase. Ņemot vērā eksperimenta dizaina ietekmi un kopējo modeļa statistiku, būtisko ietekmējošo faktoru raksturošanai šūnapvalka biezumam, izvēlēta datu atlasēs intensitāte ar 5% lielāko šūnu. Stumbra konduktivitātes izmaiņu raksturošanai izvēlēta 20 % lielāko šūnu atlasēs intensitāte, ņemot vērā fiksēto efektu vērtības, to būtiskumu un kopējo modeļa statistiku.

3.3. tabula

Šūnu lumenu laukuma fiksētie un nejaušie efekti dažādās atlasēs intensitātēs (KI – konkurences indekss, S:T – sugas un temperatūras mijiedarbība, S:S – sugas un sugu sastāva mijiedarbība; S:KI – sugas un konkurences indeksa mijiedarbība; SKC – starpklašu korelācijas koeficients; R²m – marginālais determinācijas koeficients; R²c – kondicionālais determinācijas koeficients)

(* – p < 0,05; ** – p < 0,01; *** – p < 0,001)

Table 3.3.

Fixed and random effects of cell lumen area in different data selection (CI – competition index; S:T – interaction of species and temperature; S:S – interaction of species and species composition; S:CI – interaction of species and competition index; ICC – interclass correlation; R²m – marginal coefficient of determination; R²c – conditional coefficient of determination)

(* – p < 0,05; ** – p < 0,01; *** – p < 0,001)

	Fiksēti efekti χ^2 Fixed effects χ^2							Nejaušie efekti, dispersija Random effects, variance				Modeļa statistika Overall model statistics	
	Suga Species	Temperatūra Temperature	Konkurence Competition	KI CI	S:T S:T	S:ST S:C	S:KI S:CI	Kaste Box	Galds Table	Atlikums Residual	SKC ICC	R ² m	R ² c
Bez atlasēs Without selection	294,8 ***	8,9 **	6,0	20,8 ***	10,8 **	14,1	28,2 ***	106193	55294	1001677	0,14	0,47	0,55
Top5	345,7 ***	4,7 *	7,8 *	14,3 ***	17,4 ***	23,8 *	17,6 ***	2299613	6742471	83372980	0,10	0,45	0,51
Top10	290,4 ***	5,5 *	5,5	11,4 ***	19 ***	21,4 *	17,7 ***	1150182	2535133	38352360	0,09	0,43	0,48
Top20	213,8 ***	6,4 *	5,0	12,6 ***	17,4 ***	18,7	20,8 ***	677905	813453	14712740	0,09	0,39	0,44
Top30	189,4 ***	6,8 **	5,2	15,4 ***	15 ***	16,9	23,8 ***	496007	424305	7950042	0,10	0,38	0,45
Top40	198,4 ***	7,1 **	5,6	18 ***	13,2 **	16	26,4 ***	380616	266298	5035277	0,11	0,40	0,47
Top50	222 ***	7,5 **	5,9	19,9 ***	12 **	15,4	28,2 ***	303874	183923	3496060	0,12	0,42	0,49

3.4. tabula

Šūnapvalka fiksētie un nejaušie efekti dažādās atlasīšanas intensitātēs (KI – konkurences indekss, S:T – sugas un temperatūras mijiedarbība, S:ST – sugas un sugu sastāva mijiedarbība; S:KI – sugas un konkurences indeksa mijiedarbība, SKC – starpklašu korelācijas koeficients; R²m – marginālais determinācijas koeficients; R²c – kondicionālais determinācijas koeficients)

(* – p < 0,05; ** – p < 0,01; *** – p < 0,001)

Table 3.4.

Fixed and random effects of cell wall width in different data selection (CI – competition index; S:T – interaction of species and temperature; S:C – interaction of species and species composition; S:CI – interaction of species and competition index, ICC – interclass correlation; R²m – marginal coefficient of determination; R²c – conditional coefficient of determination)

(* – p < 0,05; ** – p < 0,01; *** – p < 0,001)

	Fiksēti efekti χ^2 Fixed effects χ^2							Nejausie efekti, dispersija Random effects, variance				Modeļa statistika Overall model statistics	
	Suga	Temperatūra	Konkurence	KI	S:T	S:ST	S:KI	Kaste	Galds	Atlikums	SKC	R ² m	R ² c
	Species	Temperature	Competition	CI	S:T	S:C	S:CI	Box	Table	Residual	ICC		
Visa datu kopa All data set	310,9 ***	5,2 *	2,8	8,1 **	22,6 ***	6,4	12,8 **	882	182	9126	0,10	0,45	0,51
Top5	410,5 ***	5,2 *	2,5	4,0 *	18,9 ***	5,3	8,8 *	921	181	11090	0,09	0,50	0,55
Top10	346,5 ***	5,5 *	3,0	6,0 *	19,4 ***	6,9	11,2 **	989	181	11398	0,09	0,47	0,52
Top20	310,3 ***	5,6 *	2,8	7,5 **	19,8 ***	6,2	14,4 ***	919	173	10774	0,09	0,45	0,50
Top30	308,4 ***	5,8 *	2,7	7,8 **	20,1 ***	5,9	15,6 ***	934	163	9966	0,10	0,45	0,51
Top40	313,3 ***	5,8 *	2,6	7,7 **	19,9 ***	5,9	15,3 ***	907	167	9330	0,10	0,46	0,51
Top50	315,1 ***	6,0 *	2,7	7,8 **	20,6 ***	6,0	15 ***	909	164	9130	0,11	0,46	0,51

25
26

3.5. tabula

Konduktivitātes fiksētie un nejaušie efekti dažādās atlasēs intensitātēs (KI – konkurences indekss, S:T – sugas un temperatūras mijiedarbība, S:ST – sugas un sugu sastāva mijiedarbība; S:KI – sugas un konkurences indeksa mijiedarbība, SKC – starpklašu koeficients; R²m – marginālais determinācijas koeficients; R²c – kondicionālais determinācijas koeficients)

(* – p < 0,05; ** – p < 0,01; *** – p < 0,001)

Table 3.5.

Fixed and random effects of cell wall width in different data selection (CI – competition index; S:T – interaction of species and temperature; S:S – interaction of species and species composition; S:CI – interaction of species and competition index, ICC – interclass correlation; R²m – marginal coefficient of determination; R²c – conditional coefficient of determination)

(* – p < 0,05; ** – p < 0,01; *** – p < 0,001)

	Fiksēti efekti χ^2 Fixed effects χ^2							Nejausie efekti, dispersija Random effects, variance				Modeļa statistika Overall model statistics	
	Suga	Temperatūra	Konkurence	KI	S:T	S:ST	S:KI	Kaste	Galds	Atlikums	SKC		
	Species	Temperature	Competition	CI	S:T	S:C	S:CI	Box	Table	Residual	ICC	R ² m	R ² c
Visa datu kopa All data set	145,7 ***	4,1 *	10,1 **	12,9 ***	2,3	9,7	7,2 *	1829619	12645	20018290	0,08	0,27	0,33
Top5	166,2 ***	2,8	9,7 **	9,8 **	2,0	8,9	4,6	1675500	2813	18654270	0,08	0,28	0,34
Top10	174,8 ***	3,5	9,5 **	10,4 **	2,6	9,4	5,2	1654517	4613	19328860	0,08	0,29	0,35
Top20	166,4 ***	3,8	9,7 **	11,4 ***	2,7	9,6	6,0 *	1700613	11933	19672510	0,08	0,29	0,34
Top30	157,9 ***	3,9 *	9,8 **	12 ***	2,6	9,6	6,6 *	1746599	15523	19840070	0,08	0,28	0,34
Top40	152,3 ***	3,9 *	9,9 **	12,4 ***	2,5	9,7	6,9 *	1779566	16912	19934130	0,08	0,28	0,34
Top50	148,9 ***	4,0 *	10,0 **	12,7 ***	2,4	9,7	7,1 *	1802386	16588	19984200	0,08	0,27	0,34

3.2. Temperatūras un konkurences ietekme uz sējeņu morfoloģiskajiem raksturlielumiem.

Šējeņu morfoloģiskie raksturlielumi bija sugai specifiski, tomēr tos būtiski ietekmēja arī konkurence un noēnojums. Sējeņu stumbra diametru būtiski ietekmēja suga ($p < 0,001$), konkurences apstākļi ($p < 0,001$) un konkurences indeksu mijiedarbība ($p < 0,001$). Būtiskas izmaiņas sējeņu diametrā vērojamas arī atkarībā no sugas un konkurences indeksu mijiedarbības ($p < 0,001$), norādot sugai specifisku prasību pēc gaismas. Lineārajā jaukta efekta modelī augstākās fiksēto efektu χ^2 vērtības konstatētas sugai ($\chi^2 - 277,6$) un konkurences indeksiem ($\chi^2 - 149,9$), bet vismazākā temperatūrai ($\chi^2 - 1,5$) (Tabula 3.6.). Eksperimenta dizaina ietekme uz vidējo stumbra diametru ir salīdzinoši maza (starpklašu korelācijas koeficients – 0,14). No nejaušajiem efektiem vislielākā dispersija konstatēta galdam pakārtotajām kastēm, bet vismazākā dispersija konstatēta galdam. Kopējais modelis izskaidro 55%.

Analizēto sējeņu augstums arī bija sugai specifiski, tomēr tos ietekmē arī konkurences apstākļi ($p < 0,001$), konkurences indeksi ($p < 0,001$), kā arī sugas un konkurences indeksu mijiedarbība ($p < 0,001$), norādot uz atšķirīgām sugas prasībām pēc gaismas. Lineārajā jaukta efekta modelī augstākās fiksēto efektu χ^2 vērtības konstatētas konkurences indeksiem ($\chi^2 - 408,3$), bet mazākās temperatūrai ($\chi^2 - 1,8$), kā arī stāda un temperatūras mijiedarbībai ($\chi^2 - 3,0$), norādot uz augšanu neatkarīgi no temperatūras apstākļiem (3.6. tabula). Eksperimenta dizaina ietekme uz vidējo sējeņa augstumu ir mērena (starpklašu korelācijas koeficients – 0,37). No nejaušajiem efektiem vislielākā dispersija konstatēta galdam pakārtotajām kastēm, bet vismazākā dispersija konstatēta galdam. Kopumā modelis izskaidro 56%.

Sējeņu augstuma pieaugums arī ir atkarīgs no sugas ($p < 0,001$), tomēr to būtiski ietekmē arī temperatūra ($p < 0,05$), konkurence ($p < 0,001$) un konkurences indeksi ($p < 0,001$). Lineārajā jaukta efekta modelī augstākās fiksēto efektu χ^2 vērtības konstatētas sugai ($\chi^2 - 432,1$), bet vismazākā stāda un temperatūras mijiedarbībai ($\chi^2 - 8,8$), norādot uz sugām līdzīgu reakciju uz temperatūras izmaiņām (3.6. tabula). Eksperimenta dizaina ietekme uz vidējo sējeņu augstuma pieaugumu modeli ir ļoti maza (starpklašu koeficients – 0,06). No nejaušajiem efektiem vislielākā dispersija konstatēta galdam pakārtotajām kastēm, bet vismazākā dispersija konstatēta galdam. Kopumā modelis izskaidro 53%.

