



Par projekta

**“Meža apsaimniekošanas risku  
izmaiņu prognozes un to mazināšana”**

darba uzdevumu izpildi

Projekta vadītājs:



/Ā. Jansons/

Salaspils, 2015

## Kopsavilkums

Koka saglabāšanos, vitalitāti un augšanu galvenokārt determinē tā genotipa atbildes reakcija uz fotoperiodu un meteoroloģiskajiem apstākļiem konkrētajā vietā. Lai precīzi novērtētu prognozēto klimata izmaiņu ietekmi uz kokiem to jutīgākajā attīstības fāzē – pirmajos augšanas gados – nozīmīgi veikt to virszemes daļas (un sakņu) pieauguma, kā arī fotosintēzi raksturojošo parametru dinamikas monitoringu sezonas ietvaros, kokam augot kontrolētā temperatūras un nokrišņu režīmā. Būtiski šādi audzētam materiālam veikt arī salcietības veidošanās un noturības novērtējumu, jo jau iegūtie rezultāti liecina, ka paaugstinātā temperatūrā auguši skuju sējeņi salcietība nozīmīgi atpaliek no mūsdienu (neizmainītā temperatūras režīmā) augušajiem un, strauji pazeminoties temperatūrai, veidojas nozīmīgi skuju bojājumi. Būtiski detalizēti vērtēt saimnieciski izmantojamo sugu klāsta paplašināšanas iespējas, ierīkojot parauglaukumus gan atjaunošanās (un to ietekmējošo faktoru), gan stādījumu biezuma un/vai kopšanas režīma novērtēšanai, datu ieguvei augšanas gaitas modeļiem dižskābardim, lapeglei, sarkanajam ozolam.

Klimata izmaiņu radīto meža elementu taksācijas rādītāju papildus pieauguma prognozi, kas iegūta, izmantojot ar dendrohronoloģijas metodēm konstatētas meteoroloģisko apstākļu–koku pieauguma sakarības, kā arī procesos balstītu augšanas gaitas modeļu rezultātus, lietderīgi un iespējami integrēt esošajā augšanas gaitas modeļu sistēmā (Silava, J. Donis), izmantojot koeficientus, kas raksturo prognozētās ietekmes lielumu un ilgumu.

Sagatavots zinātniskās literatūras apkopojums par koku sugu mistrojuma (dažādā mērogā) ietekmes uz dažādu faktoru (dendrofāgie kukaiņi, pārnadži, slimības) izraisītu koku bojājumiem analīzes metodēm (izmantojot gan empīriskos datus, gan modeļus) ainavas un mežaudzes līmenī. Sagatavoti priekšlikumi turpmākam pētījumu dizainam, kā arī informācija par datu kopām, kuru analīze nodrošinātu pirmo priekšstatu par mistrojuma izmantošanas (un tā telpiskā mēroga) potenciālo ietekmi un lomu kokaudžu bojājumu mazināšanā klimata izmaiņu kontekstā.

Analizējot ozolu mūķenes attīstības ciklu klimata izmaiņu kontekstā kontrolētos apstākļos, secināts, ka šīs dendrofāgu sugas vairošanos nākotnē nozīmīgi var ietekmēt barības bāzes pieejamības izmaiņas, kas saistītas ar koku plaukšanas fenoloģiju, kā arī dabiskie ienaidnieki; kopumā masu uzliesmojumu risks varētu samazināties. Izstrādāta metodika turpmākajiem pētījumiem par prognozēto klimata izmaiņu ietekmi uz mizgraužu attīstības sekmēm, to raksturojošajiem parametriem un ietekmējošajiem faktoriem.

Vētras faktiskā ietekme uz mežaudzēm (bojājumi) salīdzināta ar modeļu prognozēto. Konstatēts, ka informācijas par vēja ātrumiem konkrētajos punktos nepilnības faktiski neļauj prognozēt negaisa vētru ietekmi, taču modeļus iespējams izmantot, prognozējot ciklonu vētru

ietekmi uz egļu audzēm, kas augstākas par 17 m un lapu koku audzēm, kas augstākas par 13 m.

## Summary

Survival, vitality and growth of the tree are determined by reaction of its genotype to the photoperiod and meteorological conditions at a particular location. In order to evaluate impact of the predicted climatic changes on trees during most sensitive phase of their development – first years of growth – intra-seasonal growth intensity dynamics as well as parameters characterising photosynthesis needs to be monitored for the material growing in controlled temperature and precipitation regime (as predicted by the climate scenarios downscaled for a particular region). Additionally, freezing tests for the material grown in altered temperature regime needs to be carried out, since the preliminary data from such tests during this season had indicated notably reduced tolerance of (increased amount of needle damages due to) rapidly decreasing temperature after the warmer growing season. It is in line also with earlier finding elsewhere in northern boreal forests (regions colder than Latvia).

Climatic changes are predicted to affect trees not only directly, but also indirectly – e.g. changing the environment to and interactions with dendrophagous insects. Therefore assessment of potential changes of vigour and life cycle of one such insect species, causing notable impact on forest stands in Latvia only recently, had been analysed in controlled temperature regime. Notable discrepancies between the bud-burst and leaf-flushing phenology and development cycle of *Lymantria dispar* had been found in altered temperature regime, leading to conclusion that risk of its mass outbreaks in the future will not rise. Methodology for further studies of vigour and development cycle of *Ips* spp. in controlled conditions was prepared.

Potential to minimize risks related to climatic changes was evaluated based on survey of scientific literature about applicability of tree species mixture at stand or landscape scale to increase resilience of forests and/or reduce damages caused by different factors (dendrophagous insect, fungi, ungulates). Methodology for further empirical studies had been developed.

Climate changes not only increase forest management risks, but also provide potential for additional benefits, including wider use of currently marginal tree species. In order to assess the potential benefits, detailed information of climate-growth interaction, regeneration and thinning regime of these tree species is required and experimental design to acquire such data had been established. Also methodology include results gathered from these field experiments as well as additional sampling, dendrochronology analysis and results from

process-based growth models of common tree species in modification of growth-curves currently used in Latvia had been prepared.

## Saturs

1. Koku sugu sezonālā augšanas ritma izmaiņu nākotnes klimatā: metodika.....	5
2. Salciētības pārbaudes .....	12
3. Introducēto sugu stādījumu plānošana .....	17
4. Koku augšanas gaitas izmaiņas: metodika .....	23
5. Mistraudzes.....	34
6. Klimata ietekme uz dendrofāgajiem kukaiņiem: pētījumi kontrolētos apstākļos.....	99
7. Prognozēto un faktisko vētras postījumu salīdzinājums .....	128
8. Materiāls epigēnētiskā efekta vērtēšanai un pētījuma rezultātu publicēšana .....	135
Izmantotā literatūra .....	137
Pielikums .....	160

## **1. Koku sugu sezonālā augšanas ritma izmaiņu nākotnes klimatā: metodika**

Mūsdienu vides izveidošanās pamatā ir vēsturiski notikumi, un, sākot ar leduslaikmeta beigu posmu, Latvijas teritorijā ir izsekojamas regulāras dažādu klimatisko periodu nomaiņas, tātad arī regulāras veģetācijas izmaiņas (Ābolkalns et al., 1960; Mann et al., 2008). Latvijas teritorijas nākotnes klimata pārmaiņas raksturo sabalansēta tipa attīstības scenārijs RCP8.5 (IPCC, 2014), kas Eiropas ziemeļu daļā un Baltijas jūras reģionā 21. gs. beigās paredz gada vidējās gaisa temperatūras pieaugumu vidēji par 3,2 °C, gada nokrišņu summas palielināšanos par 9% un veģetācijas perioda pagarināšanos par 50–82 dienām. Šo prognožu izpildes gadījumā ir sagaidāmas koku sezonālā augšanas ritma izmaiņas, un mērenajā klimatiskajā joslā Eiropā sagaidāma dabas zonu pārbīde uz ziemeļiem par 300–600 km (Hickler et al., 2012; Ohlemüller et al., 2006).

Praktiski pielietojamu rekomendāciju izstrādei par meža apsaimniekošanu klimata pārmaiņu kontekstā ir nepieciešama informācija par koku sezonālās augšanas ritma saistību ar vides izmaiņām. Lai novērtētu klimata izmaiņu potenciālo ietekmi uz plašāk pārstāvēto koku sugu sezonālās augšanas ritmu, veic eksperimentālus pētījumus kontrolētos vides apstākļos (Kellomäki et al., 2000; Norby et al., 1997). Šādi pētījumi var sniegt priekšstatu par kādas konkrētas koku sugas provenienci vai genotipu saglabāšanos un potenciālo produktivitāti nākotnes klimata apstākļos. Izmantojot specializētas klimata kameras, ir iespējams iegūt datus par izmainītu, temperatūras, mitruma, fotoperioda un atmosfēras gāzu sastāva (vai to kombināciju) režīmu ietekmi uz kokiem un, tos izmantojot, vērtēt prognozēto klimatisko apstākļu izmaiņu ietekmi (Kellomäki et al., 2000; Norby et al., 1997). Vides faktoru kontrole ļauj novērtēt ne tikai primārā limitējošā, bet arī sekundāro faktoru ietekmi, jo stresa apstākļos paaugstinās augu jutība pret tādiem biotiskajiem un abiotiskajiem faktoriem kā kaitēkļi, patogēni, temperatūru ekstrēmi, sausums vai vides piesārņojums. Tādējādi, pētījumā primāri apskatīto stresa faktoru vēlāk citos pētījumos ir iespējams vērtēt arī kā katalizatoru kāda cita faktora limitējošajai iedarbībai (Krišāns et al., 2015).

Ekofizioloģiskos pētījumus kontrolētā vidē neierobežo sezonalitāte un reģionalitāte, kas nozīmē, ka ir iespējams vienādos apstākļos salīdzināt, piemēram, stādmateriālu no visa kādas sugas izplatības areāla. Šādi pētījumi ar starpreģionālas izcelsmes stādu materiālu sniedz priekšstatu par sugas tolerances potenciālo intervālu. Mežsaimnieciski nozīmīgo koku sugu adaptācijas izpētes galvenais mērķis ir noskaidrot meža atjaunošanā izmantojamā stādmateriāla potenciālo produktivitāti un noturību nākotnes klimatā (Carter, 1996; Peel et al., 2007).

Literatūras apskatā ir analizētas kontrolētas vides apstākļos veikto eksperimentālo pētījumu problemātiku nostādnes, metodikas un iegūtie rezultāti, kurus var attiecināt uz pētījumu par nākotnes klimata potenciālo ietekmi uz Latvijā plašāk pārstāvēto koku sugu sezonālo augšanas ritmu.