3.6. tabula

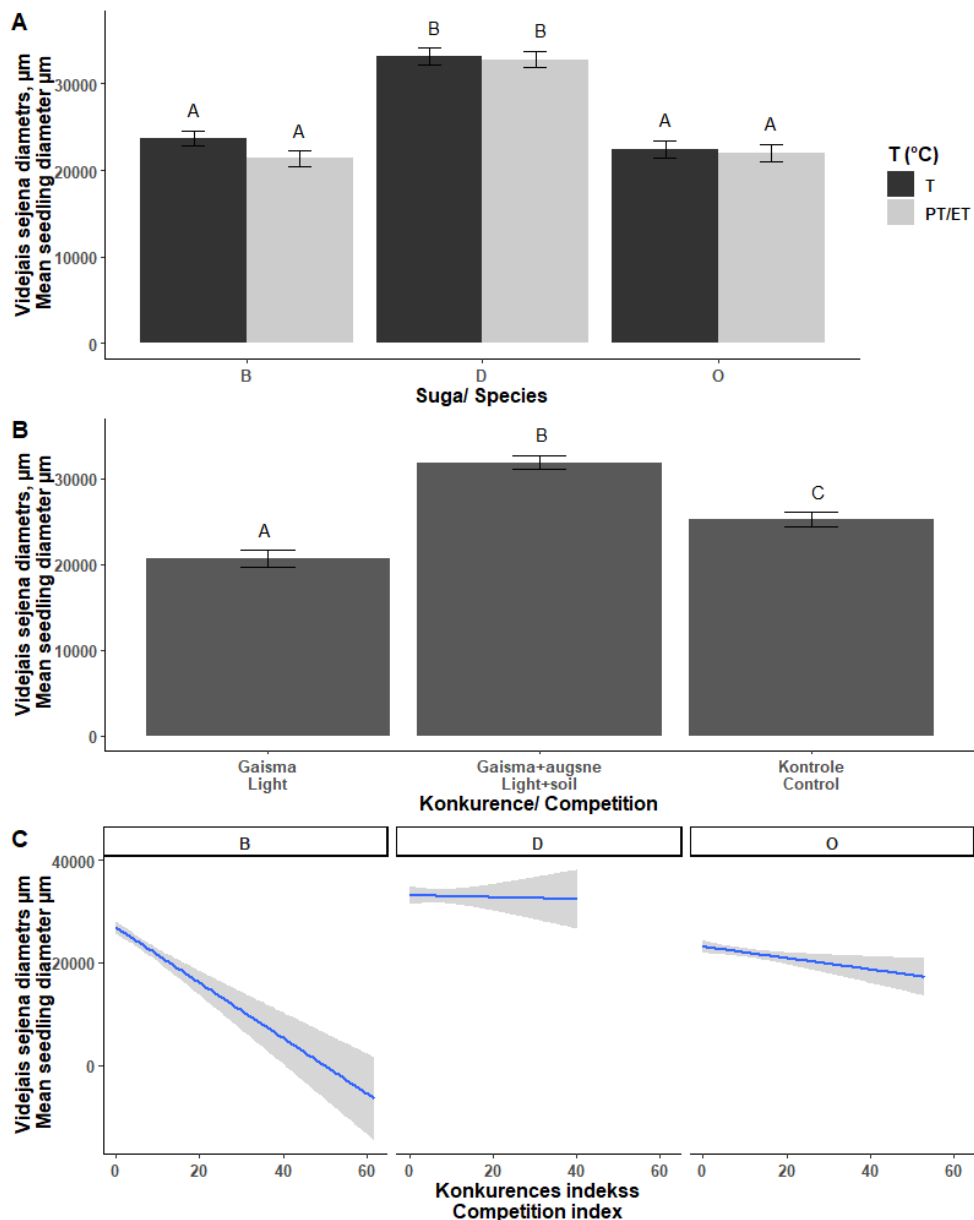
Sējeņu morfoloģisko parametru fiksētie un nejaušie efekti (KI – konkurences indekss, S:T – sugas un temperatūras mijiedarbība, S:ST – sugas un sugu sastāva mijiedarbība; S:KI – sugas un konkurences indeksa mijiedarbība; SKC – starpklašu korelācijas koeficients; R^2m – marginālais determinācijas koeficients; R^2c – kondicionālais determinācijas koeficients; D – diametrs, H – augstums, HI – augstuma pieaugums otrajā gadā) (* – $p < 0,05$; ** – $p < 0,01$; *** – $p < 0,001$)

Table 3.6.

Fixed and random effects of seedling morphological parameters (CI – competition index; S:T interaction of species and temperature; S:C – interaction of species and species composition; S:CI – interaction of species and competition index, ICC – interclass correlation coefficient, D – diameter, H – height, HI – height increment in second year) (* – $p < 0,05$; ** – $p < 0,01$; *** – $p < 0,001$)

Fiksēti efekti χ^2 Fixed effects χ^2							
	Suga Species	Temperatūra Temperature	Konkurence Competition	KI CI	S:T S:T	S:ST S:C	S:KI S:CI
D	277,6 ***	1,5	85,9 ***	149,9 ***	3,0	13,3	44,1 ***
H	43,3 ***	2,1	97,9 ***	408,3 ***	1,8	8,5	28,7 ***
HI	432,1 ***	5,2 *	24,9 ***	58,2 ***	1,1	8,8	5,8
Nejausie efekti, dispersija Random effects, variance							
	Kaste Box	Galds Table	Atlikums Residuals	SKC ICC			
D	3600347	2130125	35248860	0,14			
H	1061	213	2181	0,37			
HI	104	62	1058	0,06			
Kopējā modeļa statistika Overall model statistics							
	R^2m	R^2c					
D	0,55	0,61					
H	0,56	0,72					
HI	0,53	0,55					

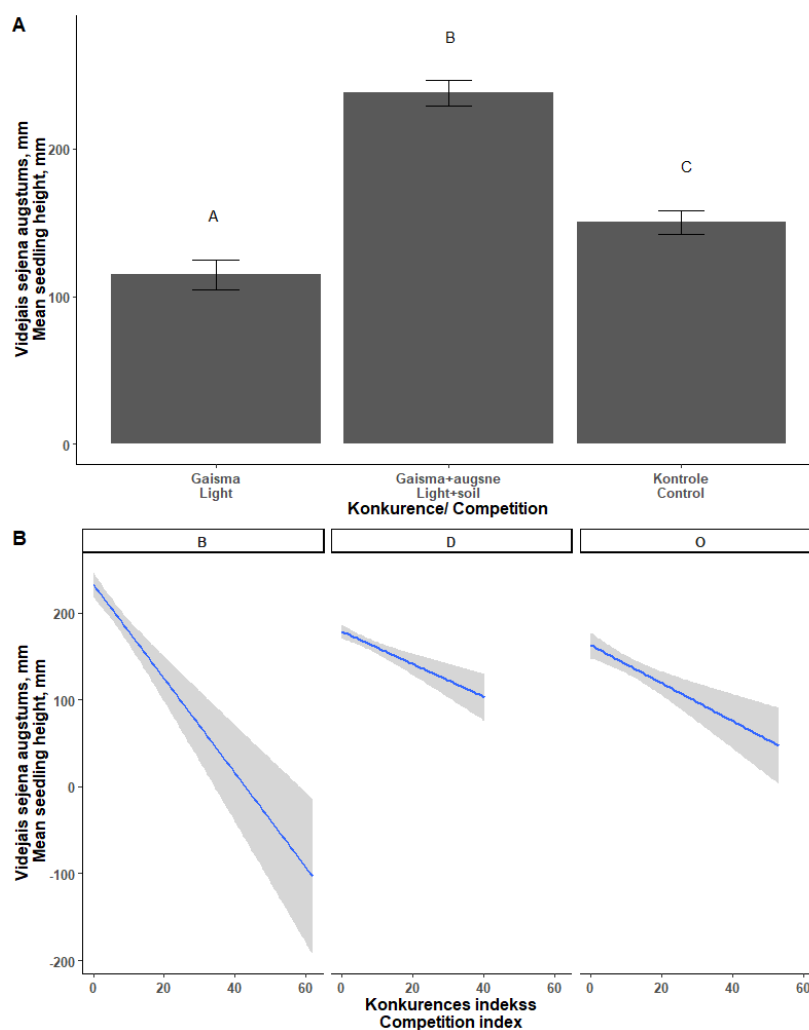
Vislielākais stumbra diametrs no analizētajām sugām konstatēts Eiropas dižskābārdim, kas būtiski ($p < 0,001$) atšķīrās no sarkanā ozola un nokarenā bērza diametra (attēls 3.2., A). Sējeņu diametrs būtiski atšķīrās atkarībā no konkurences apstākļiem ($p < 0,001$) – būtiski lielāks diametrs konstatēti konkurencē par gaismu un augsnes resursiem, reprezentējot savstarpējo sējeņu mijiedarbību, bet vismazākie konkurencei tikai par gaismu (attēls 3.2., B). Palielinoties konkurences indeksam, sarkanajam ozolam un nokarenajam bērzam būtiski samazinās diametru izmērs ($p < 0,001$), norādot uz būtisku noēnojuma ietekmi šīm sugām. Eiropas dižskābārdim konkurences indeksu ietekme nav konstatēta (attēls 3.2., C).



3.2. attēls. Sējeņu vidējā diametra izmaiņas atkarībā no būtiskajiem faktoriem; a– vidējā diametra atšķirības atkarībā no sugas, b– vidējā diametra atšķirības atkarībā no konkurences apstākļiem; c– vidējā diametra un konkurences indeksa attiecība (T– reāllaika temperatūra, PT– paaugstināta temperatūra, B– nokarenais bērzs, D– Eiropas dižskābārdis, O– sarkanais ozols; atšķirīgi burti virs stabiņiem norāda atšķirību būtiskumu starp grupām).

Figure 3.2. Changes in seedling diameter between significant factors; a– mean diameter for different species, b– mean diameter in different conditions of composition, c – ratio of diameter and competition index (T– real temperature, ET– elevated temperature, B– silver birch, D– European beech, O– Red Oak, letters above the bars represent significant differences between groups).

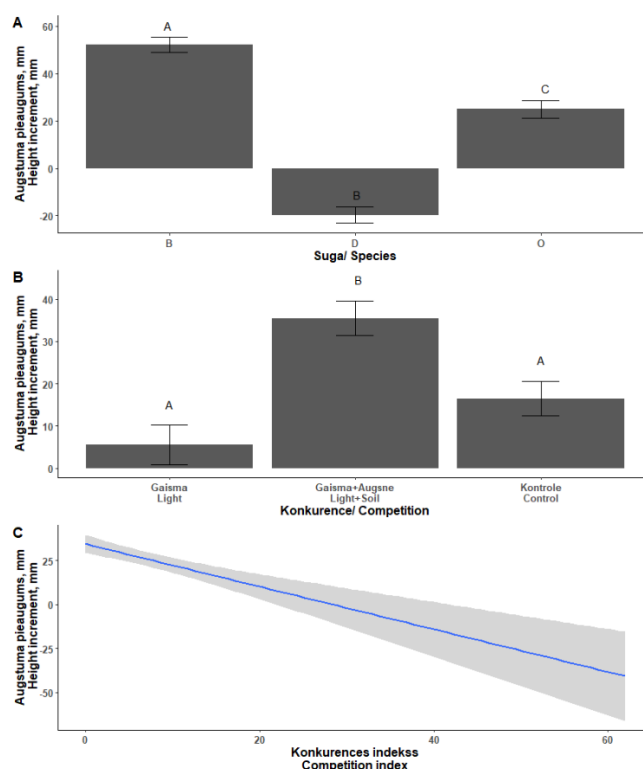
Sējeņa vidējie augstumi būtiski atšķirās atkarībā no konkurences apstākļiem ($p < 0,001$), norādot uz savstarpējo resursu sadali sakņu mijiedarbības rezultātā. Vislielāko augstumu sasniedza sējeņi, kas auguši konkurencē par gaismu un saknēm, bet vismazākie augstumi konstatēti sējeņiem, kas auguši konkurencē tikai par gaismu (attēls 3.3., A). Pieaugot konkurences indeksu vērtībām, būtiski ($p < 0,001$) samazinās vidējās augstuma vērtības visām analizētajām sugām (attēls 3.3., B).



3.3. attēls. Sējeņu vidējā augstuma izmaiņas atkarībā no būtiskajiem faktoriem; a– vidējā augstuma atšķirības atkarībā no konkurences apstākļiem; b– vidējā augstuma un konkurences indeksa attiecība. (B– nokarenais bērzs, D– Eiropas dižskābārdis, O– sarkanais ozols; atšķirīgi burti virs stabiņiem norāda atšķirību būtiskumu starp grupām).

Figure 3.3. Changes in mean seedling height between significant factors; a– mean height in different conditions of composition, c – ratio of seedling height and competition index (B– silver birch, D– European beech, O– Red Oak; letters above the bars represent significant differences between groups).

Augstuma pieaugums otrajā gadā atšķirās starp sugām ($p < 0,001$). Vislielākais augstuma pieaugums nokarenajam bērzam, kas būtiski atšķirās no sarkanā ozola augstuma pieauguma otrajā gadā (3.6.tabula). Eiropas dižskābārdim augstuma pieaugums otrajā gadā bija negatīvs, norādot uz dzinumu apsalšanu pēc pirmā gada (attēls 3.4., A). Salīdzinot konkurences veida ietekmi uz augstuma pieaugumu, būtiski ($p < 0,001$) lielāks pieaugums konstatēts sugām konkurencē par gaismu un saknēm, norādot uz pozitīvu sakņu mijiedarbību (attēls 3.4., B). Konkurences indekss būtiski ($p < 0,001$) samazina augstuma pieaugumu analizētajiem sējeņiem, norādot uz noēnotības ietekmi (attēls 3.4, C).



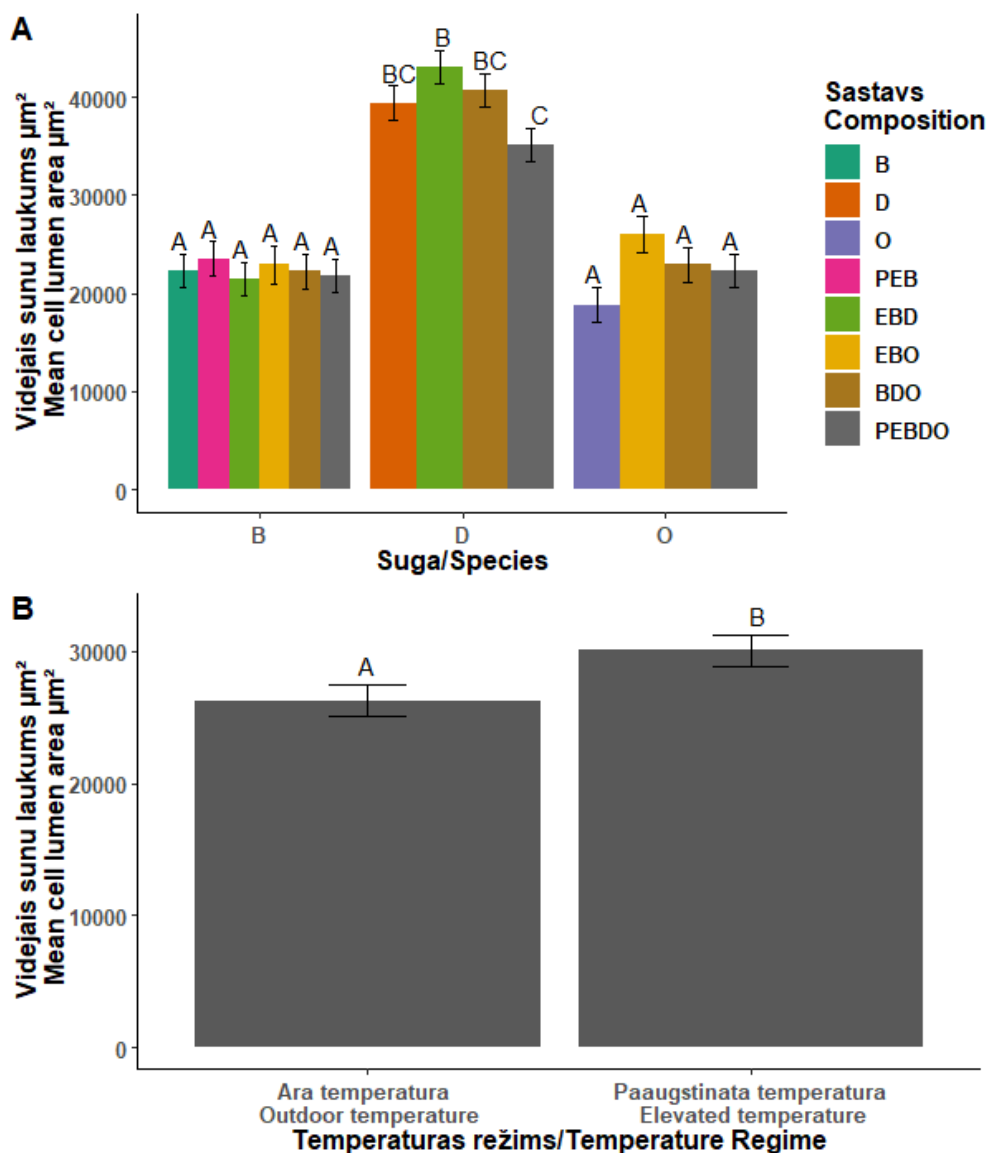
3.4. attēls. Atšķirības sējeņu vidējos otrā gada augstuma pieaugumos atkarībā no būtiski ietekmējošajiem analizētajiem faktoriem, A – vidējā augstuma pieauguma atšķirības atkarībā no sugas; B – vidējā augstuma pieauguma atšķirības atkarībā no konkurences apstākļiem; C – konkurences indeksu vidējā augstuma pieauguma attiecība (B – nokarenais bērzs, D – Eiropas dižskābārdis, O – sarkanais ozols; atšķirīgi burti virs stabiņiem norāda atšķirību būtiskumu starp grupām).

Figure 3.4. Changes in mean seedling height increment of second year between significant factors; A – mean height increment between species; B – mean height increment in different competition regime; C – ratio of competition index and seedling height increment of second year (B – silver birch, D – European beech, O – Red Oak; letters above the bars represent significant differences between groups).

3.3. Temperatūras un konkurences ietekme uz sējeņu anatomiskajiem raksturlielumiem

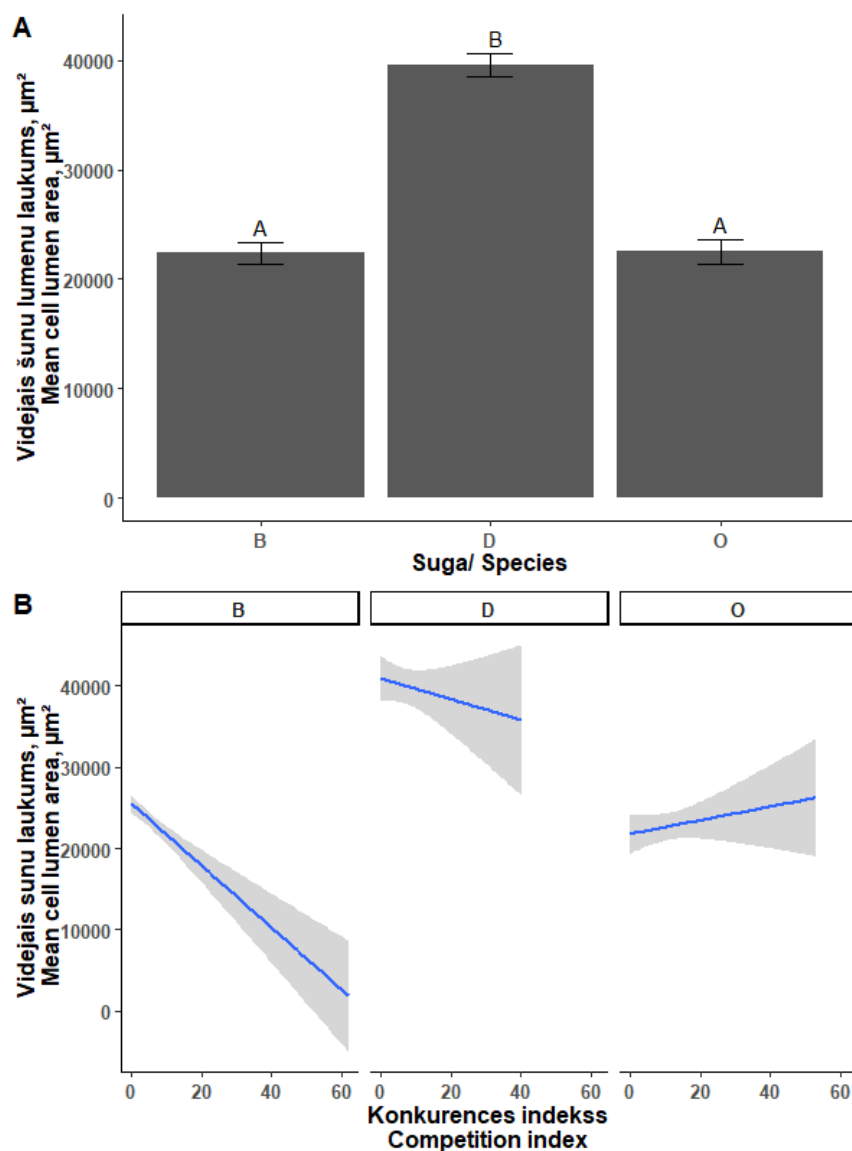
Atšķirīgas datu atlasēs anatomiskajiem parametriem uzrādīja izmaiņas datu reprezentitivitātē, tādēļ balstoties uz iepriekš veikto PCA analīzi un lineāro jaukta efekta modeļu statistiku, šūnu lumenu laukuma un šūnapvalka biezuma analīzei, izmantota datu atlasēs intensitāte ar 5% lielāko šūnu, bet stumbra konduktivitātes raksturošanai izvēlēta datu atlasēs intensitāte ar 20 % lielāko šūnu.

Šūnu lumenu vidējo laukumu būtiski ietekmēja vairāki no analizētajiem faktoriem, norādot uz koksnes anatomijas kompleksu atbildes reakciju atkarībā no apkārtējās vides apstākļiem. Eiropas dižskābārdim konstatētas būtiskas atšķirības vidējos lumenu laukumos atkarībā no sugu sastāva konteinerī ($p < 0,05$). Vislielākie lumenu laukumi konstatēti piemistrojumā ar parasto egli un nokareno bērzu (3.5. attēls, A). Eiropas dižskābārdim vismazākie lumenu laukuma izmēri konstatēti konteineros ar visām eksperimentā audzētajām sugām. Sarkanajam ozolam un nokarenajam bērzam vidējie šūnu lumenu laukumi neatšķīrās atkarībā no sugu sastāva konteinerī, tomēr tie bija būtiski mazāki nekā Eiropas dižskābārdim. Šūnu lumenu laukumus būtiski ietekmē temperatūra ($p < 0,05$), norādot uz temperatūras pieauguma pozitīvo ietekmi uz lumenu izmēriem (3.5. attēls, B). Lumenu laukumu atšķirības starp konkurences apstākļiem ($p < 0,05$) ir sugai specifiskas, kas saistīta ar sugai specifisku koksnes anatomiju. Starp sugām vislielākie lumenu laukumi konstatēti Eiropas dižskābārdim. Starp nokareno bērzu un sarkano ozolu lumenu vidējos laukumos būtiskas atšķirības nav konstatētas (3.6. attēls, A). Palielinoties konkurences indeksiem, nokarenajam bērzam būtiski ($p < 0.001$) samazinājās vidējais lumena laukums (3.6. attēls, B), kas norāda uz fizioloģiskā stresa apstākļiem noēnojuma rezultātā. Sarkanajam ozolam, palielinoties konkurences indeksiem, vidējam lumenu laukumam bija tendence palielināties (3.6. attēls, B).



3.5. attēls. Vidējo šūnu lūmenu laukumu atšķirības atkarībā no būtiskajiem analizētajiem raksturlielumiem; A – atšķirības atkarībā no sējeņa sugas atšķirīgos temperatūras režīmos, B – atšķirības dažādos konkurences apstākļos (B – nokarenais bērzs, D – Eiropas dižskābārdis, O – sarkanais ozols; atšķirīgi burti virs stabiņiem norāda atšķirību būtiskumu starp grupām).

Figure 3.5. Differences in mean cell lumen area between significant analyzed characteristics; A – differences among species and temperature regimes, B – differences in competition regime (B– silver birch, D– European beech, O– Red Oak; letters above the bars represent significant differences between groups).

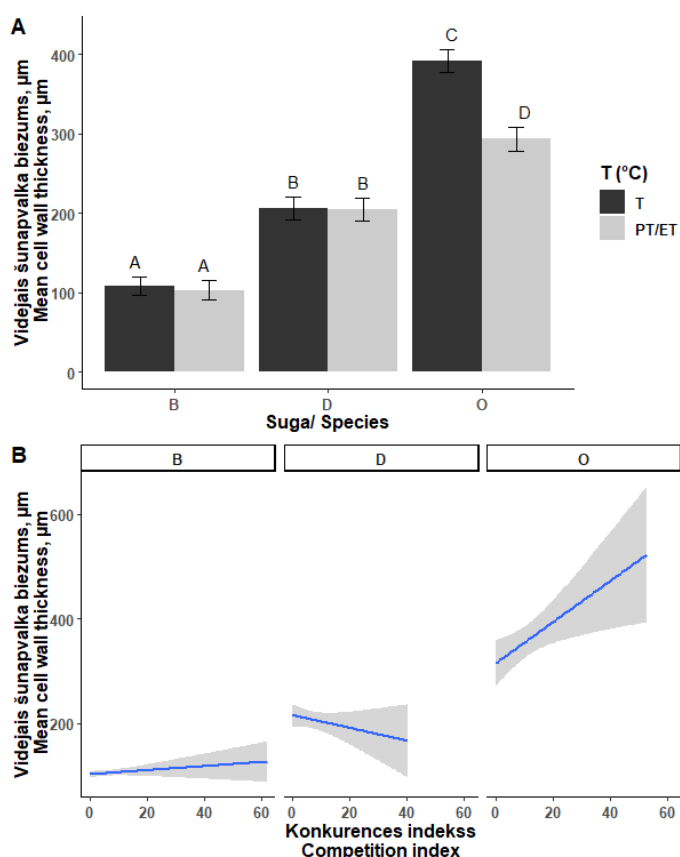


3.6. attēls. Vidējo šūnu lumenu laukumu atšķirības atkarībā no būtiskajiem analizētajiem raksturlielumiem; A – atšķirības lumenu laukumos starp sugām, B – konkurences indeksu un šūnu lumenu laukuma attiecība (B – nokarenais bērzs, D – Eiropas dižskābārdis, O – sarkanais ozols; atšķirīgi burti virs stabiņiem norāda atšķirību būtiskumu starp grupām).