### **Pētījumos apskatītās problēmas**

Pamatproblēma pētījumos par prognozēto klimatisko apstākļu izmaiņu ietekmi uz koku augšanu ir nepieciešamība noskaidrot koku potenciālo adaptāciju kā atbildes reakciju uz vides pārmaiņām, lai saglabātu vai paaugstinātu mežaudžu noturību un produktivitāti nākotnes klimata apstākļos (Lindner et al., 2010). Sagaidāmā gada vidējās gaisa temperatūras paaugstināšanās nozīmē gan siltuma ekstrēmu paaugstināšanos veģetācijas sezonā, gan siltākus rudenis un pavasarus, potenciāli pagarinot augšanai piemēroto periodu. Veģetācijas sezonas garuma izmaiņu negatīvā ietekme ir saistāma ar agro rudens un vēlo pavasara salnu bojājumu riska palielināšanos miera perioda novēlotas iestāšanās un pārāgras izbeigšanās gadījumā. Tāpat var tikt traucēta pilnvērtīga miera perioda norise un palielināties sala bojājumu risks pēc biežiem atkušņiem (Li et al., 2003).

Katrai koku sugai un arī atsevišķiem genotipiem ir noteikts augšanas apstākļu optimums, kura robežās norisinās visaktīvākā augšana, tādējādi pārāk intensīva kāda faktora ietekme var to palēnināt vai pārtraukt (Liepa et al., 1991). Viens no svarīgākajiem ar gaisa temperatūras izmaiņām saistītajiem procesiem ir fotosintēze, kuras galvenie limitējošie vides faktori ir fotoperiods, temperatūra, CO<sub>2</sub> un ūdens pieejamība (Pallardy, 2008a). Atkarībā no sugas, fotosintēze var norisināties plašā gaisa temperatūras amplitūdā – no sasalšanas temperatūras līdz pat vairāk nekā +40 °C. Hallman et al. (1978) darbā par parastās priedes transpirācijas modelēšanu secināja, ka Somijas centrālās daļas priedes stādu maksimālā fotosintēzes intensitāte iestājas pie +15 °C, kas atbilst Pallardy (2008a) un Way, Oren (2010) norādītajam, ka mērenās klimatiskās joslas koku sugām maksimālā fotosintēzes aktivitāte ir robežās no +15 līdz +25 °C. Ārpus šī temperatūru diapazona fotosintēzes aktivitāte ir nozīmīgi zemāka (Pallardy, 2008a; Way, Oren, 2010).

Dažādu platumu grādu koku sugu augšanai var būt atšķirīgas saistības ar temperatūru. Tropisko sugu augšanai var būt negatīva, bet boreālo biomu sugām pozitīva korelācija ar temperatūras palielināšanos, kā rezultātā vēsāku reģionu sugām nākotnes klimatā, iespējams, ir sagaidāma augstāka produktivitāte (Doughty, Goulden, 2008). Tomēr D'Arrigo et al. (2004) pētījuma rezultāti liek domāt, ka, vasaras gaisa temperatūrai paaugstinoties virs empīriski noteiktā optimuma diapazona hemiboreālajos un boreālajos biomos, augšanas produktivitāte var būtiski samazināties.

Hemiboreālās un boreālās dabas zonas koku fotosintēzes intensitātes sezonālo dinamiku Kolari et al. (2007) saista ar gaisa temperatūras izmaiņām, ko apstiprina arī Mäkelä et al. (2004), bet gada vidējās gaisa temperatūras nākotnes pieauguma potenciālo ietekmi uz produktivitāti nevar vērtēt viennozīmīgi visām kāda bioma koku sugām. Ziemeļamerikas Lielo ezeru reģionā, kas pēc klimatiskajiem apstākļiem ir ļoti līdzīgs Baltijas reģionam (Peel et al., 2007), Carter (1996) veica 10 vietējo sugu dažādu provenienču produktivitātes pārbaudi nākotnē prognozēto klimata izmaiņu (par 4 °C paaugstinātas gada vidējās gaisa temperatūras) apstākļos. Pētījuma gaitā proveniencas tika pārvietotas uz citiem apvidiem, kur gada vidējā gaisa temperatūra ir par 4 °C augstāka nekā izcelsmes vietā. Rezultāti rādīja, ka 8 no 10 izmantotajām sugām izmainīti apstākļi neveicināja augšanu un pat samazināja stādmateriāla produktivitāti. Līdzīgus rezultātus ieguva Schmidtling (1994) pētījumā par parastās egles provenienču potenciālo adaptāciju tādām pašām (par 4 °C paaugstinātam) gada vidējās gaisa temperatūras režīmam - egles augstuma pieaugums samazinājās par 11%.

Stādmateriāla pārvietošana vien nevar sniegt pilnvērtīgu priekšstatu par koku adaptācijas spējām. Visaptverošu informāciju var iegūt, kombinējot šos novērojumus ar eksperimentiem kontrolētā vidē — klimata kamerās vai siltumnīcās (Kellomäki et al., 2000). Šādos apstākļos ir iespējams ērti modificēt eksperimenta dizainu – variēt izmantoto sugu un stādu un uzmērāmo parametru skaitu, pielāgot dažādus temperatūras režīmus un papildus ietekmējošos faktorus (Norby et al., 1997). Piemēram, Tjoelker et al. (1998) novēroja, ka gan dabiskajā, gan paaugstinātā CO<sub>2</sub> koncentrācijā temperatūras palielināšanās virs +27 °C fotosintēzes intensitāti paaugstināja vienīgi *Populus* ģints stādmateriālam, turpretī *Pinus*, *Picea* un *Betula* ģints stādiem fotosintēzes intensitāte dabiskajā CO<sub>2</sub> koncentrācijā samazinājās jau pēc +18 °C sasniegšanas. Paaugstinātas CO<sub>2</sub> koncentrācijas un temperatūras apstākļos fotosintēzes intensitāte priedēm un eglēm palielinājās temperatūras intervālā no +27 °C līdz +30 °C (Tjoelker et al., 1998).

Koku augšanu meteoroloģiskie apstākļi ietekmē ne tikai tekošajā (Way, Oren, 2010), bet arī iepriekšējā (Matisons, Brūmelis, 2012) augšanas sezonā, un arī miera periodā (Cannell, Smith, 1986; Heide, 1993; Junttila, Hänninen, 2012; Murray et al., 1989; Myking, 1999; Vegis, 1964). Veģetācijas sezonas sākšanos hemiboreālajā dabas zonā nosaka gaisa temperatūras aktīvo vērtību summa (virs +5 °C) un fotoperioda pagarināšanās (Romberger, 1963; Rousi, Heinonen, 2007), bet nepieciešamās temperatūru summas un dienas fotoperioda garuma sliekšnis vienas un tās pašas koku sugas dažādas izcelsmes stādmateriālam var būt atšķirīgs (Leinonen, 1996; Li et al., 2003; Sarvas, 1972). Koki evolūcijas procesā ir pielāgojušies konkrētās vietas klimatiskajiem apstākļiem, nodrošinot, ka to augšana sākas iespējami agrāk pavasarī: efektīvi izmantojot augšanas periodu, tomēr saglabājot samērīgu

vēlo pavasara salnu risku (Leinonen, 1996). Temperatūras un fotoperioda izmaiņas aktivizē endogēno augšanas regulatoru darbību, kas nosaka šunu dalīšanās sākšanos (Pallardy, 2008a; Romberger, 1963).

Gaisa temperatūras samazināšanās un/vai (atkarībā no sugas) fotoperioda saīsināšanās ietekmē rudenī koki pārstāj augt, un sākas miera perioda hormonāli kontrolētā (*endodormancy*) endogēnā dziļā fāze (Pallardy, 2008b; Vegis, 1964), kas var ilgt līdz pat ziemas otrajai pusei, un tās laikā augšanas atsākšanās nav iespējama. Mērenās klimatiskās joslas koku sugu sezonālās augšanas ritmā nozīmīga loma ir ziemas perioda vēso temperatūru summai (*chilling requirement*), kuras sasniegšana ziemas sākumā ļauj savlaicīgi uzsākt pavasara augšanu (Heide, 2003; Vegis, 1964). Lēnas un vēlas šīs summas uzkrāšanās gadījumā pumpuru plaukšanai ir nepieciešama lielāka aktīvo temperatūru summa, kas var aizkavēt augšanas sākšanos (Heide, 2003; Vegis, 1964).

Pumpuru plaukšanas laiks atkarībā no iepriekšējā rudens un ziemas apstākļiem ir vēl viens no apskatītajiem tematiem pētījumos par mērenās klimatiskās joslas koku sugu adaptācijas spējām nākotnes klimata apstākļos (Badeck et al., 2004; Häkkinen et al., 1998; Hanninen et al., 2007; Heide, 2003; Rousi, Heinonen, 2007; Seo et al., 2008; Urban et al., 2014). Hanninen et al. (2007), salīdzinot klimata kamerā audzētus parastās egles stādus ar dabiskā vidē augušajiem, novēroja, ka nākotnē prognozētā paaugstinātā pavasara gaisa temperatūra parastās egles pumpuru plaukšanu var paātrināt par divām nedēļām, bet ar nosacījumu, ka iepriekšējā rudenī un ziemā ir savākta pietiekama vēso temperatūras vērtību summa. Līdzīgus rezultātus ieguva arī Häkkinen et al. (1998) pētījumā ar kārpaino bērzu.

Arī ksilogēnēzei ir sava temperatūras optimuma zona. Rossi et al. (2008) Eiropas mēroga pētījumā visplašāk izplatītajām skujkoku sugām (tajā skaitā arī parastā priede un parastā egle) noteica kambija ksilogēnēzes minimālās un maksimālās temperatūras sliekšni. Gan boreālajām, gan nemorālajām un Vidusjūras reģiona skujkoku sugām ksilogēnēzes optimums būtiski neatšķīrās un bija starp  $+8,4 \pm 1,7$  °C un  $+13,8 \pm 2,8$  °C. Parastās priedes augstuma pieaugums Latvijas apstākļos izveidojas laika posmā no aprīļa beigām/maija sākumam līdz jūlija sākumam (Jansons et al., 2011), kad ilggadīgo meteoroloģisko novērojumu gaisa temperatūras vidējās vērtības sakrīt ar iepriekšminētajām Eiropas skujkoku ksilogēnēzes optimuma temperatūras vērtībām.

Paaugstināta gaisa temperatūra vasaras beigās var ierosināt papildus augstuma pieauguma (augusta dzinuma) veidošanos gan tekošajā, gan nākamajā veģetācijas periodā. Skujkokiem tekošā gada gala pumpura izveidošanos nosaka fotoperioda izmaiņas (Dormling et al., 1968; Gabrilavičius, Danusevičius, 2003), bet augšanai labvēlīga gaisa temperatūra var aktivizēt fitohormonu darbību (Jump, 1938; Little, Macdonald, 2003; McCabe, Labisky,



1959), atsākot koka augšanu. Tā kā augusta dzinumu izveidošanās norisinās īsi pirms miera perioda iestāšanās, nenobriedušās ksilēmas šūnas var tikt bojātas agrajās rudens salnās (Gabrilavičius, Danusevičius, 2003; Sogaard et al., 2011), kas tomēr Latvijā veiktā pētījumā nav apstiprinājies (Neimane et al., 2015).

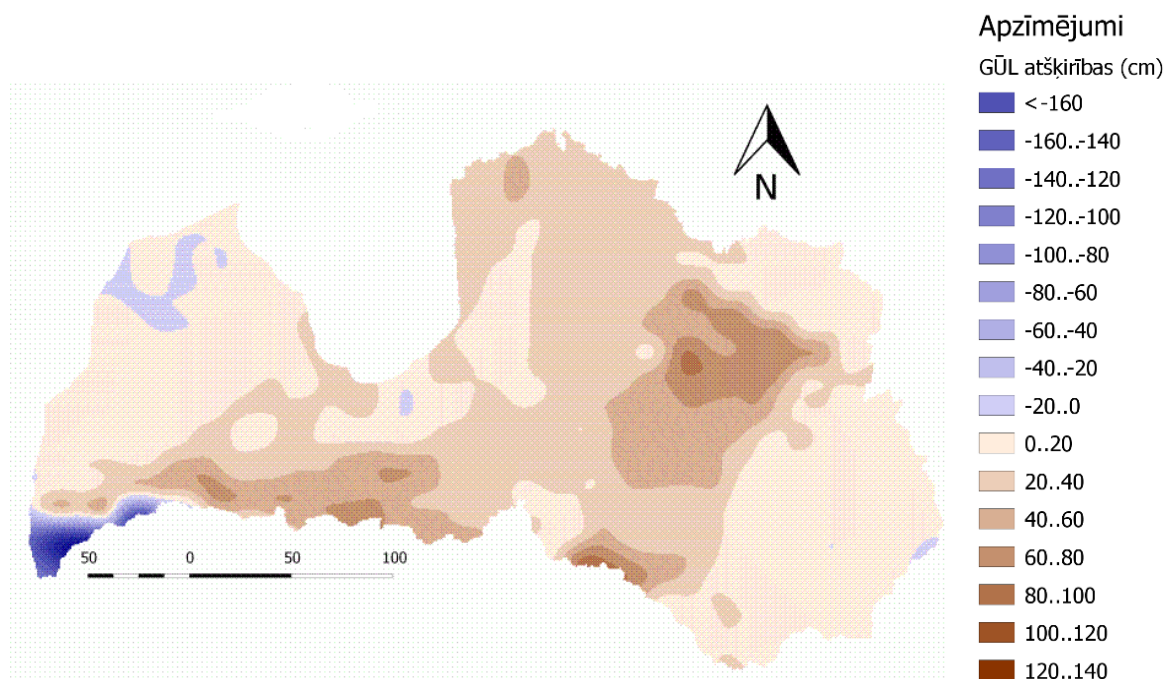
### **Plānotais pētījums, metodika, infrastruktūra**

Plānotā pētījuma mērķis ir noskaidrot prognozēto nākotnes gada vidējās gaisa temperatūras izmaiņu (IPCC, 2014) ietekmi uz vietējās izcelsmes egles, priedes, bērza, melnalkšņa un apses augšanu. Pilnvērtīgas informācijas iegūšanai pētījums ir jāveic vairāku sezonu garumā, lai būtu iespējams novērtēt paaugstinātas gada vidējās gaisa temperatūras ilgtermiņa efektu. Ilgtermiņa pētījumu rezultāti dod informāciju par iespējamo reakciju cikliskumu un augšanas izmaiņu trendu kāda faktora ietekmē, jo, kā norāda Bruce et al. (2007), auga molekulārajā „atmiņā” veidojas atbildes reakcija kāda stresora sagaidāmajai ietekmei.

Pirmajā pētījuma sezonā, kas tiks uzsākta 2016. gada aprīlī, klimata kamerā (40 m<sup>2</sup> platībā, paredzot izvietojumu uz zemes un uz plauktiem) tiks izvietoti stādu konteineri, un stādmateriāla audzēšana norisināsies pastāvīgi par 3 °C augstākā gaisa temperatūrā nekā ārvidē, ko kontrolēs automatizēti. Saskaņā ar 2015. gada pieredzi priedei tiks izmantoti 200cm<sup>3</sup> konteineri, eglei 800cm<sup>3</sup>. Tiks izvēlēti šobrīd vai potenciāli nākotnē plašāk izmantotie stādu veidi: priedei – viengadīgie ietvarsējeņi, eglei – kailsakņu stādi ar uzlabotu sakņu sistēmu. Katrai koku sugai tiks izvēlēti no divu provenienču reģionu lielāko sēklu plantāciju sēklām audzēts stādmateriāls no attiecīgā reģiona kokaudzētavām. Nākamajos gados papildus tiks pētīts arī kārpainais bērzs un melnalksnis, tāpat izvēloties attiecīgo reģionu kokaudzētavās ražoto stādmateriālu; pētījuma apjoms šajos gados tiks precizēts, ņemot vērā pirmā pētījuma gada rezultātus, kā arī pieejamo infrastruktūru, ko plānots paplašināt. Fotoperioda režīms tiks pielāgots atbilstoši dabiskajām dienas garuma izmaiņām. Salīdzināšanai ārvidē (neizmainītos meteoroloģiskajos apstākļos) tiks izveidots pēc augšnes substrāta, sugu un īpatņu skaita un konteineru izkārtojuma blīvuma identisks kontroles parauglaukums.

Līdz gadsimta beigām ir sagaidāma jūlija vidējā gruntsūdens līmeņa paaugstināšanās (1.1. att.), un, palielinoties augsnē pieejamā mitruma apjomam, sausums nav sagaidāms. Tāpēc mitruma režīma izmaiņu ietekme pētījumā netiks vērtēta, un abos izmēģinājumos tiks veikta laistīšana, kompensējot katrai dienai aprēķinātās potenciālās evapotranspirācijas rezultātā zaudēto ūdens apjomu no laukuma vienības.

Stādmateriāla augšanas raksturošanai reizi nedēļā tiks veikti augstuma pieauguma mērījumi. No fenoloģiskajiem novērojumiem tiks fiksēts pumpuru plaukšanas un jauno gala pumpuru izveidošanās, lapu dzeltēšanas un krišanas un iespējamo sala bojājumu veidošanās laiks.



1.1. attēls. Gruntsūdeņu līmeņa (GŪL) atšķirības jūlijā starp nākotnes (2071.-2100.) un atskaites (1961.-1991.) periodiem (Lauva et al., 2012).

Pēc veģetācijas sezonas gan kontroles, gan klimata kameras stādus nepārvietos, bet atstās ziemošanai turpat. Veicot gaisa temperatūras monitoringu, tiks noteiktas katra stādmateriāla pumpuru plaukšanai nepieciešamās temperatūras zemo (*chilling requirement*) un aktīvo (*heat requirement*) vērtību summas (Cannell, Smith 1983; Hannerz et al., 2003; Richardson et al., 1974). Tomēr, āra gaisa temperatūrai pazeminoties zem  $-2,5^{\circ}\text{C}$ , temperatūra klimata kamerā netiks pazemināta zem  $0,5^{\circ}\text{C}$ , jo klimata kameras tehniskā specifikācija neparedz saldēšanas režīmu. Tāpēc nejauši izvēlētu paraugkopu no katra izmainītā temperatūras režīma stādmateriāla veida pārvietos uz specializētu saldēšanas kameru, kurā temperatūras režīmu uzturēs tāpat kā augšanas sezonā — par  $3^{\circ}\text{C}$  augstāku nekā dabiskais. Tādējādi būs iespējams iegūt informāciju par stādmateriāla augšanai optimālo gada temperatūras režīmu.

Nākamajās pētījuma sezonās līdz 2020. gadam (1.1. tab.) klimata kamerā tiks saglabāts paaugstinātās gaisa temperatūras režīms, un papildus augstuma pieauguma mērījumiem tiks veikti arī lapu/skuju relatīvā ūdens satura, hlorofila fluorescences un satura mērījumi. Augu fotosintēzes kapacitātes monitorings sniedz nozīmīgu informāciju par organisko vielu sintēzes

kapacitāti un iespējamo stresa līmeni, palīdzot skaidrot produktivitātes izmaiņas (Pallardy, 2008a) dažādu vides faktoru ietekmē.

1.1. tabula

Pētījuma etapu plāns

Pētījuma sezona	Plānotās aktivitātes
2016	Eksperimenta ierīkošana. Priedes un egles stādu audzēšana 2 klimatiskajos apstākļos (nākotnes un pašreizējā). Pieaugumu mērījumi.
2017	Ierīkotā eksperimenta turpinājums, papildinot sugas (bērzs, melnalksnis). Uzsāk stādu fizioloģijas un sakņu mērījumus.
2018	Ierīkotā eksperimenta turpinājums, papildinot ar apsi.
2019	Ierīkotā eksperimenta turpinājums.
2020	Ierīkotā eksperimenta noslēgums – materiāla sadalīšana, datu analīze, rezultātu interpretācija un gala ziņojuma sagatavošana.

Sakņu augšana, tāpat kā augstuma pieaugums, ir būtisks stāda produktivitātes un adaptācijas rādītājs (Bernier et al., 1995). Pētījumā tiks veikts arī sakņu augšanas monitorings, kas dos nozīmīgu informāciju par stādu attīstību. Nedestruktīvus sakņu elektriskās pretestības mērījumus (Amato et al., 2012) kokam ir iespējams veikt atkārtoti vienas sezonas laikā, un ar šo metodi var iegūt uzsūcošo sakņu projekcijas laukumu, kura izmaiņas var sniegt informāciju par biomasas sadalījuma izmaiņām vienas veģetācijas sezonas ietvaros vides faktoru ietekmē (Bernier et al., 1995). Tādējādi, būs iespējams spriest par sakņu sistēmas attīstību nākotnes klimatā.

Pētījuma noslēgumā tiks veikti stādu destruktīvie mērījumi – virszemes un sakņu biomasu salīdzinājums, sakņu morfoloģijas skenēšana iepriekšējiem uzsūcošo sakņu projekcijas virsmas laukuma mērījumiem un koksnes blīvuma noteikšana. No katra stādmateriāla veida nejauši atlasītai paraugkopai tiks veikts arī salcietības eksperiments specializētā saldēšanas kamerā, imitējot salnu.

## 2. Salcietības pārbaudes

Pārskata periodā noslēgta materiāla audzēšana salcietības izmēģinājumam kontroles (neizmainītos) un paaugstinātas temperatūras (temperatūra +4 °C, nemainot tās diennakts svārstības) režīmā (2.1. att.), veicot stādījumu laistīšanu (saglabājot optimālu augsnes mitrumu). Stādi izvietoti atbilstoša izmēra konteineros. Izmantota plašāk praksē lietotā meža reproduktīvā materiāla kategorija – sēklu plantāciju pēcnācēji (uzlabots vai pārāks) un visvairāk izmantotais stādāmā materiāla veids: priedei – viengadīgi ietvarsējeņi, eglei – kailsakņu stādi ar uzlabotu sakņu sistēmu. Priedei ietverti divu Rietumu un vienas Austrumu provenienču reģiona sēklu plantācijas pēcnācēji (attiecīgi Dravas un Klīve, audzēti Mazsilu kokaudzētavā, un Sāviena, audzēti Strenču kokaudzētavā), eglei – pēcnācēji no vienas Rietumu un vienas Centrālā reģiona sēklu plantācijas (attiecīgi Remte, audzēti Mazsilu kokaudzētavā, un Suntaži, audzēti Strenču kokaudzētavā). Ierobežotās eksperimenta vietas dēļ eglei nav ietverts materiāls no Austrumu provenienču reģiona.