Figure 3.6. Differences in mean cell lumen area between significant analyzed characteristics; A – differences in lumen area among species, B – ratio of competition index and mean lumen area (B– silver birch, D– European beech, O– Red Oak; letters above the bars represent significant differences between groups).

Šūnapvalku biezumam būtiskas ($p < 0,001$) atšķirības starp sugām konstatētas dažādos temperatūras apstākļos (3.7. attēls, A). Starp analizētajām sugām vislielākais šūnapvalka biezums konstatēts sarkanajam ozolam, bet vismazākais nokarenajam bērzam. Sarkanajam

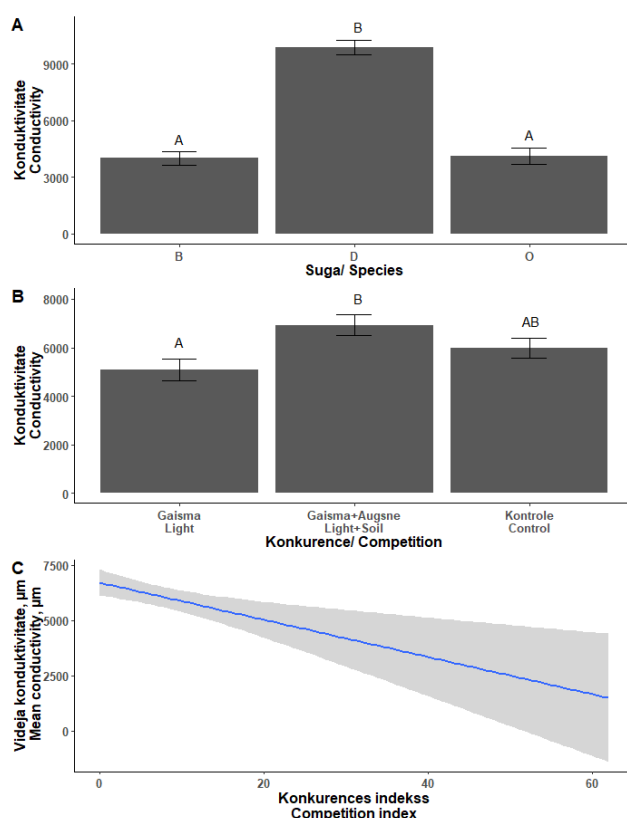
ozolam būtiski ($p < 0,05$) lielāks šūnapvalka biezums konstatēts reāllaika temperatūrā, salīdzinot ar paaugstinātas temperatūras apstākļiem, norādot uz pielāgošanos vēsākam klimatam. Nokarenajam bērzam un Eiropas dižskābārdim šūnapvalka biezumu temperatūras režīms būtiski neietekmē (3.7. attēls, A). Pieaugot konkurences indeksu vērtībām, sarkanajam ozolam būtiski ($p < 0,05$) palielinājās šūnapvalka biezums. Eiropas dižskābārdim šūnapvalka biezumam pie palielinātiem konkurences apstākļiem ir tendence samazināties (3.7. attēls, B).



3.7. attēls. Vidējo šūnapvalka biezumu atšķirības atkarībā no būtiskajiem analizētajiem raksturlielumiem; A – atšķirības atkarībā no sējeņa sugas atšķirīgos temperatūras režīmos, B – vidējo šūnapvalka biezumu un konkurences indeksu attiecība (B – nokarenais bērzs, D – Eiropas dižskābārdis, O – sarkanais ozols, T – reāllaika temperatūra, PT – paaugstināti temperatūras apstākļi; atšķirīgi burti virs stabiņiem norāda atšķirību būtiskumu starp grupām).

Figure 3.7. Differences in mean cell wall width between significant analyzed characteristics; A – differences among species and temperature regimes, B – mean cell wall width and competition index ratio (B– silver birch, D– European beech, O– Red Oak, T – outdoor temperature, ET– elevated temperature; letters above the bars represent significant differences between groups).

Būtiskas izmaiņas konduktivitātē konstatētas starp sugām ($p < 0,001$) un starp konkurences apstākļiem ($p < 0,01$) (3.8. attēls), norādot uz starpsugu mijiedarbības ietekmi. Eiropas dižskābārdim konstatēta būtiski lielāka konduktivitāte, salīdzinot ar nokareno bērzu un sarkano ozolu (3.8. attēls, A). Starp nokareno bērzu un sarkano ozolu būtiskas izmaiņas stubra konduktivitātē nekonstatēja. Salīdzinot konkurences apstākļus, būtiski ($p < 0,01$) lielāka konduktivitāte visām sugām konstatēta konkurencē par gaismu un augsni, salīdzinot ar konkurenci par gaismu (3.8. attēls, B). Pieaugot konkurences indeksu vērtībām, būtiski samazinās stubra konduktivitāte neatkarīgi no sugas (3.8. attēls, C).



3.8. attēls. Konduktivitātes atšķirības atkarībā no būtiskajiem analizētajiem raksturlielumiem; A – konduktivitātes atšķirības starp sugām, B – konduktivitātes atšķirības dažādos konkurences apstākļos, C –konkurences indeksu un vidējās konduktivitātes attiecība (B – nokarena bērzs, D – Eiropas dižskābārdis, O – sarkanais ozols; atšķirīgi burti virs stabiņiem norāda atšķirību būtiskumu starp grupām).

Figure 3.8. Differences in mean conductivity between significant analyzed characteristics; A – differences of conductivity among species, B – differences of conductivity in different temperature regime, C – ratio of competition index and mean conductivity (B– silver birch, D– European beech, O– Red Oak; letters above the bars represent significant differences between groups).

4. DISKUSIJA

4.1.Reprezentatīvākās datu atlasēs intensitātes noteikšana

Kvantitatīvā koksnes analīze ir metožu kopa, kas ļauj kvalitatīvi izvērtēt kokaugu reakciju uz vides mainību konkrētā laika periodā (von Arx et al. 2016), līdz ar to arī šajā pētījumā novērotas būtiskas vides faktoru ietekmes uz koksnes anatomijas raksturlielumiem (tabulas 3.3., 3.4., 3.5.). Vides signālu reprezentativitāte koksnes anatomijas struktūrās ir saistāma ar specifisku vadaudu veidošanās fenoloģiju un to izmēriem (García-González and Fonti 2010, Cuny et al. 2019), tāpēc specifiski izvēlēta datu atlasēs intensitāte nodrošina precīzāku kokaugu augšanas limitējošo ārējās vides faktoru apzināšanu (von Arx et al. 2016).

Lapkoku koksnes anatomija ir kompleksa ar daudzveidīgu vadaudu izkārtojumu un atšķirībām vadaudu izmēros (von Arx et al. 2016). Eksperimentā analizētajiem sējeņiem vadaudu lumenu laukumam reprezentatīvākā atlasēs intensitāte bija 5% lielākajām šūnām, uzrādot būtisku kokurences ietekmi uz vadaudu lumenu laukuma izmēriem (tabula 3.3.). Turklāt 5% lielāko šūnu atlasei modelis izskaidroja 45% ($R^2_m = 0,45$). Lai arī vairāki autori ir nodefinējuši minimālo lumena laukumu izmērus vides signālu ietekmes pētīšanai, piemēram, ēdemai kastaņai (*Castanea sativa* Mill.) $10\,000\ \mu\text{m}^2$ (González and Fonti 2006), parastajam ozolam $5000\ \mu\text{m}^2$ (García-González and Eckstein 2003) un klinšu ozolam (*Quercus petraea*) $6000\ \mu\text{m}^2$ (Fonti et al. 2009), eksperimentā izmantota atlase pēc to relatīvajiem izmēriem, kas norāda uz kopīgo tendenci reprezentativitātē visām sugām. Atlase izmantota, jo eksperimentā analizētas trīs sugas ar atšķirībām pēc to piederības vadaudu izkārtojumam. Kokaugiem ar gredzenveidā izkārtotiem vadaudiem visreprezentatīvākā vides signālu ietekme ir konstatēta lielāko izmēru vadaudiem, turklāt mazākajiem vadaudiem šī vides ietekme var neparādīties (Sass and Eckstein 1995; García-González and Eckstein 2003). González and Fonti (2006) piemin, ka temperatūras ietekmes analīzei vispiemērotākā datu atlasēs intensitāte ēdemās kastaņas gadījumā ir 35% lielāko vadaudu, tomēr eksperimentā reprezentēta koksne gan ar gredzenveidā, gan ar difūzi izkārtotiem vadaudiem, līdz ar to šādu atlasī nevar attiecināt uz šo eksperimentu divu iemeslu dēļ – eksperimentā ir analizēti divus gadus veci sējeņi, kā arī kopumā tiek analizētas trīs sugas. Turklāt no analizētajiem anatomiskajiem raksturlielumiem vidējais vadaudu laukums uzrādīja augstu variāciju (3.1.tabula), norādot uz jutību pret pētītajiem augšanas apstākļiem.

PCA analīzē lumenu laukumu atlasēs intensitātēm konstatēta mērena savstarpējā korelācija, norādot atšķirības ietekmējošajos faktoros atkarībā no datu atlasēs intensitātes (3.1. attēls). Šūnapvalka biezuma datu atlasēs intensitātes PCA analīzē uzrādīja augstu korelāciju,

norādot uz līdzīgu vides signālu ietekmi neatkarīgi no šūnu izmēra (3.1. attēls). Turklāt šūnapvalka biezumu galvenokārt ietekmē pieejamais ūdens daudzums (Ziaco, et al. 2014), bet eksperimentā pieejamais ūdens daudzums visiem sējeņiem bija optimāls. Koksnes konduktivitātei konstatēta augsta variācija vidējos rādītājos, norādot uz atšķirībām vides signālu ietekmē atkarībā no datu atlasēs kopas. PCA analīze uzrādīja korelāciju starp vidējo lumenu laukumu un stumbra konduktivitāti visās datu atlasēs kopās (3.1. attēls, B), kas parāda to, ka stumbra konduktivitāte ir atkarīga gan no vadaudu lumenu laukuma, gan šūnu skaita (De Micco et al. 2008; Olson and Rosell 2013). Eksperimentā sugām specifisku noēnojuma ietekmi uzrādīja 20 – 50 % lielākajiem vadaudiem (3.5 atabula), kas uzrāda būtisku konduktivitātes ietekmi vidēja izmēra vadaudiem. Balstoties uz PCA analīzi, linero jaukta efekta modeļa fiksēto faktoru ietekmi un R^2 vērtībām, lumenu laukumu un šūnapvalka biezumu analīzei eksperimentā izmantotajiem datiem izmantota 5% lielāko šūnu atlase, bet konduktivitātes analīzei 20 % lielāko šūnu atlase.

4.2. Temperatūras un konkurences ietekme uz sējeņu morfoloģiskajiem raksturlielumiem

Analizēto sējeņu dimensijas parādīja kompleksu saistību ar eksperimentā analizētajiem faktoriem, par ko liecināja vairāku faktoru ietekme, kā arī to mijiedarbība (attēls 3.1.). Vislielāko diametru sasniedza Eiropas dižskābārža sējeņi, kas bija būtiski lielāki par sarkanā ozola un nokarenā bērza diametriem (attēls 3.1., A). Lai arī Eiropas dižskābārdis un sarkanais ozols reprezentē konkurences – stresa toleranto stratēģiju, jo attīstības sākumā tiem piemīt lēnāka augšana, investējot resursus sakņu sistēmas attīstībā un audu aizsardzībā (Brzeziecki and Kienast 1994), acīmredzot dzīvības stratēģija agrīnās attīstības laikā var atšķirties. Eiropas dižskābārdis agrīnā stadijā reprezentēja vairāk ruderālās stratēģijas iezīmes, uzrādot būtiski ātrāku radiālo pieaugumu (attēls 3.1., A). Turpretim salīdzinoši mazais nokarenā bērza diametrs liecināja, ka agrīnajā stadijā tam piemīt konkurences – stresa tolerantās stratēģijas iezīmes (Brzeziecki and Kienast 1994).

Lai arī konkurence ir galvenais radiālo augšanu nosakošs faktors (Karlsson 2000; Stadt et al. 2007; Buechling et al. 2017), sējeņu diametram konstatētas atšķirības konkurences apstākļu ietekmē. Salīdzinot konkurences apstākļus, būtiski lielāku diametru sasnieguši sējeņi, kas auguši konkurencē par gaismu un augsnes resursiem (attēls 3.1., B). Iespējams, ka šī ietekme reprezentē pozitīvu efektu uz starpsugu komplementārām attiecībām (Forrester and Bauhus 2016). Eiropas dižskābārdis un nokarenais bērzs ir sugas, kurām novērota labāka augšanas gaita mistrojumā ar citām sugām (Kallioikoski et al. 2010; Condés et al. 2013;

Pretzsch et al. 2013). Arī sarkanajam ozolam novērota efektīvāka augšanas gaita starpsugu attiecībās (Dyderski et al. 2020). Sējeņu diametru nokarenajam bērzam negatīvi ietekmēja noēnojums (konkurences indekss) (attēls 3.1., C), kas skaidrojams ar to, ka nokarenajam bērzam gaisma ir svarīgs augšanu limitējošais faktors (Vakkari 2009), kas šajā gadījumā ir limitējis sekundāro augšanu (attēls 3.1., C).