Sākoties ziemas periodam, viss eksperimenta materiāls pārvietots uz LVMI Silava klimatmāju miera perioda uzglabāšanai konstantā temperatūrā (+3 °C), un 2 nedēļas pēc uzglabāšanas sākšanas (11.11.2015.) veikta pirmā salcietības pārbaude.

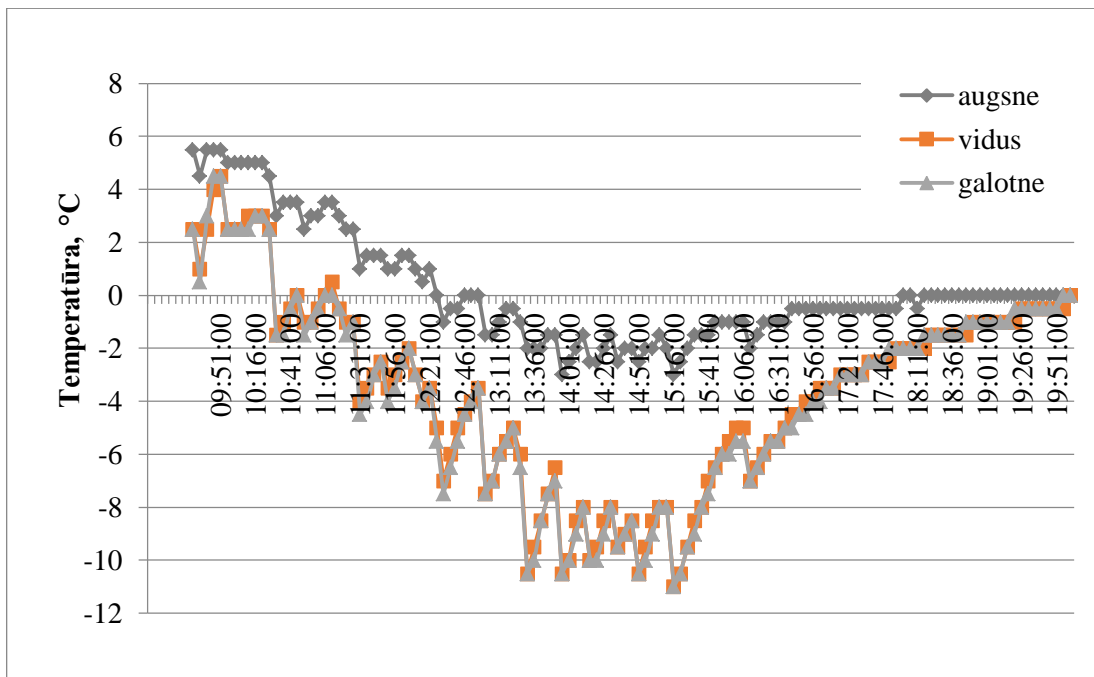
Saldēšanas režīms izvēlēts saskaņā ar līdzīgu šādu testu veikšanas protokolu, lai iegūtie dati būtu salīdzināmi ar citās valstīs publicētajiem. Sākuma temperatūra +5 °C; temperatūras samazinājums 3 °C stundā, līdz sasniedz -10 °C. Saglabā šādu temperatūru 2 stundas un tad pakāpeniski (3 °C stundā) palielina, līdz sasniedz +5 °C. Ņemot vērā, ka temperatūras režīms jāregulē manuāli, tā kontrolei un nepieciešamo precizējumu veikšanai datu analīzē kamerā trijos dažādos augstumos izvietoti termosensori (2.2. att.).

Pēc saldēšanas stādi saskaņā ar metodiku ievietoti siltā telpā (vidēji +15 °C) un pēc 2 nedēļām veikta sala bojājumu vērtēšana. Gan priedēm, gan eglēm uzmērīts kopējais virszemes daļas garums un dzīvās daļas garums, kas noteikts pēc skužām: dzīvajā daļā skujas ir zaļas un cieši turas pie stumbra (sapurinot nenobirst). Eglēm papildus novērtē arī zaru apsalšanu. Ja bojāti tikai dzinumu gali – atzīmē (2.3. att. a). Pārējos gadījumos vērtē zaru vidējo stāvokli, atzīmējot kurā trešdaļā (sākot no stumbra) pārsvarā ir zaļas skujas (2.3. att.).

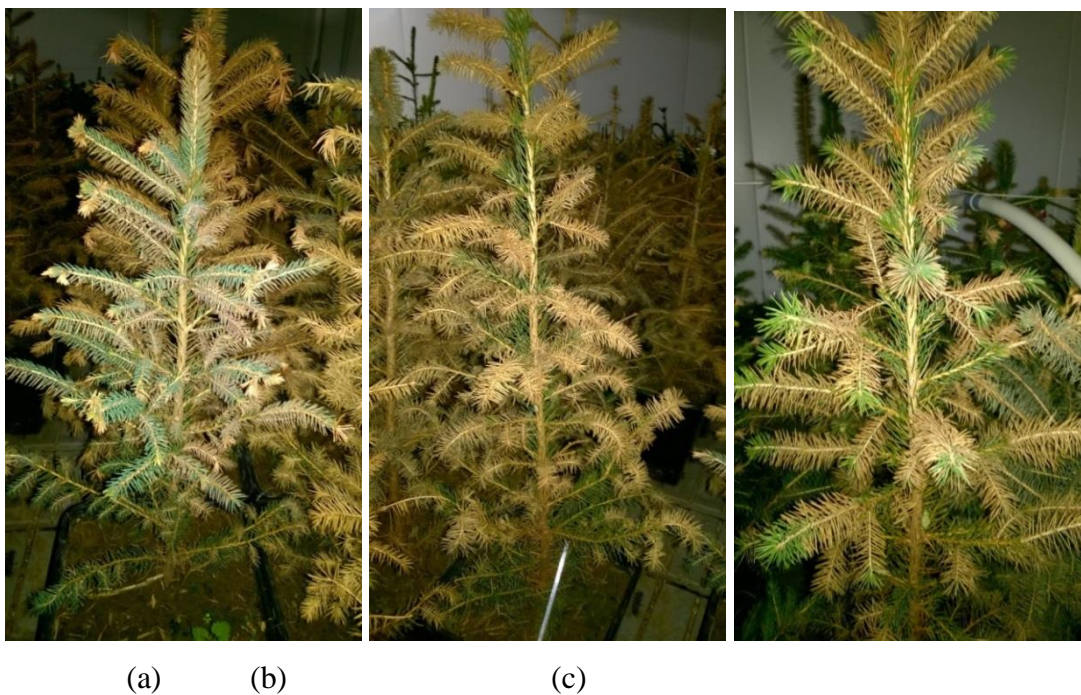


2.1. attēls. Materiāla audzēšana salciētības izmēģinājumiem neizmainītas (a) un paaugstinātas (b) temperatūras režīmā.





2.2. attēls. Temperatūras režīms saldēšanas kamerā trijos augstumos.



2.3. attēls. Dažādi sala bojājumi egles zariem: a) bojāti tikai dzinumumu gali; b) nebojāta stumbra tuvākā trešdaļa (balle 1); c) nebojāta stumbram tuvākā un no stumbra tālākā trešdaļa (balle 1 un 3).

Pirmajās saldēšanas reizēs iegūtie rezultāti liecina:

- a) paaugstinātā temperatūrā audzētajiem priedes sējeņiem salcietība nav izveidojusies un, glabājot konstantā temperatūrā, tā attīstās lēni neatkarīgi no provenienču reģiona (2.4. att.);
- b) paaugstinātā temperatūrā audzētajiem egles sējeņiem pakāpeniski formējas salcietība, tomēr nav konstatēta būtiska provenienču reģiona ietekme uz tās formēšanās tempu – koku ar dažādas pakāpes bojājumiem īpatsvaru (2.5. att.).

Nākamajā pārskata periodā pēc visu salcietības testu pabeigšanas tiks veikta detalizēta rezultātu analīze kontekstā ar citās valstīs veiktu pētījumu atziņām, sagatavojot par iegūto materiālu zinātnisku publikāciju.



(a) (b-11.11.) (c-17.11.) (d-24.11.) (e-1.12.) (f-8.12.) (g-15.12.)

2.4. attēls. Sala bojājumi mūsdienu klimatā (a) un paaugstinātā temperatūrā (b-g) audzētām priedēm dažādā salcietības pārbaudes laikā.





(a) (b-11.11.) (c-17.11.) (d-24.11.) (e-1.12.) (f-8.12.) (g-15.12.)

2.5. attēls. Sala bojājumi mūsdienu klimatā (a) un paaugstinātā temperatūrā (b-g) audzētām eglēm dažādā salcietības pārbaužu laikā.

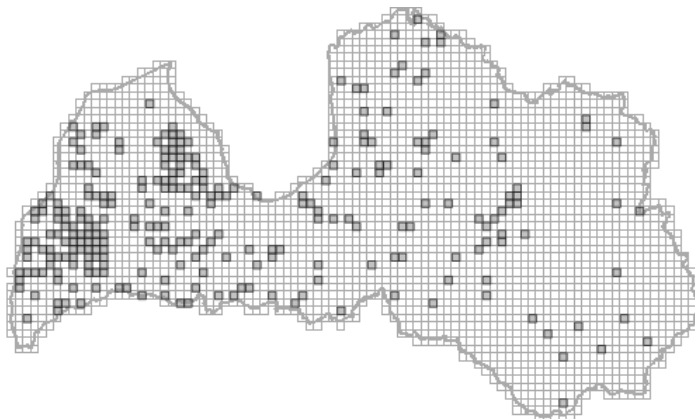


### 3. Introducēto sugu stādījumu plānošana

Mežsaimniecības pielāgošanai nākotnes klimata apstākļiem nepieciešams noskaidrot iespējas paplašināt saimnieciski izmantojamo sugu klāstu. Iepriekšējos pētījumos konstatēts, ka Latvijas rietumu daļā piemēroti apstākļi ir dižskābarža un sarkanā ozola, kā arī parastās liepas un kļavas (ņemot vērā to straujo izplatību) izmantošanai meža atjaunošanā.

Nākamajos pētījuma etapos dižskābardim paredzēts:

- 1) novērtēt tā atjaunošanos nozīmīgi ietekmējošos faktorus un optimālu atjaunošanas režīmu:
  - a) analizējot jau identificēto dižskābarža atjaunošanos gan platībās, kuras tā augšanai vēsturiski uzskatītas par piemērotām, Latvijas Rietumu daļā (MPS Šķēdes meža novadā un tam blakus esošās LVM Ziemeļkurzemes mežsaimniecības platības, kā arī MPS Auces meža novadā un LVM Dienvidkurzemes mežsaimniecības Krīvukalna iecirknī – kopumā 30 objektos), gan Latvijas austrumu daļā – platībās, kur atsevišķi dižskābarži ir konstatēti (3.1. att.), tomēr to dabiskā atjaunošanās līdz šim nav vērtēta (kopumā apsekojot vismaz 60 objektus). Ierīkotajos objektos paredzēts vērtēt dižskābarža atjaunošanās rādītājus (biezums, vecums, augstums, dzīvnieku bojājumi u.c.) un tos ietekmējošos faktorus (audzes biezums, apgaismojums – 3.2. att., metodika tiek aprobēta cita projekta ietvaros – attālums no sēklu avota u.c.). Tāpat paredzēts ievākt veco koku pieauguma urbumus, un no to analīzes, salīdzinot ar Zviedrijas dienvidu daļā apkopotajiem datiem (Övergaard, 2010) un paaugas vecumstruktūru, iegūt informāciju par dižskābarža sēklu ražu biežumu Latvijā un iespējamo klimata izmaiņu ietekmi uz to;
  - b) analizējot augsnes skarifikācijas ietekmi uz dabisko atjaunošanos, ierīkojot eksperimentu divās dižskābarža audzēs MPS Šķēdes MN

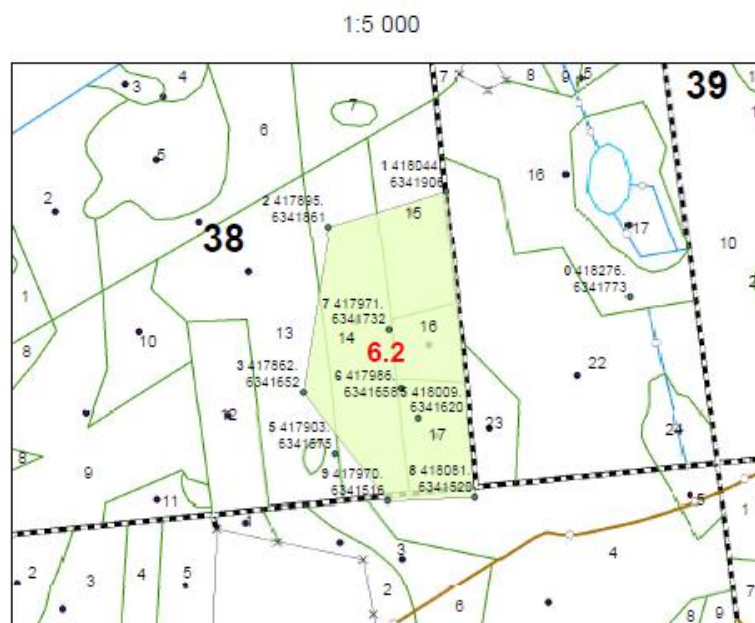


3.1. attēls. Dižskābarža izplatība Latvijā (Latvijas Dendrofloras atlants)



3.2. attēls. Dižskabārža atjaunošanās atvērumā audzes vainagu klājā

- 2) ierīkot eksperimentālos stādījumus MPS Šķēdes, Auces un Kalsnavas mežu novados iežogotās platībās (3.3. att.), kuru izvēle saskaņota ar MPS un kurām jau piešķirts zinātnisko objektu statuss, paredzot dižskabārža atjaunošanu stādot (Auces MN – 2016. gada pavasarī, Šķēdes un Kalsnavas MN – 2017. un 2018. gada pavasarī) viengadīgus un divgadīgus stādus un mežņus platībās uz mazauglīgas (Ln) un auglīgas (Vr) minerālaugsnes, kā arī nosusinātas kūdras augsnes (Ks) blokos ar minimālo platību 0.2 ha, vismaz 3 atkārtojumos, tīraudzē 2 stādīšanas biežumos, kā arī mistrojumā ar egli un bērzu (potenciāli nodrošinot mazāku dižskabāržu stādu patēriņu un augstāku to stumbra un zarojuma kvalitāti). Papildus 2016. gadā paredzēts ierīkot dižskabārža tīraudzes stādījumu blokus pie jau esošiem iežogotiem lapu koku augšanas gaitas pētījumu stādījumiem, kas ierīkoti citu projektu ietvaros Vecumnieku un Ķeipenes novados. Stādmateriālu paredzēts iegūt no dižskabārža dabiskās atjaunošanās platībām MPS Šķēdes meža novadā, kā arī audzēt MPS kokaudzētavā no Vācijas ziemeļaustrumu daļā ievākta sēklu materiāla, kas iegūts 2015. gadā. Nākamajos divos pētījuma gados papildus tiks meklētas iespēja iegūt stādmateriālu arī citu valstu kokaudzētavās, kā arī sēklu materiālu no Latvijā augošajiem dižskabāržiem, ja (kad) būs sēklu ražas gads. Ierīkotajos stādījumos paredzēts veikt gaisa un augsnes temperatūras monitoringu un regulārus apsekojumus, fiksējot varbūtējos salnu bojājumus, un, ja tādi konstatēti, veicot bojājumu vērtēšanu visā stādījuma platībā. Tāpat paredzēts veikt ikgadēju uzmērīšanu, raksturojot sākotnējās augšanas dinamiku.



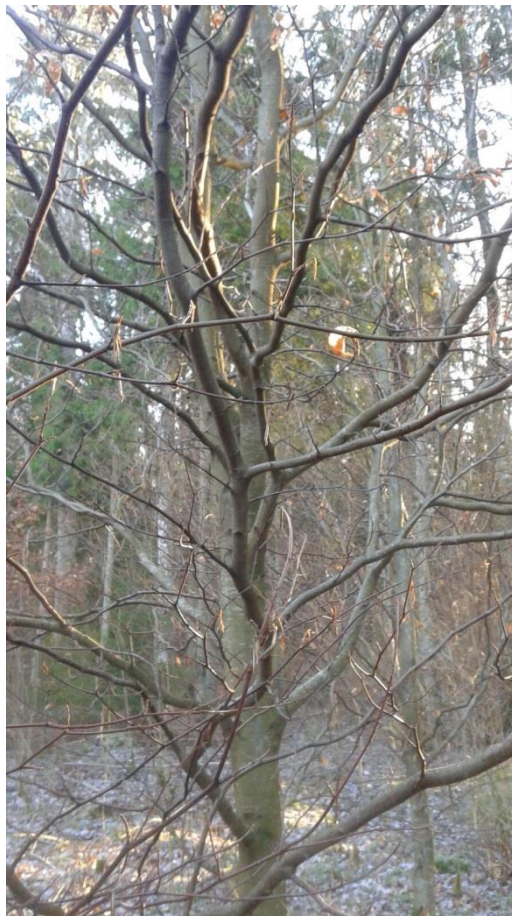
3.3. attēls. Eksperimentālo stādījumu ierīkošanai paredzēta platība MPS Šķēdes meža novadā

- 3) uzmērīt eksperimentālos stādījumus MPS Šķēdes (1 ha) Auces (1,3 ha) un Kalsnavas (2,4 ha) platībā, kā arī citās teritorijās, kur tādus izdodas konstatēt. Lielākās platībās, kur stādījums ierīkots vai nu mistrojumā ar citām koku sugām, vai pēc krājas kopšanas (izlases) cirtes citu koku sugu audzēs (3.4. att.), paredzēts veikt ne tikai koku uzmērīšanu, bet arī to pozīciju kartēšanu audzē un gaismas apstākļu mērījumus, nodrošinot iespēju analizēt dižskābārža augšanu, kā arī tā zarojuma kvalitāti ietekmējošos faktorus (3.5. att.). Tāpat paredzēts veikt valdaudzes koku ciršanu ar dažādu intensitāti, lai ilgtermiņā novērtētu kopšanas ietekmi uz dižskābāržu augšanu. Līdzīga veida eksperimentu ilglaicīgo eksperimentu paredzēts ierīkot arī 3 platībās ar dižskābārža dabisko atjaunošanos.





3.4. attēls. Dižskābarža augšana stādījumā zem citu koku sugu audzes klāja MPS Kalsnavas meža novadā.



3.5. attēls. Dižskābarža zarojums zema biežuma stādījumā

- 4) salīdzināt vairāku dižskābarža paaudžu augšanas gaitu, ievācot un analizējot pieauguma urbumu datus;
- 5) veikt augšanas gaitu ietekmējošos klimatisko faktoru analīzi, balstoties uz atsevišķu koku hronoloģijām no Latvijas austrumu daļas un salīdzināt to ar Latvijas rietumu daļā mežaudzēs projekta iepriekšējā posmā konstatēto.

Nākamajos pētījuma posmos lapeglei paredzēts:

- 1) ierīkot parauglaukumus saskaņā ar meža statistiskajā inventarizācijā izmantoto metodiku audzēs dažādos meža tipos ar atšķirīgu vecumu tādā apmērā, lai nodrošinātu iespēju izveidot tās augšanas gaitas modeļus, integrējot tos LVMI Silava (J. Donis) izstrādātajā augšanas gaitas modeļu sistēmā;
- 2) ierīkot stādījumus blokos ar minimālo platību 0,2 ha, vismaz 3 atkārtojumos, tīraudzē 2 stādīšanas biežumos, kā arī mistrojumā ar egli (paredzot divus

atšķirīgus kopšanas variantus) tajās pat eksperimentālajās platībās, kur tiks stādīts dižskābardis, nodrošinot iespēju veikt arī koku sugu savstarpējo salīdzināšanu. Stādījumu ierīkošanai paredzēts izmantot 2015. gadā no Polijas iegūtu sēklu materiālu (stādi audzēti MPS kokaudzētavā), kā arī no Latvijā iegūta sēklu materiāla audzētus stādus.

Nākamajos pētījuma posmos kļavai un liepai paredzēta:

- 1) dabiskās atjaunošanās vērtēšana, izvietojot ne mazāk kā 10 pētījumu objektos katrai koku sugai ilglaicīgiem novērojumiem paredzētu parauglaukums, kur koku novietojums fiksēts lokālajās koordinātēs, uzmērīti to parametri (augstums, vainaga platums, dzīvnieku bojājumi u.c.), raksturotas savstarpējā konkurence un gaismas apstākļi. Izmantojot iegūtos datus veikts vispārējs šo koku sugu sugas dabiskās atjaunošanās novērtējums saskaņā ar Straigyte un Baliuckas (2015) kļavas atjaunošanās Lietuvā raksturošanai izmantot metodiku;
- 2) stādījumu ierīkošana, iekļaujot šo koku sugu blokus jau iepriekš aprakstīto eksperimentālo objektu MPS Kalsnavas un Šķēdes meža novadā sastāvā. Stādmateriālu kļavai paredzēts iegūt no mežeņiem (3.6. att.), liepai – no kaudzētavās izaudzētiem stādiem.