Līdzīgi kā sējeņu diametriem, arī to augstumi un augstuma pieaugumi otrajā gadā parādīja kompleksu saistību ar eksperimentā analizētajiem faktoriem. Būtiskie faktori, kas ietekmēja sējeņu augstumus, bija konkurences apstākļi un noēnojums (3.2. attēls). Vislielāko augstumu sasniedza sējeņi konkurencē par gaismu un augsni (3.2. attēls, A), norādot, ka starpsugu konkurence ar dažādu stratēģiju sadalījumu sugām, var atstāt pozitīvu efektu uz kokaugu augšanu (Pretzsch et al. 2015; Nagel et al. 2013). Lokāls noēnojums negatīvi ietekmēja visu analizēto sējeņu augstumus (3.2. attēls, B), jo samazināts pieejamās gaismas daudzums kokaugiem izraisa fizioloģisko stresu, kas var samazināt augšanas ātrumu (Lambers et al. 2008). Ēnas tolerance kokaugiem ir būtisks faktors, kas ietekmē mežaudzes atjaunošanos, tomēr jaukta tipa audzēs, kurās ir sugas ar dažādu lapu plaukšanas fenoloģiju un atšķirīgām prasībām pēc gaismas, ir iespējams nodrošināt pilnvērtīgu gaismas resursu sadali (Forrester et al. 2017). Lai arī Eiropas dižskābārdis ir ēncietīga suga (Emborg 1998; Topoliantz an Ponge 2000), arī lokāls noēnojums agrīnajā stāvoklī tā augstuma pieaugumu ietekmēja negatīvi. Turklāt nevar apgalvot, ka noēnojums ir vienīgais faktors, kas samazina sējeņu augstumu. Jāpiezīmē, ka augstuma pieaugums otrajā gadā Eiropas dižskābārdim bija negatīvs (3.4. attēls, B), jo sējeņiem bija vērojami sala izraisītie bojājumi. Lai arī sarkanais ozols spēj pielāgoties augšanai jaukta tipa audzēs ar parasto priedi, parasto egli un Eiropas dižskābārdi, kā arī spēj tolerēt mērenus ēnas apstākļus (Major et al. 2013), tomēr agrīnā stadijā konkurences indeksu pieaugums izteikti negatīvi ietekmēja to augstuma pieaugumu otrajā gadā (3.4. attēls, C). Tas saistāms ar konkurences stratēģiju, ko nodrošina salīdzinoši lielas sēklas, kas sējenim dod papildus resursus primajam dzīves gadam (Brzeziecki and Kienast 1994). Noēnojuma negatīvo ietekmi uz nokarenā bērza augstuma pieaugumu otrajā gadā var izskaidrot ar to prasību pēc gaismas (Vakkari 2009). Lai gan nokarenais bērzs ir gaismu prasīga suga, vispiemērotākie augšanas apstākļi tam ir novēroti mistraudzēs ar skujkokiem, salīdzinot ar lapkoku audzēm (Webber and Evans 2002; Vakkari 2009), tādējādi izskaidrojot lokāla noēnojuma negatīvo ietekmi.

4.3. Temperatūras un konkurences ietekme uz sējeņu anatomiskajiem raksturlielumiem

Analizēto sējeņu anatomiskie raksturlielumi arī uzrādīja kompleksu saistību ar eksperimentā analizētajiem faktoriem un to mijiedarbību. No analizētajām sugām šūnu lumenu vidējā laukuma atšķirības starp konkurences veidiem konstatētas Eiropas dižskābārdim, uzrādot būtiski lielākus lumenu laukumus piemistrojumos ar parasto egli un nokareno bērzu (3.5. attēls, A). Lai arī pētījumi liecina, ka salīdzinot augšanas dinamiku Eiropas dižskābārdim monokultūrās un jaukta tipa audzēs, labāka augšanas gaita novērota mijiedarbībā ar citām kokaugu sugām (Condés et al. 2013, Pretsch et al. 2013), tas nav tieši attiecināms uz izmaiņām lumenu laukumā īpaši kokaugu attīstības sākumā (3.5. attēls, A).

Šūnu lumenu laukumus būtiski palielināja paaugstinātas temperatūras apstākļi (3.5. attēls, B). Laikā no trahejas veidošanās sākuma līdz pat sekundārās sienas izveidošanās brīdim, šūnas izmēru ietekmē vides apstākļi (temperatūra un ūdens pieejamība) (Sass and Eckstein 1995; Fonti and García-González 2004). Turklāt paaugstināta temperatūra boreālajā un hemiboreālajā zonā, var stimulēt kambija aktivitāti, veicinot koksnes pieaugumu un veidojot lielāka izmēra koksnes šūnas (Harvey et al. 2020). Eksperimentā iegūtie rezultāti pierāda, ka temperatūras pieaugums arī agrīna stadijā analizētajiem sējeņiem palielina vidējo lumenu laukuma izmērus (3.5. attēls, B), bet koksnes pieaugumu var pamatot tikai daļēji, jo koksnes pieaugumu ietekmē gan šūnu izmēri, gan to skaits (Heer et al. 2018). Secinājumus par pozitīvu temperatūras efektu uz sējeņu vadaudu lumenu laukumiem var attiecināt tikai gadījumos, kad augsne ir pieejams optimāls ūdens daudzums (Davis et al. 1999). Turklāt vides vai fizioloģiskais sausums var sekmēt sala bojājums, ko eksperimentā arī novēroja (3.4. attēls, A). Lumenu izmēri būtiski atšķirās arī starp sugām, Eiropas dižskābārdim uzrādot būtiski lielākus lumena laukuma izmērus (3.6. attēls, A), kas ir skaidrojams ar sugai piemītošo augstu fenotipisko plasticitāti un spēju pielāgoties atšķirīgam klimatam (Tognetti et al. 1995; García-Plazaola and Becerril 2000). Tiek prognozēts, ka Eiropas dižskābārdis būs spējīgs pielāgoties augšanai Baltijas reģionos sagaidāma temperatūras pieauguma rezultātā līdz šī gadsimta beigām (Kramer et al. 2010; Hickler et al. 2012). Lai arī lumenu laukumi Eiropas dižskābārdim ir būtiski lielāki, tomēr tas norāda, ka suga ir uzņēmīgāka pret sausumu (Hajek et al. 2016; Stojanović et al. 2018). Turklāt galvenais augšanu limitējošais faktors Eiropas dižskābārdim ir sausums, kā rezultātā var palielināties vadaudu blīvums (Allen et al. 2010; Giagli et al. 2016; Hajek et al. 2016; Stojanović et al. 2018; Garamszegi et al. 2020). Sarkanajam ozolam un nokarenajam bērzam lumenu laukumi paaugstinātas temperatūras apstākļos bija būtiski

mazāki (3.6. attēls, A), kas norāda uz lielāku toleranci pret sausuma stresu (Straigytė and Žalkauskas 2012; Dyderski et al. 2020).

Līdzīgi kā temperatūrai, arī lokālajam noēnojuma ietekme uz sējeņiem bija sugai specifiska un kontrastējoša, nokarenajam bērzam uzrādot būtisku vidējo lumena laukuma samazinājumu, pieaugot konkurences indeksu vērtībām (3.6. attēls, B). Lumenu laukumu samazinājumu izraisa fizioloģiskais stress nepietiekamos gaismas apstākļos (Vakkari 2009), tādējādi izvairoties no iespējamās embolizācijas augšanas sezonas gaitā (Jacobsen et al. 2005). Turpretim sarkanajam ozolam novērota tendence palielināt lumenu laukumu, pieaugot noēnojuma apstākļiem, kas saistāms ar oglekļa taupīšanas mehānismu uz embolizācijas riska rēķina optimālos mitruma apstākļos (Jacobsen et al. 2005; Morris et al. 2016). Atšķirības lumenu izmēros sugām arī pamato stratēģiju maiņu agrīnajā stadijā. Eiropas dižskābārdim būtiskas izmaiņas lumena diametrā atkarībā no lokālā noēnojuma apstākļiem nekonstatēja (3.6. attēls, B), kas skaidrojams ar to, ka Eiropas dižskābārdis ir ēncietīga suga (Major et al. 2013).

Šūnapvalkam ir loma ūdens transporta mehānismos un noturības nodrošināšanā pret biotiskajiem un abiotiskajiem stresa apstākļiem (Bacete et al. 2018). Mainība šūnapvalka biezumā norāda uz kokaugu plasticitāti, kas reprezentē pielāgošanās spēju specifiskiem vides apstākļiem (Landi and Esposito 2017; Lee et al. 2017). Eksperimentā šūnapvalka izmēri bija sugām specifiski (3.7. attēls, A). Sarkanajam ozolam paaugstinātas temperatūras apstākļos konstatēts būtiski mazāks šūnapvalka biezums, salīdzinot ar kontroli (3.7. attēls, A), kas norāda uz oglekļa taupīšanas mehānismiem ārējo vides apstākļu ietekmē (Lambers and Oliveira 2019). Šūnapvalks ir kompleksa sistēma, kas sastāv no celulozes, hemicelulozes lignīna, un atkarībā no ārējās vides apstākļiem šie ogļhidrāti noglabājas specifiskā daudzumā un novietojumā, lai nodrošinātu vadaudu noturību pret potenciālu ārējās vides faktoru ietekmi (Meents et al. 2018). Eksperimentā sarkanajam ozolam palielināts šūnapvalka biezums varētu norādīt uz adaptāciju pret zemām temperatūrām ziemā, turklāt sarkanais ozols spēj pielāgoties aukstam klimatam un ir izturīgs pret salnām (Straigytė and Žalkauskas 2012).

Ūdens plūsma augos ir svarīga daļa no globālā ūdens aprites cikla dabā (Bacelar et al. 2012; Feng et al. 2017). Eksperimentā sējeņu konduktivitāte bija sugai specifiska, visaugstākās konduktivitātes vērtības uzrādot Eiropas dižskābārdim (3.8. attēls, A), turklāt Eiropas dižskābārdim eksperimentā konstatēti arī būtiski lielāki lumenu laukumi nekā pārējām analizētajām sugām (3.6. attēls, A), kas arī pamato lielāku konduktivitāti (Pichard and Melcher 2005). Hāgena–Puazeila plūsmas modelis arī pamato to, ka liela diametra šūnas mazākā skaitā

nodrošina efektīvāku ūdens vadītspēju nekā šūnas lielākā blīvumā, bet mazākā diametrā (Pichard and Melcher 2005). Eksperimentā pie lielāka noēnojuma samazinājās vidējā stumbra konduktivitāte (3.8 attēls, C), kas skaidrojams ar vadaudu skaita un izmēra atšķirībām starp sugām, kas izlīdzina kopējo ietekmi uz stumbra konduktivitāti (3.5; 3.6. attēls). Primāri stumbra konduktivitāti ietekmēja mikroklimats, bet stumbra konduktivitātes samazinājumu pie lielāka noēnojuma var skaidrot ar to, ka šādos apstākļos samazinās pieejamās gaismas daudzums, līdz ar to samazinās fotosintēzes aktivitāte (Lambers and Oliveira 2019). Tomēr ūdens plūsmu augos regulē arī citi faktori, piemēram, oglekļa piesaiste un evopotspirācija, kas savukārt ir atkarīga galvenokārt no temperatūras un CO₂ koncentrācijas atmosfērā (Jones 2004). Papildus ūdens izmantošanas efektivitāte (*Water use efficiency*) augos ir atkarīga no tā, cik daudz uzņemtais ogleklis tiek asimilēts biomasā uz vienu ūdens vienību, un šis parametrs norāda, cik efektīvi augs spēj izmantot ūdens resursus (Lambers and Oliveira 2019). Kokaugiem ūdens izmantošanas efektivitāti ietekmē to sugai specifiskie anatomiskie parametri, kā arī apkārtējās vides apstākļi, piemēram, temperatūra un sausums (Bacelar et al. 2012; Feng et al. 2017).