3.6. attēls. Kļavas dabiskā atjaunošanās mineralizētā augsnē

Tāpat nākamajos pētījuma posmos paredzēts papildināt datus par sarkanā ozola augšanu, uzmērot tā stādījumus MPS Auces meža novadā kā arī, ja pieejami, citās platībās, un apkopojot jau esošos ilglaicīgos mērījumus (prof. A. Dreimanis) rezultātus un veicot papildus

mērījumus MPS Šķēdes meža novadā (kopumā 10 audzes). Daļā no audzēm paredzēts ierīkot kopšanu ar atšķirīgu intensitāti izmēģinājumus. Paredzēts arī šo koku sugu iekļaut jau iepriekš aprakstītajos plānotajos stādījumos MPS Šķēdes un Kalsnavas MN, plānojot blokus ierīkot 2018. gada pavasarī ar kokaudzētavās iegādātiem stādiem no Latvijā ievākta sēklu materiāla.

3.1. tabula

Pētījuma etapu plāns

Gads	Koku sugas				
	Dižskābardis	Lapegle	Liepa	Kļava	Sarkanais ozols
2016.	PL, stād.	Dati AGM, stād., PL	PL		
2017.	PL, stād.	Dati AGM, stād.	PL, stād.		Stād.
2018.	Dati AGM (paaudzes)	AGM		PL	PL
2019.	Dati AGM (LV reģioni)			PL	PL
2020.	PL	PL	PL	PL	PL

Stād. – stādījumu ierīkošana

PL – pastāvīgo parauglaukumu ierīkošana un/vai uzmērīšana

AGM – augšanas gaitas modelis

Visos ierīkotajos stādījumos paredzēta kopšana, ikgadēja uzmērīšana, temperatūras monitorings; stādījumu papildināšana plānota saskaņā ar pirmā un otrā gada saglabāšanās vērtējumu, ņemot vērā stādu pieejamību.

#### 4. Koku augšanas gaitas izmaiņas: metodika

Klimatu izmaiņu radītais meža elementu taksācijas rādītāju papildus pieaugums (meža elementa augstuma vai caurmēra papildus pieaugums), kas rodas, uzlabojoties augšanas apstākļiem, aprēķināms pēc šādas sakarības (4.1):

$$h; d = h, d(f(t)) + Zk \cdot (a \cdot (t_2 - t_1) \cdot \exp(-b \cdot (t_2 - t_1))) \quad (4.1)$$

kur:

$h$  – meža elementa augstums, m;

$d$  – meža elementa caurmērs, cm;

$f(t)$  – funkcija, kas apraksta  $h$  (augstuma) vai  $d$  (caurmēra) izmaiņas atkarībā no vecuma (augšanas gaitas vienādojums);

$(t_2 - t_1)$  – periods, kam nosakāms papildus pieaugums ( $t_1$  - meža elementa vecums perioda sākumā,  $t_2$  - meža elementa vecums perioda beigās), gadi;

$k$  - fiktīvais mainīgais: 1, ja ir papildus pieaugums, citādi 0;

$a$ ;  $b$  – empīriskie koeficienti.

Koeficienti  $a$  un  $b$  norāda ietekmes lielumu un ilgumu, to vērtības atkarīgas no audzes vecuma ietekmes brīdī un ietekmes intensitātes. Koeficientu vērtības iekļaušanai modelī tiks iegūtas:

- 1) izmantojot ar dendrohronoloģijas metodēm izstrādātas meteoroloģisko apstākļu–koku pieauguma sakarības un nākotnes klimata izmaiņu prognozes;
- 2) izmantojot informāciju par viena un tā paša vecuma koku radiālā pieauguma izmaiņām dažādos laika posmos, kas saistīta ar klimata ietekmi, kombinācijā ar nākotnes klimata izmaiņu prognozēm. Šīs pieejas relācijai tiks izmantota citā projektā ievākta veco koku datu kopa, nepieciešamības gadījumā to papildinot, kā arī Meža statistiskās inventarizācijas un citu projektu ietvaros iegūto jaunāka vecuma koku pieauguma urbumu datu kopa;
- 3) procesos balstītu augšanas gaitas modeļu rezultāti par klimata izmaiņu ietekmi uz koku augstuma un caurmēra pieaugumu, kur kā izejas dati izmantoti 2. punktā minētās datu kopas;
- 4) izmantojot esošus (dendrofāgie kukaiņi) vai izstrādājot (vētra) vienādojumus, kas raksturo radiālā pieauguma izmaiņas palikušajiem kokiem pēc nozīmīga dabiskā traucējuma. Vētras ietekmes raksturošanai tiks izmantoti J. Doņa dati un pieeja, kas balstīta uz viņa vadītā projektā ievāktiem datiem par 2005. gada vētras ietekmi, kā arī papildus ievākti dati un veikta analīze par 1969. gada vētras ietekmi uz pēc tās izdzīvojušajiem kokiem.

Meža elementa vidējā augstuma augšanas gaitas prognožu modelis ar papildus pieaugumu MS Excel formātā (4.2):

$$h_2 = [1.3 + t_2^{b_1} / (b_2 + b_3 * 100 * ((t_1^{b_1} / (h_1 - 1.3) - b_2) / (b_3 * 100 + t_1^{b_1})) + ((t_1^{b_1} / (h_1 - 1.3) - b_2) / (b_3 * 100 + t_1^{b_1})) * t_2^{b_1}] + k * (a * (t_2 - t_1) * \exp(-b * (t_2 - t_1))) \quad (4.2)$$

kur:

$h_1$  – meža elementa vidējais augstums aktualizācijas perioda sākumā, m;

$h_2$  – meža elementa vidējais augstums aktualizācijas perioda beigās, m;

$t_1$  – meža elementa krūšaugstuma vecums aktualizācijas perioda sākumā, gadi;

$t_2$  – meža elementa krūšaugstuma vecums aktualizācijas perioda beigās, gadi;

$b_1$ ;  $b_2$ ;  $b_3$  – empīriskie koeficienti, kas atkarīgi no meža elementa (6. tabula);

$k$  - fiktīvais mainīgais: 1, ja ir papildus pieaugums, citādi 0;

$a$ ;  $b$  – empīriskie koeficienti.

Meža elementa vidējā caurmēra augšanas gaitas prognožu modelis ar papildus pieaugumu MS Excel formātā (4.3):

$$d_2 = [t_2^{b_1} / (b_2 * RB + b_3 * 100 * ((t_1^{b_1} / d_1 - b_2 * RB) / (b_3 * 100 + t_1^{b_1})) + ((t_1^{b_1} / d_1 - b_2 * RB) / (b_3 * 100 + t_1^{b_1})) * t_2^{b_1}] + k * (a * (t_2 - t_1) * \exp(-b * (t_2 - t_1))) \quad (4.3)$$

kur:

$d_1$  - meža elementa vidējais caurmērs aktualizācijas perioda sākumā, cm;

$d_2$  – meža elementa vidējais caurmērs aktualizācijas perioda beigās, cm;

$t_1$  - meža elementa krūšaugstuma vecums aktualizācijas perioda sākumā, gadi;

$t_2$  – meža elementa krūšaugstuma vecums aktualizācijas perioda beigās, gadi;

$RB$  – mežaudzes I stāva relatīvā biezība (12. vienādojums);

$b_1$ ;  $b_2$ ;  $b_3$  – empīriskie koeficienti, kas atkarīgi no meža elementa (8. tabula);

$k$  - fiktīvais mainīgais: 1, ja ir papildus pieaugums, citādi 0;

$a$ ;  $b$  – empīriskie koeficienti.

Dendrohronoloģijas analīzes rezultātā (aprakstīta turpmāk šajā nodaļā) tiks identificēti pieaugumu būtiski ietekmējošie tiešie un no tiem atvasinātie meteoroloģiskie faktori noteiktā laika periodā vai teritorijā (korelācija) noteikta vecuma dažādu saimnieciski nozīmīgāko koku sugu kokiem. Iegūto rezultātu izmantošanai augšanas gaitas modelēšanai tiks izstrādāti regresijas vienādojumi, kuros reģionālās klimatiskās atšķirības Latvijas ietvaros tiks ignorētās, taču tiks pārbaudīta meža tipu grupu potenciālo atšķirību ietekme. Regresijas



vienādojumos tiks ņemtas vērā klimata izmaiņu prognozēs, būtiskie ietekmējošie faktori un to ietekme (+ vai -) veidojot modeļus katram noteiktam koku vecumam: izslēdzot savstarpēji cieši korelējošos parametrus un vērtējot modeļu precizitāti – Akaikes informācijas indeksu vai vispārpieņemtos regresijas vienādojumu vērtēšanas rādītājus (4.1.tab.), laika periodam un klimata scenārijam. Modelēšanā tiks izmantota nelineārie multiplie regresijas vienādojumi, izmantojot *stepwise backward* pieeju. No tiem izveido vienu modeli, kurā koku vecums ir viens no modeļa faktoriem. Nepieciešamības gadījumā atsevišķi mainīgie var tikt grupēti un analizēti, ka t.s. fiktīvie mainīgie, piemēram, vecumu vietā vecumu grupas. Modelēta tiks augšanas gaita, nevis ieaugšanās.

4.1.tabula

**Vienādojumu atbilstības izvērtēšanas statistiskie rādītāji**

Statistiskais rādītājs	Apzīmējums	Vienādojums	Ideālā vērtība
Vidējā novirze Mean Residual	MRES	$\frac{\sum(y_i - \hat{y}_i)}{n}$	0
Procentuālā vidējā novirze Mean Residual as %	MRES%	$\frac{\sum(y_i - \hat{y}_i)}{\bar{y}_i} 100$	0
Vidējā absolūtā novirze Absolute Mean residual	AMRES	$\frac{\sum y_i - \hat{y}_i }{n}$	0
Standartnovirze Root mean square error	RMSE	$\sqrt{\frac{\sum(y_i - \hat{y}_i)^2}{n - 1 - p}}$	0
Variācijas koeficients Root mean square error as %	RMSE%	$\sqrt{\frac{\sum(y_i - \hat{y}_i)^2}{n - 1 - p}} \frac{100}{\bar{y}_i}$	0
Vidējā kvadrātiskā kļūda Mean square error	MSE	$\frac{\sum(y_i - \hat{y}_i)^2}{n - p}$	0
Modeļa efektivitāte Model efficiency	MEF	$\frac{\sum(y_i - \hat{y}_i)^2}{\sum(y_i - \bar{y}_i)^2}$	0
Dispersijas attiecība Variance ratio	VR	$\frac{\sum(\hat{y}_i - \bar{\hat{y}}_i)^2}{\sum(y_i - \bar{y}_i)^2}$	1

$y_i$  - uzmērītais rādītājs (observed values);  $\hat{y}_i$  - aprēķinātais rādītājs (predicted values);  $\bar{y}_i$  - aritmētiski vidējais uzmērītais rādītājs (mean observed values);  $\bar{\hat{y}}_i$  - aritmētiski vidējais aprēķinātais rādītājs (mean predicted values);  $n$  – novērojumu skaits (count);  $p$  – vienādojuma parametru skaits (number of model parameters).

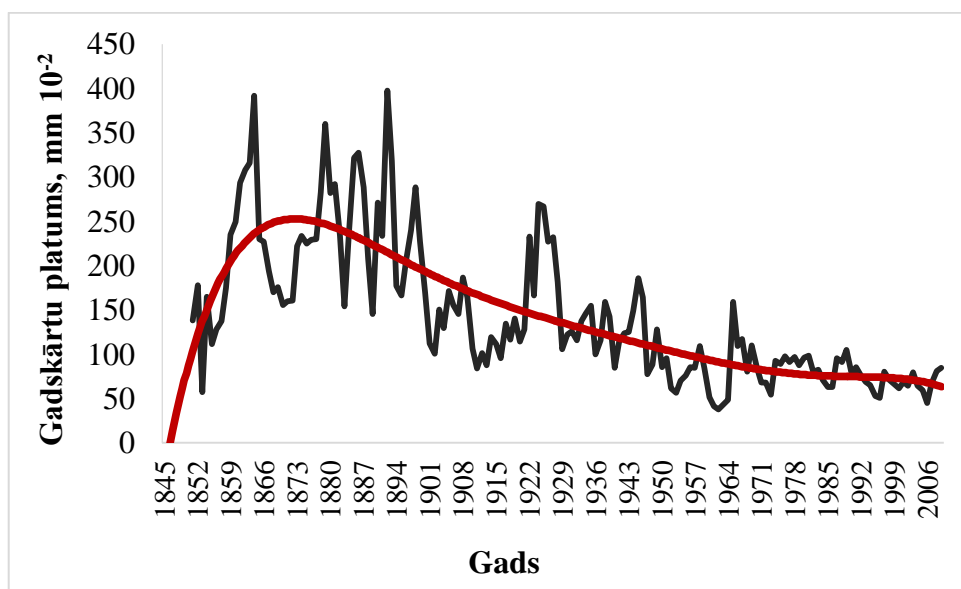
Klimata izmaiņu prognozēs meteoroloģiskie dati ir ar augstu augstu starpgadu mainību, tādēļ nav izmantojami tieši un tiks izmantotas vai nu kāda perioda (tipiski – 30 gadu) slidošās vidējās vērtības (*moving average*) vai to vērtības un izkliede, kas novērtēta ar Monte Carlo simulāciju (vai tās speciālo gadījumu – bootstrapping).

Dendrochronoloģijas metožu izmantošana klimata izmaiņu ietekmes prognozēm balstās uz faktu, ka klimats ir viens no galvenajiem faktoriem, kas ietekmē koku augšanu (Fritts, 2001; Schweingruber, 1996), kā arī mežaudžu produktivitāti kopumā (Boisvenue, Running, 2006; Lindner et al., 2010). Līdz ar to, klimata pārmaiņu rezultātā ir sagaidāmas izmaiņas koku augšanā (Lindner et al., 2010). Zinot koku augšanas un klimatisko (meteoroloģisko) faktoru savstarpējās saiknes, ir iespējams prognozēt indivīdu un audzes augšanas izmaiņas dažādu klimata pārmaiņu scenāriju gadījumā (Fritts, 2001). Tomēr, veidojot modeļus, jāņem vērā, ka koku augšanu regulējošo faktoru ietekme ir kompleksa, it īpaši indivīdiem, kas aug areāla vidusdaļā, turklāt, klimatisko faktoru ietekme var mainīties, kokam novecojot (Carrer, Urbinati, 2004), kā arī klimata izmaiņu dēļ (Carrer, Urbinati, 2006). Šādu izmaiņu cēloņu nodalīšanai svarīga nozīme ir datu kopas daudzveidībai, proti, informācijai par jaunu, vidēja un, it īpaši, liela vecuma koku augšanas gaitu noteiktā reģionā un augšanas apstākļos. Iespējama arī faktoru koakcija, kad vērojama kāda faktora modulējoša ietekme (Schweingruber, 1996), piemēram, temperatūrai vasarā var būt pozitīva ietekme uz koka pieaugumu gados, kad ir pietiekams mitruma daudzums (nokrišņi), bet negatīva ietekme sausajos gados (Berry, Downton, 1982). Šo iemeslu dēļ biežāk tiek modelēta augšana kokiem, kas atrodas to izplatības areālu perifērijās, kur konkrēta limitējoša faktora ietekme ir visizteiktākā. Sugām, kas atrodas areāla vidusdaļā, kādas ir Latvijas nozīmīgākās koku sugas, faktoru koakciju raksturošanai var izmantot datu filtrēšanu (LaMarche, Fritts, 1972), kā arī parciālo regresiju. Šīm analīzēm nepieciešams liels datu apjoms, it īpaši individuālu koku laika rindu garums, kas raksturo kokus ar atšķirīgu sociālo statusu (Krafta klasi). Šāda informācija ir iegūstama no pāraugušām audzēm.

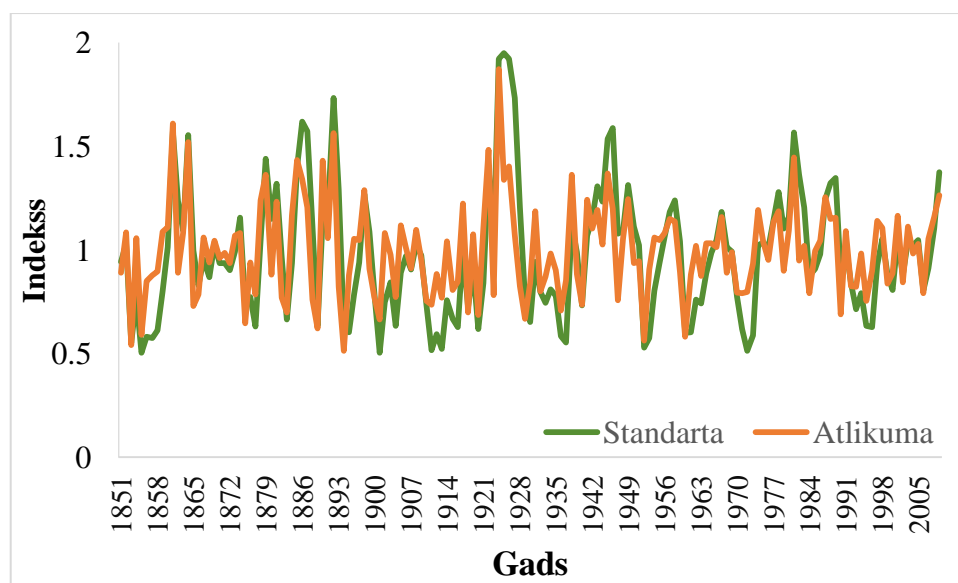
Klimatisko faktoru ietekme uz koku pieaugumu var būt īstermiņa, kad laikapstākļu mainība atspoguļojas tā paša vai nākamā gada pieaugumā (Berry, Downton, 1982) asimilācijas un barības rezervju izmaiņu dēļ (Barbaroux, Breda, 2002), kā arī ilgtermiņa, kad tiek ietekmēts pieauguma trends (Esper et al., 2002). Gan īstermiņa, gan ilgtermiņa ietekme nosaka pieauguma izmaiņas (Cook, 1992). Koku stumbru radiālajam pieaugumam (gadskārtu platumam), kas ir bieži lietots augšanu raksturojošs parametrs (Burton, 2012), ir raksturīga gan ilgtermiņa mainība (trends), ko nosaka koka suga, vecums, sociālais status un arī klimatiskie apstākļi, gan arī īstermiņa mainība (4.1. att.), kas galvenokārt ir saistāma ar meteoroloģiskajiem apstākļiem (Cook et al., 1992).

Īslaicīgas augšanas un klimata saiknes analīzi var veikt, balstoties pat uz nelielu daudzumu koku datiem, ja to augšanas ritmi audzes un reģiona līmenī ir sinhroni. Šī priekšnosacījuma izpildei ir svarīgi iegūt augstas kvalitātes verificētas (šķērsdatētas) mērījumu sērijas. Lai raksturotu īslaicīgo mainību (ikgadējo) un tās saistību ar klimatiskajiem

faktoriem, no kopējās datu variācijas jāatdala ilglaicīgā mainība (Cook et al., 1992; Fritts, 2001). Ilglaicīgā trenda noņemšanai (detrendēšanai) bieži izmanto matemātisku modelēšanu (Cook et al., 1992), kad gadskārtu platuma sērijām tiek atrasta maksimāli aproksimēta (kubiska) funkcija, kuras viļņa garums parasti nepārsniedz divas trešdaļas no sērijas garuma (Cook, Peters, 1981). Pēc tam empīriskās vērtības tiek dalītas ar modelētajām vērtībām, iegūstot bezdimensionālas indeksu sērijas jeb hronoloģijas, kuru vidējā vērtība ir 1 (4.2. att.).



4.1. attēls. Gadskārtu platuma mērījumu sērija (melnā līnija) un ilglaicīgais trends (sarkanā līnija).



4.2. attēls. Gadskārtu platuma standarta (noņemta tikai vecuma un konkurences ietekme) un atlikumu (noņemta iepriekšējās augšanas (autokorelācijas) ietekme) hronoloģiju piemērs.