4.4. Tālāko pētījumu mērķi un uzdevumi par konkrēto problēmu

Koksnes anatomijas pētījumos viena no problēmām ir ietekmējošo vides signālu ietekmes precīza noteikšana, jo katrs no elementiem reprezentē specifisku ietekmi, turklāt viens anatomiskais raksturlielums var uzrādīt vai neuzrādīt vides signālu atkarībā no to izmēriem (Sass and Eckstein 1995; García-González and Eckstein 2003; Fonti et al. 2009; García-González and Fonti 2010; Cuny et al. 2019). Šīs problēmas risināšanai ir veikti pētījumi par reprezentatīvākās datu atlases kopas izveidi, lai korekti pamatotu konkrētā vides signāla ietekmi. Salīdzinoši daudz ir pētīti lapkoki ar gredzenveidā izkārotiem vadaudiem, bet par kokiem ar difūzi izkārotiem vadaudiem pētījumu ir maz. Būtu nepieciešams arī nodefinēt kopu, kas reprezentē vides signālu ietekmi, ja tiek analizētas sugas gan ar gredzenveidā, gan difūzi izkārotiem vadaudiem. Nākotnē būtu arī nepieciešama izpēte par to, ko liecina atšķirības mazāko šūnu izmēros atkarībā no ārējās vides apstākļiem. Lai arī veiktajā eksperimentā ir analizēta temperatūras pieauguma un konkurences veida ietekme uz sējeņu anatomiskajiem un morfoloģiskajiem raksturlielumiem, būtu svarīgi veikt stratificētu analīzi pa gadskārtas daļām sausuma stresa ietekmē, jo nākotnē klimata pārmaiņu rezultāta tiek prognozēta sausuma periodu skaita palielināšanās, palielinoties arī to intensitātei (Allen et al. 2010; IPCC 2013; Harvey et al. 2020). Šāda veida pētījumam svarīgi arī būtu izpētīt izmaiņas biomasā, fotosintēzes aktivitātē un ūdens izmantošanas efektivitē. Lai arī pētījumā analizēta

lapkoku anatomija, būtu nepieciešams analizēt arī vides faktoru ietekmi uz skujkoku koksnes anatomiju mijiedarbībā ar lapkokiem.

5. SECINĀJUMI

1. Stratificētai atlasei ir ietekme uz kopas reprezentativitāti, datu kopā analizējot sugas ar atšķirīgu koksnes vadaudu izkārtojumu, bet tā ir specifiska laukumam un šūnapvalka biezumam. Lumenu laukumu un šūnapvalka biezuma ārējās vides signālu raksturošanai visreprezentatīvākā kopa 2 gadus veciem sējeņiem bija 5% lielāko šūnu, bet stumbra konduktivitātes raksturošanai lielāko 20 % atlases kopa.
2. Sējeņu morfoloģiskos raksturlielumus būtiski ietekmēja konkurences apstākļi, uzrādot būtiski lielākas vērtības konkurencē par gaismu un augsnes resursiem visiem analizētajiem raksturlielumiem. Temperatūras ietekme bija sugai specifiska, norādot uz atšķirīgu potenciālu nākotnē.
3. Anatomisko raksturlielumu reakcija uz temperatūru un konkurences veidu bija sugai specifiskas, lielākos lumenu laukumus un stumbra konduktivitāti uzrādīja Eiropas dižskābārža sējeņiem, bet būtiski lielāki šūnapvalka biezumi konstatēti sarkanajam ozolam. Paaugstināti temperatūras apstākļi būtiski palielināja šūnu lumenu laukumu izmērus, norādot uz jutību pret sausumu; noēnojuma ietekme bija sugai specifiska.
4. Hipotēze apstiprinājās daļēji, jo starpsugu konkurence vai nu neizmainīja lumenu laukumu, vai arī tieši otrādi – specifiskā sugu sadalījumā Eiropas dižskābārdim lumenu laukumi būtiski palielinājās. Konkurence par augsni un gaismu morfoloģiskos un anatomiskos parametrus ietekmēja pozitīvi, bet gan temperatūras, gan konkurences ietekme uz pētītajiem raksturlielumiem bija sugai specifiska.

6. PATEICĪBAS

Vēlos izteikt pateicību darba vadītājiem Dr.biol., prof. Didzim Elfertam un Dr.biol., vadošajam pētniekam Robertam Matisonam par konsultācijām un sniegtajiem padomiem darba tapšanas procesā. Pateicība Latvijas Valsts mežzinātnes institūtam “Silava” par tehnisko nodrošinājumu un iespēju izmantot darbā un datu analīzei nepieciešamās programmas.

7. LITERATŪRAS SARAKSTS

- Aitken S. N., Bemmels J. B. 2016.** Time to get moving: assisted gene flow of forest trees, *Evol, Appl*, 9 (1), 271–290.
- Allen C.D., Macalady A.K., Chenchouni H., Bachelet D., McDowell N., Vennetier M., Cobb N. 2010.** A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests, *Forest Ecology and Management*, 259, 660–684.
- Anderegg W.R.L., Hicke J.A., Fisher R.A., Allen C.D., Aukema J., Bentz B., et al, 2015.** Tree mortality from drought, insects, and their interactions in a changing climate, *New Phytol*;208:674–83.
- Arnold J.B. 2021.** ggthemes: Extra Themes, Scales and Geoms for 'ggplot2'. R package version 4.2.4. <https://CRAN.R-project.org/package=ggthemes>.
- Bacelar E., Moutinho-Pereira J.M., Gonçalves B.M.C., Brito C.V.Q., Gomes-Laranjo J., Ferreira H.M.F., Correia C.M. 2012.** Water use strategies of plants under drought conditions. In: Aroca R, ed. *Plant Responses to Drought Stress*. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 145–170.
- Bacete L., Mélida H., Miedes E., Molina A. 2018.** Plant cell wall-mediated immunity: cell wall changes trigger disease resistance responses. *Plant J*. 93, 614–636.
- Baldwin V.C., Peterson K.D., Clark A., Ferguson R.B., Strub M.R., Bower D.R. 2000.** The effects of spacing and thinning on stand and tree characteristics of 38-year-old Loblolly Pine, *For Ecol Manag* 137:91–102.
- Barton K. 2022.** MuMIn: Multi-Model Inference, R package version 1,46,0, <https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>.
- Bates D., Maechler M., Bolker B., Walker S. 2015.** Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*. 67(1), 1-48, doi:10,18637/jss,v067,i01.
- Bolte A., Ammer C., Löf M., Madsen P., Nabuurs G.J., Schall P., Spathelf P., Rock J. 2009.** Adaptive forest management in central Europe: climate change impacts, strategies and integrative concept. *Scand J For Res* 24:473–482.
- Bolte A., Czajkowski T., Kompa T. 2007.** The north-eastern distribution range of European beech: a review, *Forestry* 80, 413–429, doi: 10,1093/forestry/cpm028.

- Bosshard H. H., Kucera L.J., Stocker U. 1982.** Das Gefäß-System in präjuvenilem Holz von *Fraxinus excelsior* L., Vierteljahrsehr Naturforsch Ges Zürich 127/1:29-48.
- Bowditch E., Santopuoli G., Binder F., del Río M., La Porta N., Kluvankova T., Lesinski J., Motta J., Pach M., Panzacchi P., Pretzsch H., Temperli C., Tonon T., Smith M., Velikova V., Weatherall A., Tognetti R. 2020.** What is Climate-Smart Forestry? A definition from a multinational collaborative process focused on mountain regions of Europe. Ecosystem Services. Volume 43, 101113, ISSN 2212-0416.
- Bradley B. A., Blumenthal D, M., Wilcove D.S., Ziska L.H. 2010.** Predicting plant invasions in an era of global change, Trends Ecol, Evol, 25 (5), 310–31.
- Brassier C.M. 1996.** Phytophthora cinnamomi and oak decline in southern Europe, Environmental constraints including climate change, Annals of Forest Science 53: 347–358.
- Brito-Morales I., García Molinos J., Schoeman D.S., Burrows M.T., Poloczanska E.S., Brown C.J., Ferrier S., Harwood T.D., Klein C.J., McDonald-Madden E. et al. 2018.** Climate velocity can inform conservation in a warming world. Trends in Ecology & Evolution 33: 441–457.
- Brzeziecki B., Kienast F. 1994.** Classifying the life-history strategies of trees on the basis of the Grimian model For Ecol Manage, 69 (1-3), 167–187.
- Buechling A., Martin P.H., Canham C.D. 2017.** Climate and competition effects on tree growth in Rocky Mountain forests. J Ecol 105:1636–1647.
- Bumbura M., Jaudzeme V., Muižarāja E., Pētersone A. 1967.** Augu morfoloģija un anatomija. Rīga: Izdevniecība “Zvaigzne”, 505.lpp.
- Buras A., Menzel A. 2019.** Projecting tree species composition changes of European forests for 2061–2090 under RCP 4,5 and RCP 8,5 scenarios, Front, Plant Sci, 9.
- Burkardt K. 2017.** Portraits of alien tree species – *Quercus rubra*, <https://www.waldwissen.net/en/>; [skatīts 2022. gada 23. aprīlī].
- Carlquist S. 2001.** Comparative wood anatomy, systematic ecological, and evolutionary aspects of Dicotyledon wood, Springer series in wood science (2nd Edn.), Springer, Berlin.
- Carrer M., Castagneri D., Prendin A.L., Petit G., von Arx G. 2017.** Retrospective analysis of wood anatomical traits reveals a recent extension in tree cambial activity in two high-elevation conifers, Front Plant Sci 8:737.

- Chaney W.R., Kozlowski T.T. 1977.** Patterns of water movement in intact and excised stems of *Fraxinus americana* and *Acer saccharum* seedlings. *Ann, Bot*, 41(6): 1093–1100.
- Condés S., Del Rio M., Sterba H. 2013.** Mixing effect on volume growth of *Fagus sylvatica* and *Pinus sylvestris* is modulated by stand density. *For, Ecol, Manage.*, 292, pp, 86-95.
- Coomes D.A., Allen R.B. 2007.** Effects of size, competition and altitude on tree growth. *J Ecol* 95:1084–1097.
- Cooper L.A., Ballantyne A.P., Holden Z.A., Landguth E.L. 2017.** Disturbance impacts on land surface temperature and gross primary productivity in the western United States, *J Geophys Res Biogeosci*;122:930–46.
- Cox P. M., Huntingford C., Williamson M. S. 2018.** Emergent constraint on equilibrium climate sensitivity from global temperature variability. *Nature* 553. 319.
- Csilléry K., Kunstler G., Courbaud B., Allard D., Lassègues P., Haslinger K., Gardiner B. 2017.** Coupled effects of wind-storms and drought on tree mortality across 115 forest stands from the Western Alps and the Jura mountains, *Glob, Chang, Biol*, 23, 5092–5107.
- D’Orangeville L. Houle D. Duchesne L. et al. 2018.** Beneficial effects of climate warming on boreal tree growth may be transitory, *Nat Commun* 9, 3213.
- Das A., Battles J., van Mantgem P.J., Stephenson N.L. 2008.** Spatial elements of mortality risk in old-growth forests. *Ecology* 89:1744–1756.
- Davis S.D., Sperry J.S., Hacke U.G. 1999.** The relationship between xylem conduit diameter and cavitation caused by freeze-thaw events. *Am J Bot* 86:1367–1372.
- Davis S.D., Sperry J.S., Hacke U.G. 1999.** The relationship between xylem conduit diameter and cavitation caused by freezing. *Am. J. Bot.* 86: 1367–1372.
- De Micco V., Aronne G., Baas P. 2008.** Wood anatomy and hydraulic architecture of stems and twigs of some Mediterranean trees and shrubs along a mesic-xeric gradient. *Trees* 22:643–655.
- del Río M., Pretzsch H., Ruíz-Peinado R., Ampoorter E., Annighöfer P., Barbeito I., et al. 2017.** Species interactions increase the temporal stability of community productivity in *Pinus sylvestris*—*Fagus sylvatica* mixtures across Europe. *J, Ecol*, 105, 1032–1043.

Des Roches S., Post D.M., Turley N.E., Bailey J.K., Hendry A.P., Kinnison M.T., Schweitzer J.A., Palkovacs E.P. 2018. The ecological importance of intraspecific variation, *Nature Ecology & Evolution* 2: 57–64.

Di Filippo A., Biondi F., Čufar K., de Luis M., Grabner M., Maugeri M., et al. 2007. Bioclimatology of beech (*Fagus sylvatica* L.) in the eastern Alps: spatial and altitudinal climatic signals identified through a tree-ring network, *J. Biogeogr.*, 34, 1873–1892.

Dyderski M.K., Chmura D., Dylewski L., Horodecki P., Jagodziński A.M, Pietras M., Robakowski P., Woziwoda B. 2020. Nomenclature of vascular plants follows Stace and, for non-British species, *Flora Europaea*. *Journal of Ecology*. 2020;108:1199–1225.

Ellenberg H. 1996. *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen*. 5th edn, Ulmer, Stuttgart, Germany, p 1095.

Emborg J. 1998. Understorey light conditions and regeneration with respect to the structural dynamics of a near-natural temperate deciduous forest in Denmark. *For. Ecol. Manage.*, 106 (1998), pp. 83-95.

Feng X., Dawson T.E., Ackerly D.D., Santiago L.S., Thompson S.E. 2017. Reconciling seasonal hydraulic risk and plant water use through probabilistic soil–plant dynamics. *Global Change Biology* 23: 3758–3769.

Fonti P., Eilmann B., García-González I. et al. 2009. Expeditious building of ring-porous earlywood vessel chronologies without losing signal information. *Trees* 23, 665–671.

Fonti P., García-González I. 2004. Suitability of chestnut earlywood vessel chronologies for ecological studies. *New Phytologist* 163: 77–86.

Fonti P., von Arx G., García-González I., Eilmann B., Sass-Klaassen U., Gärtner H., et al. 2010. Studying global change through investigation of the plastic responses of xylem anatomy in tree rings. *New Phytol.*, 185, 42–53.

Forrester D. I., Bauhus J. 2016. A Review of Processes Behind Diversity – Productivity Relationships in Forests, – *Curr Forestry Rep.*, 2:45–61.

Forrester D.I., Ammer C., Annighöfer P.J., Barbeito I., Bielak K., Bravo-Oviedo A., Coll L., del Río M., Drössler L., Heym M., Hurt V., Löf M., den Ouden J., Pach M., Pereira M.G., Plaga B.N.E., Ponette Q., Skrzyszewski J., Sterba H., Svoboda M., Zlatanov T., Pretzsch H. 2017. Effects of crown architecture and stand structure on light absorption in

mixed and monospecific *Fagus sylvatica* and *Pinus sylvestris* forests along a productivity and climate gradient through Europe. *J. Ecol.*

Fox J., Weisberg S. 2019. An {R} Companion to Applied Regression. Third Edition, Thousand Oaks CA: Sage, URL: <https://socialsciences.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion/>.

Gailis A., Zeltiņš P., Matisons R., Purviņš A., Augustovs J., Vīndedzis V., Jansons Ā. 2021. Local adaptation of phenotypic stem traits distinguishes two provenance regions of silver birch in Latvia. *Silva Fennica* vol, 55 no, 2 article id 10524.

Gailis A., Zeltiņš P., Purviņš A., Augustovs J., Vīndedzis V., Zariņa I., Jansons Ā. 2020. Genetic parameters of growth and quality traits in open-pollinated silver birch progeny tests. *Silva Fenn.* 54, article id 10220.

Garamszegi B., Kazmer M., Kolozs L., Kern Z. 2020. Changing climatic sensitivity and effects of drought frequency on the radial growth of *Fagus sylvatica* at the xeric frontiers of Central Europe. *Q. J. Hun. Meteorol, Sc*, 124, 227–251.

García-González I., Eckstein D. 2003. Climatic signal of earlywood vessels of oak on a maritime site. *Tree Physiology* 23: 497–504.

García-González I., Fonti P. 2006. Selecting earlywood vessels to maximize their environmental signal. *Tree Physiology*. Volume 26. Issue 10. Pages 1289–1296.

García-Plazaola J., Becerril J. 2000. Photoprotection mechanisms in European beech (*Fagus sylvatica* L.) seedlings from diverse climatic origins. *Trees* 14, 339–343.

Giagli K., Gricar J., Vavrcík H., Mensík L., Gryc V. 2016. The effects of drought on wood formation in *Fagus sylvatica* during two contrasting years. *IAWA J*, 37, 332–348.

Gianoli E. Valladares F. 2012. Studying phenotypic plasticity: the advantages of a broad approach. *Biological Journal of the Linnean Society* 105: 1–7.

Grime J.P. 1977. Evidence for the existence of the three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory – *American Naturalist* 111: 1169 – 1194.

Hacke U., Sauter J.J. 1996. Xylem dysfunction during winter and recovery of hydraulic conductivity in diffuse-porous and ringporous trees. *Oecologia* 105:435–439.

Hacke U.G., Sperry J.S., Wheeler J.K., Castro L. 2006. Scaling of angiosperme xylem structure with safety and efficiency. *Tree Physiology* 26: 689–701.

- Haysom K.A., Murphy S.T. 2003.** The status of invasiveness of forest tree species outside their natural habitat: a global review and discussion paper. Forest Health and Biosecurity Working Paper FBS/3E, Forestry Department, FAO, Rome.
- Hajek P., Kurjak D., von Wühlisch G., Delzon S., Schuldt B. 2016.** Intraspecific variation in wood anatomical, hydraulic, and foliar traits in ten european beech provenances differing in growth yield. *Front, Plant Sci*, 7:791.
- Hanewinkel M., Cullmann D.A., Schelhaas M.J., Nabuurs G.J., Zimmermann N.E. 2013.** Climate change may cause severe loss in the economic value of European forest land, *NatureClim Change* 3 (3), 203–207.
- Hansen L. Hoffman J., Drews C., Mielbrecht E. 2010.** Designing climate-smart conservation: guidance and case studies: Special section, *Conserv. Biol.*, 24 (2010), pp. 63-69.
- Harris I., Jones P.D., Osborn T.J., Lister D.H. 2014.** Updated high-resolution grids of monthly climatic observations - the CRU TS3, 10 Dataset, *Int, J, Climatol*, 34 (3), 623–642.
- Harvey J.E., Smiljanić M., Scharnweber T., et al. 2020.** Tree growth influenced by warming winter climate and summer moisture availability in northern temperate forests, *Glob Change Biol*, 2020; 26: 2505– 2518.
- Heer K., Behringer D., Piermattei A., Bässler C., Brandl R., Fady B., Jehl H., Liepelt S., Lorch S., Piotti A., Vendramin G.G., Weller M., Ziegenhagen B., Büntgen U., Opgenoorth L. 2018.** Linking dendroecology and association genetics in natural populations: Stress responses archived in tree rings associate with SNP genotypes in silver fir (*Abies alba* Mill.). Volume 27, Issue 6, 1428-1438.
- Hickler T., Vohland K., Feehan J., Miller P.A., Smith B., Costa L., Giesecke T., Fronzek S., Carter T.R., Cramer W., Kuhn I., Sykes M.T. 2012.** Projecting the future distribution of European potential natural vegetation zones with a generalized, tree species-based dynamic vegetation model. *Global Ecology and Biogeography* 21: 60–63.
- Hothorn T., Bretz F., Westfall P. 2008.** Simultaneous Inference in General Parametric Models. *Biometrical Journal* 50(3), 346-363.
- Hulten E., Fries M. 1986.** Atlas of North European vascular plants: north of the tropic of Cancer. I, Introduction, Taxonomic Index to the Maps 1-996, Koelz Scientific Books, Königstein, 498 p.

- IAWA Committee. 1989.** IAWA List of microscopic features for hardwood identification, in: E.A. Wheeler., P. Bass, P.E. Gasson (Eds.), IAWA Bull. n.s. 10:219-332.
- IPCC 2013.** Fifth assessment report, Climate Change The Physical Science Basis, Cambridge University Press, Cambridge.
- Ishii H., Asano S. 2010.** The role of crown architecture, leaf phenology and photosynthetic activity in promoting complementary use of light among coexisting species in temperate forests. *Ecological Research*. 25, 715–722.
- Jacobsen A.L., Ewers F.W., Pratt R.B., Paddock W.A., Davis S.D. 2005.** Do xylem fibers affect vessel cavitation resistance? *Plant Physiol* 139:546–556.
- Jansons Ā., Matisons R., Puriņa L., Neimane U., Jansons J. 2015.** Relationships between climatic variables and tree-ring width of European beech and European larch growing outside of their natural distribution area. *Silva Fennica* 49(1) article 1255, 8 p.
- Jones E.W. 1959.** *Quercus* L, *Journal of Ecology* 47: 169–222.
- Jones H. G. 2004.** Water Use in Plant Biology, M. A. Bacon, Ed. CRC Press, pp. 27–41
- Jose S, Williams R., Zamora D. 2006.** Belowground ecological interactions in mixed-species forest plantations. *Forest Ecology and Management*, Volume 233, Issues 2–3, Pages 231-239, ISSN 0378-1127.
- Kalliokoski T., Pennanen T., Nygren P., Sievänen R., Helmisaari H.S., 2010.** Belowground interspecific competition in mixed boreal forests: fine root and ecto-mycorrhiza characteristics along stand developmental stage and soil fertility gradients. *Plant Soil* 330 (1-2), 73–89.
- Karlsson K. 2000.** Stem form and taper changes after thinning and Nitrogen fertilization in *Picea abies* and *Pinus sylvestris* stands. *Scand J For Res* 15:621–632.
- Kodra E., Steinhaeuser K., Ganguly A.R. 2011.** Persisting cold extremes under 21st-century warming scenarios, *Geophysical Research Letters*, 38(8).
- Kolström M., Lindner M., Vilén T., Maroschek M., Seidl R., Lexer M.J., Netherer S., Kremer A., Delzon S., Barbati A., Marchetti M., Corona P. 2011.** Reviewing the science and implementation of climate change adaptation measures in European forestry. *Forests* 2:961–982.
- Kramer K., Degen B., Buschbom J., Hickler T., Thuiller W., Sykes M., de Winter W. 2010.** Modelling exploration of the future of European beech (*Fagus sylvatica* L.) under

climate change – range, abundance, genetic diversity and adaptive response, *Forest Ecology and Management* 259: 2213–2222.

Kreyling J. 2010. Winter climate change: A critical factor for temperate vegetation performance, *Ecology*, 91, 1939– 1948.

Kurz W.A., Dymond C.C., Stinson G., Rampley G.J., Neilson E.T., Carroll A.L., et al, 2008. Mountain pine beetle and forest carbon feedback to climate change, *Nature*;452:987–90.

Lambers H., Chapin F.S., Pons T.L. 2008. *Plant Physiological Ecology* (second ed.), Springer, New York.

Lambers H., Oliveira R.S. 2019. *Plant Physiological Ecology*. Springer Nature. Switzerland. ISBN 978-3-030-29638-4. 736 pp.

Landi S., Esposito S. 2017. Nitrate uptake affects cell wall synthesis and modeling. *Front. Plant Sci.* 8:1376.

Larson P.R. 1963. Stem form development of forest trees. *For Sci Monogr* 4:a0001–a00042.

Le S., Josse J., Husson F. 2008. FactoMineR: An R Package for Multivariate Analysis. *Journal of Statistical Software*, 25(1), 1-18, 10.18637/jss,v025,i01.

Lee Y., Karunakaran C., Lahlali R., Liu X., Tanino K.K., Olsen J.E. 2017. Photoperiodic regulation of growth-dormancy cycling through induction of multiple bud-shoot barriers preventing water transport into the winter buds of Norway spruce. *Front. Plant Sci.* 8:2109.

Lenth R.V. 2022. emmeans: Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means. R package version 1.7.3. <https://CRAN.R-project.org/package=emmeans>.

Lenz A., Hoch G., Körner C. 2013. Early season temperature controls cambial activity and total tree ring width at the alpine treeline. *Plant Ecol. Divers.* 6. 365–375.

Lindner M., Fitzgerald J.B., Zimmermann N.E., Reyer C., Delzon S., van der Maaten E., Hanewinkel M. 2014. Climate change and European forests: What do we know, what are the uncertainties, and what are the implications for forest management? *Journal of Environmental Management*, 146, 69– 83.

Major K. C., Nosko P., Kuehne C., Campbell D., Bauhus J. 2013. Regeneration dynamics of non-native northern red oak (*Quercus rubra* L.) populations as influenced by environmental

factors: A case study in managed hardwood forests of southwestern Germany. *Forest Ecology and Management*, 291, 144–153.

Martinez del Castillo E., Prislán P., Gričar J., Gryc V., Merela M., Giagli K., et al. 2018. Challenges for growth of beech and co-occurring conifers in a changing climate context. *Dendrochronologia* 52, 1–10.

Matisons R., Jansons J., Katrevičs J., Jansons Ā. 2015. Relation of tree-ring width and earlywood vessel size of alien *Quercus rubra* L, with climatic factors in Latvia. *Silva Fennica* vol, 49 no, 4 article id 1391, 14 p.

Meents M.J., Watanabe Y., Samuels A.L. 2018. The cell biology of secondary cell wall biosynthesis. *Ann. Bot.* 121, 1107–1125.

Meier E.S., Lischke H., Schmatz D.R., Zimmermann N.E. 2012. Climate, competition and connectivity affect future migration and ranges of European trees, *Global Ecology and Biogeography*, 21: 164-178.

Moles A.T., Westoby M., 2006. Seed size and plant strategy across the whole life cycle. *Oikos* 113, 91–105.

Monk C.D. 1965. Southern mixed hardwood forest of northcentral Florida, *Ecological Monographs*, 35: 335-354.

Moore B.A. 2005. Alien invasive species: impacts on forests and forestry—a review. <https://www.fao.org/3/j6854e/J6854E00.htm>; [skatīts: 2022. gada 3.martā].