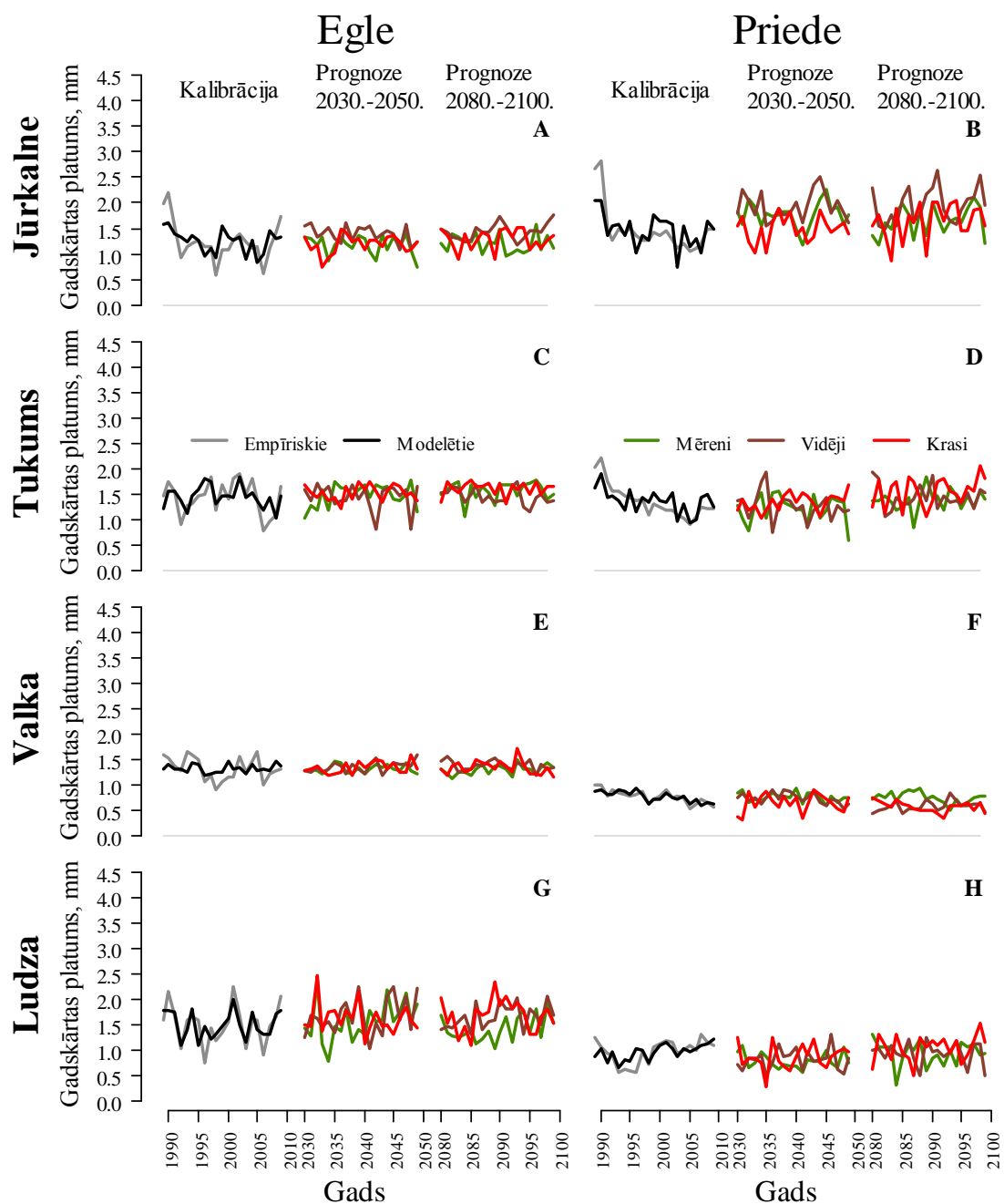
Bieži auto regresīvus modeļus izmanto iepriekšējas augšanas ietekmes (autokorelācijas) noņemšanai (Cook, Holmes, 1986). Ilglaicīgā trenda noņemšanai var izmantot arī lokālo trendu (*Regional Curve Standardization*) metodi, kas novērtē lokālos augšanas ritmus (Briffa, Melvin, 2011). Tomēr šī metode ir jutīga pret datu kopas atlasī, proti, koku sociālā stāvokļa noteiktām augšanas atšķirībām, tādējādi ierobežojot tās pielietojamību. Tomēr vairumā šo metožu akcents nav likts uz īslaicīgu un intensīvu faktoru ietekmi, kas rada krasas izmaiņas pieaugumā (Schweingruber, 1992).

Lai atlasītu ikgadējo pieauguma mainību ietekmējošo klimatisko faktoru kopumu, veic korelācijas analīzi, meklējot būtiskās korelācijas starp hronoloģijām un iespējami lielāku skaitu meteoroloģisko (klimatisko) faktoru, lai gūtu pilnīgāku priekšstatu par iespējamo saistību raksturu un to nosakošajiem procesiem (stress vai pozitīvs stimulants). Līdz šim parasti biežāk izmantotie faktori ir mēneša vidējā temperatūra un nokrišņu daudzums, bet, uzlabojoties datu pieejamībai un pieaugot datu apstrādes iespējām, tiek izmantots arvien lielāks skaits mainīgo, piemēram, temperatūras un nokrišņu datu atvasinājumi dažādiem laika periodiem (no dienas līdz sezonai un gadam) (Beck et al., 2013). Kā biežāk izmantotie atvasinājumi ir minami potenciālā evapotranspirācija, ūdens tvaika deficīts, nokrišņu deficīts, dažādi sausuma indeksi, kumulatīvā temperatūra un nokrišņi, kā arī auga relatīvais mitruma saturs. Faktoriem, kas parāda būtiskas korelācijas ar hronoloģijām, novērtē kolinearitāti, veicot savstarpēju korelācijas analīzi. Būtisko faktoru kopas raksturošanu veic, izmantojot multiplo regresijas analīzi (Cohen et al., 2013) starp hronoloģiju un klimatiskajiem faktoriem, kuri nav kolineāri (Sokal, Rohlf, 1995), modelim pievienojot vai atņemot faktorus, līdz visi iekļautie faktori ir būtiski. Rezultātā tiek iegūti regresijas vienādojumi, kuri var tikt izmantoti ikgadējās pieauguma mainības prognozēšanai. Līdzīgus modeļus var izveidot arī gadskārtas parametriem, piemēram, vēlinās koksnes platumam vai blīvumam. Modeļu veikspēju un precizitāti pilnveido un uzlabo kalibrācijas un verifikācijas procesā (Kapur, 1988). Līdzīga pieeja izmantota arī gadskārtas platumā tiešai modelēšanai koka vecumā, kad vecuma trends ir nebūtisks (4.3. att.). Šie modeļi gan ir laikā strikti ierobežoti un spēj aprakstīt tikai nelielu koka dzīves posmu. Lai ticami modelētu gadskārtu platumu visā koka dzīves laikā dažādā klimatā, ir nepieciešams ir ilglaicīgās pieauguma mainības modelis.

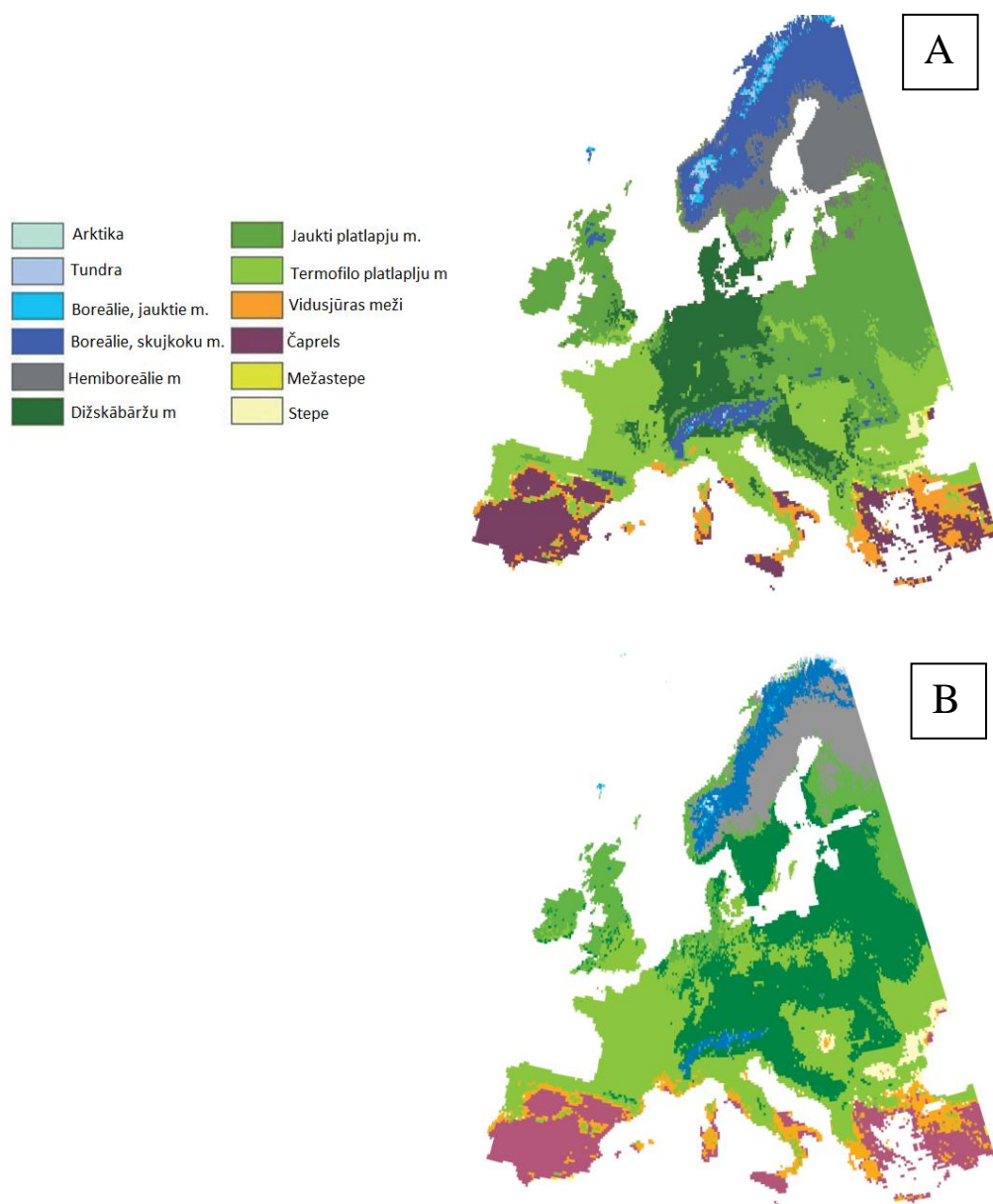
Līdz šim Latvijā ir izstrādāti augšanas (gan radiālās, gan augstuma) modeļi vairākām koku sugām, kas spēj rekonstruēt un prognozēt pieauguma un dimensiju izmaiņas atkarībā konkrēta no koka vecuma un dimensijām (J. Donis, pers. ziņ.). Šie modeļi ir nelineāri, piemēram, Ričarda-Čapmana vai Gomperta funkcijas (Fekedulegn et al., 1999), līdz ar to ir tuvināti bioloģisko sistēmu procesiem. Tomēr šajos modeļos nav ietverta klimatiskā komponente, līdz ar to netiek ņemta vērā klimata ietekme uz koku augšanas gaitu (Laubhann

et al., 2009), kā rezultātā izstrādātie modeļi var zaudēt precizitāti nākotnē. Lai uzlabotu esošo modeļu ilgtermiņa precizitāti, tiem ir nepieciešams pievienot korekcijas faktoru vai funkciju, kas balstīta uz robustu klimatu raksturojošu parametru, piemēram, temperatūru summu vai veģetācijas perioda ūdens bilanci, ņemot vērā saistību ciešuma izmaiņas. Klimatiskās komponentes noskaidrošanai var būt nepieciešams liels paraugkopas apjoms, kas sevī ietver kokus, kas auguši atšķirīgos klimatiskajos, bet līdzīgos augsnes apstākļos.

Klimatisko apstākļu dažādību iespējams novērtēt, datu iegūvi veicot parauglaukumos, kas izvietoti uz garas transektes, kas ietver atšķirīgas klimatiskās zonas. Latvijas prognožu vajadzībām, šādai transektei vajadzētu stiepties, piemēram, no Polijas Ziemeļiem līdz Somijas Dienvidu reģioniem. Ņemot vērā klimata (IPCC, 2014) un veģetācijas zonu izmaiņas (4.4. att.), pašreizējais klimats pieminētajās teritorijās varētu būt salīdzināms ar Latvijas nākotnes un pagātnes klimatu.