Morris H. Plavcova L. Cvecko P. et al. 2016. A global analysis of parenchyma tissue fractions in secondary xylem of seed plants. *New Phytol* 209:1553–1565.

Nabuurs G.-J., Verkerk H., Schelhaas M., Ramon J., Trasobares A., Cienciala E. 2018. Climate-Smart Forestry : quantification of mitigation impacts in three case regions in Europe Outline – Concept of Climate-Smart Forestry – Three cases regions in Europe, Brussels.

Ni M., Liu Y., Chu C., Xu H., Fang S. 2018. Fast seedling root growth leads to competitive superiority of invasive plants, *Biol, Invasions* 20 (7), 1821–1830.

Nicotra A.B., Atkin O.K., Bonser S.P., Davidson A.M., Finnegan E.J., Mathesius U., Poot P., Purugganan M.D., Richards C.L., Valladares F. et al. 2010. Plant phenotypic plasticity in a changing climate. *Trends in Plant Science* 15: 684–692.

- Olson M.E., Rosell J.A. 2013.** Vessel diameter–stem diameter scaling across woody angiosperms and the ecological causes of xylem vessel diameter variation. *New Phytol* 197:1204–1213.
- Palmé A.E., Su Q., Rautenberg A., Manni F., Lascoux M. 2003.** Postglacial recolonization and cpDNA variation of silver birch *Betula pendula*. *Mol Ecol* 12: 201–212.
- Pechony O., Shindell D.T. 2010.** Driving forces of global wildfires over the past millennium and the forthcoming century, *Proc, Natl. Acad. Sci. USA.*, 107, pp, 19167-19170
- Peltola H., Ikonen V.P., Gregow H., Strandman H., Kilpeläinen A., Venäläinen A., Kellomäki S. 2010.** Impacts of climate change on timber production and regional risks of win-induced damage to forests in Finland, *For, Ecol, Manag*, 260, 833–845.
- Pichard W.P., Melcher P.J. 2005.** Perspectives on the biophysics of xylem transport, In: Holbrook NM, Zwieniecki MA (eds) *Vascular Transport in Plants*. Elsevier Academic Press. Amsterdam, pp 3–18.
- Pretzsch H., Bielak K., Block J., Bruchwald A., Dieler J., Ehrhart H.P., Kohnle U., Nagel J., Spellmann H., Zasada M. 2013.** Productivity of mixed versus pure stands of oak (*Quercus petraea* (MATT) LIEBL, and *Quercus robur* L.) and European beech (*Fagus sylvatica* L) along an ecological gradient *Eur, J, Forest Res*, 132 pp, 263-280.
- Pretzsch H., et al. 2015.** Growth and yield of mixed versus pure stands of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) analysed along a productivity gradient through Europe, *Eur, J, Forest Res*, 134 (5), 927–947.
- R Core Team 2020.** R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria, URL <https://www.R-project.org/>.
- Regent instruments. 2018.** WinCell 2019a for wood cell analysis, Manual.
- Richardson D.M., Rejmánek M. 2011.** Trees and shrubs as invasive alien species – a global review. *Divers Distrib*, 17(5):788–809.
- Saliņš S. 1971.** Establishment of foreign tree species, *Forest cultures*, Zvaigzne, Rīga, Latvia, p, 382–409.
- Sander I.L. 1990.** *Quercus rubra* L, Northern Red Oak Fagaceae Beech family, <http://dendro.cnre.vt.edu/dendrology/USDAFSSilvics/38.pdf> [skatīts: 2022.gada 4.janvārī].

- Sass U., Eckstein D. 1995.** The variability of vessel size in beech (*Fagus sylvatica* L.) and its ecophysiological interpretation, *Trees* 9:247–252.
- Savolainen O., Pyhäjärvi T., Knürr T. 2007.** Gene flow and local adaptation in trees, *Annu Rev Ecol Evol Syst* 38: 595–619.
- Schoch W., Heller I., Schweingruber F.H., Kienast F. 2004.** Wood anatomy of central European Species. Online version: www.woodanatomy.ch
- Schweingruber F.H. 2007.** Wood Structure and Environment. Leipzig, LE – TEX Jelonek, Schmidt und Vockler GbR, 284 lpp.
- Smith D.W.; Suffling. R.; Stevens D., Dai T.S. 1975.** Plant community age as a measure of sensitivity of ecosystems to disturbance. *Journal of Environmental Management*, 3: 271-285.
- Solé-Medina A., Heer K., Opgenoorth L., Kaldewey P., Danusevicius D., Notivol E., Robledo-Arnuncio J.J., Ramírez-Valiente J. 2020.** Genetic variation in early fitness traits across European populations of silver birch (*Betula pendula*), *Plants*, Volume 12, Issue 3.
- Speer J.H. 2010.** Fundamentals of tree-ring research. Tucson, The University of Arizona Press, 334. lpp.
- Stadt K., Huston C., Coates K.D., Zhili F., Dale M.R.T., Lieffers V.J. 2007.** Evaluation of competition and light estimation indices for predicting diameter growth in mature boreal mixed forests. *Ann For Sci* 64:477–490.
- Stojanović D., Levanič T., Matović B., Stjepanović S., Orlović S. 2018.** Growth response of different tree species (oaks, beech and pine) from SE Europe to precipitation over time, *Dendrobiology* 79, 97–110.
- Stojnic S., Sass-Klaassen U., Orlovic S., Matovic B., Eilmann B. 2013.** Plastic growth response of european beech provenances to dry site conditions, *IAWA J.* 34., 475–484.
- Straigytė L., Žalkauskas R. 2012.** Effect of climate variability on *Quercus rubra* phenotype and spread in Lithuanian forests. *Dendrobiology*, 67, 79–85.
- Suzuki M., Hirano R., Yoda K. 2000.** Phenological analysis of wood formation in temperate deciduous ring and diffuse porous wood. Chonnam National University Press, Kwangju, pp, 132–137.

- Suzuki M., Yoda K., Suzuki H. 1996.** Phenological comparison of the onset of vessel formation between ring-porous and diffuse-porous trees in a Japanese temperate forest. *IAWA J* 17: 431-444.
- Takahashi S., Okada N., Nobuchi T. 2013.** Relationship between the timing of vessel formation and leaf phenology in ten ring-porous and diffuse-porous deciduous tree species. *Ecol, Res*, 28(4): 615–624.
- Thom D., Seidl R. 2016.** Natural disturbance impacts on ecosystem services and biodiversity in temperate and boreal forests, *Biological Reviews*, 91, 760– 781.
- Thomas F.M., Blank R., Hartmann G. 2002.** Abiotic and biotic factors and their interactions as causes of oak decline in Central Europe, *Forest Pathology* 32: 277–307.
- Thomas S., Fischer D., Fleischmann S., Bittner T., Beierkuhnlein C. 2011.** Risk assessment of dengue virus amplification in Europe based on spatio-temporal high resolution climate change projections. *Erdkunde*. 65:137-150.
- Tognetti R. Johnson J.D., Michelozzi M. 1995.** The response of European beech (*Fagus sylvatica* L.) seedlings from two Italian populations to drought and recovery, *Trees* 9:348–354.
- Tomé M., Burkhart H.E. 1989.** Distance-dependent competition measures for predicting growth of individual trees. *For, Sci*, 35 816–831.
- Topoliantz S., Ponge J.F. 2000.** Influence of site conditions on the survival of *Fagus sylvatica* seedlings in an old-growth beech forest. *J. Veg. Sci.*, 11 (2000), pp. 369-37.
- Umebayashi T., Utsumi Y., Koga S., Inoue S., Fujikawa S., Arakawa K., Matsumura J., Oda K. 2008.** Conducting pathways in north temperate deciduous broadleaved trees. *IAWA J*, 29(3): 247–263.
- Vakkari P. 2009.** EUFORGEN Technical Guidelines for genetic conservation and use of silver birch (*Betula pendula*), Bioversity International, Rome, Italy, 6 pages.
- Valladares F. Matesanz S. Guilhaumon F. Araújo M.B. Balaguer L. Benito-Garzón M. Cornwell W. Gianoli E. van Kleunen M. Naya D.E. et al. 2014.** The effects of phenotypic plasticity and local adaptation on forecasts of species range shifts under climate change, *Ecology Letters* 17: 1351–1364.
- Valsts Meža dienests (VMD). 2019.** Ozolu akūtā kalšana. <https://www.vaad.gov.lv/lv/ozolu-akuta-kalsana>; [Skatīts 2021.gada 21. decembrī].

- Viherä-Aarnio A., Häkkinen R., Partanen J., Luomajoki A., Koski V. 2005.** Effects of seed origin and sowing time on timing of height growth cessation of *Betula pendula* seedlings. *Tree Physiology* 25:101–108.
- Vitasse Y., François C., Delpierre N., Dufrière E., Kremer A., Chuine I., et al. 2011.** Assessing the effects of climate change on the phenology of European temperate trees. *Agric, For, Meteorol.* 151. 969–980. doi: 10.1016/j.agrformet,2011.03.003.
- von Arx G., Crivellaro A., Prendin A. L., Čufar K., Carrer M. 2016.** Quantitative Wood Anatomy—Practical Guidelines, , *Frontiers in Plant Science*, 7:781.
- von Wühlisch G. 2008.** EUFORGEN Technical Guidelines for genetic conservation and use for European beech (*Fagus sylvatica*). Bioversity International. Rome. Italy. 6 pages.
- Webber J., Evans H. 2002.** Annual Report and Accounts, (Forest Research, Edinburgh, 2003), pp, 16–27.
- Weigel R., Muffler L., Klisz M., Kreyling J., van der Maaten-Theunissen M., Wilmking M., et al. 2018.** Winter matters: sensitivity to winter climate and cold events increases towards the cold distribution margin of European beech (*Fagus sylvatica* L.). *J. Biogeogr.* 45, 2779–2790.
- Wickham H. 2016.** ggplot2. *Elegant Graphics for Data Analysis*, Springer-Verlag New York,
- Wickham H., et al. 2019.** Welcome to the tidyverse. *Journal of Open Source Software*, 4(43), 1686, <https://doi.org/10.21105/joss.01686>.
- Wickham H., Bryan J. 2022.** readxl: Read Excel Files. R package version 1.4.0. <https://CRAN.R-project.org/package=readxl>.
- Wilke C.O. 2020.** cowplot: Streamlined Plot Theme and Plot Annotations for 'ggplot2'. R package version 1.1.1. <https://CRAN.R-project.org/package=cowplot>.
- Williams M.I., Dumroese R.K. 2013.** Preparing for climate change: forestry and assisted migration. *J. Forest*, 111 (4), 287–297.
- Wu X., Li X., Liu H., Ciais P., Li Y., Xu C., Zhang C. 2019.** Uneven winter snow influence on tree growth across temperate China, *Global Change Biology*, 25(1), 144– 154.
- Xia J., Chen J., Piao S., Ciais P., Luo Y., Wan S. 2014.** Terrestrial carbon cycle affected by non-uniform climate warming, *Nature Geoscience*, 7, 173.

Zasada J.C., Zahner R. 1969. Vessel element development in the earlywood of red oak (*Quercus rubra*), Can, J, Bot, 47(12): 1965–1971.

Zhang Y., Chen H.Y.H., Reich P.B. 2012. Forest productivity increases with evenness, species richness and trait variation: a global meta-analysis. J Ecol. 100:742–9.

Zhang K., de Almeida Castanho A.D., Galbraith D.R., Moghim S., Levine N.M., Bras R.L., Knox R.G. 2015. The fate of Amazonian ecosystems over the coming century arising from changes in climate, atmospheric CO₂ and land use, – Global change biology: 2569-2587,

Ziaco E., Biondi F., Rossi S. Deslauriers A. 2014. Climatic influence on wood anatomy and tree-ring features of Great Basin conifers at a new mountain observatory. – Applications in plant sciences: 1-13.

Zimmermann M.H. 1983. Xylem structure and the ascent of sap, Springer, Berlin, Heidelberg, New York.

Maģistra darbs „Agrīnās konkurences un paaugstinātas vides temperatūras ietekme uz Latvijā saimnieciski nozīmīgu koku sugu koksnes anatomiju.” 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: Stefānija Dubra

22.05.2022.

Rekomendēju darbu aizstāvēšanai

Vadītāji: Dr.biol., prof. Didzis Elferts

22.05.2022.

Dr.biol., vadošais pētnieks Roberts Matisons

22.05.2022.

Recenzents: Dr.biol., doc. Didzis Tjarve

Darbs iesniegts LU Bioloģijas fakultātē 25.05.2022.

Lietvede:

Darbs aizstāvēts Bioloģijas maģistra gala pārbaudījuma komisijas sēdē

prot. Nr. , vērtējums

Komisijas sekretārs/e: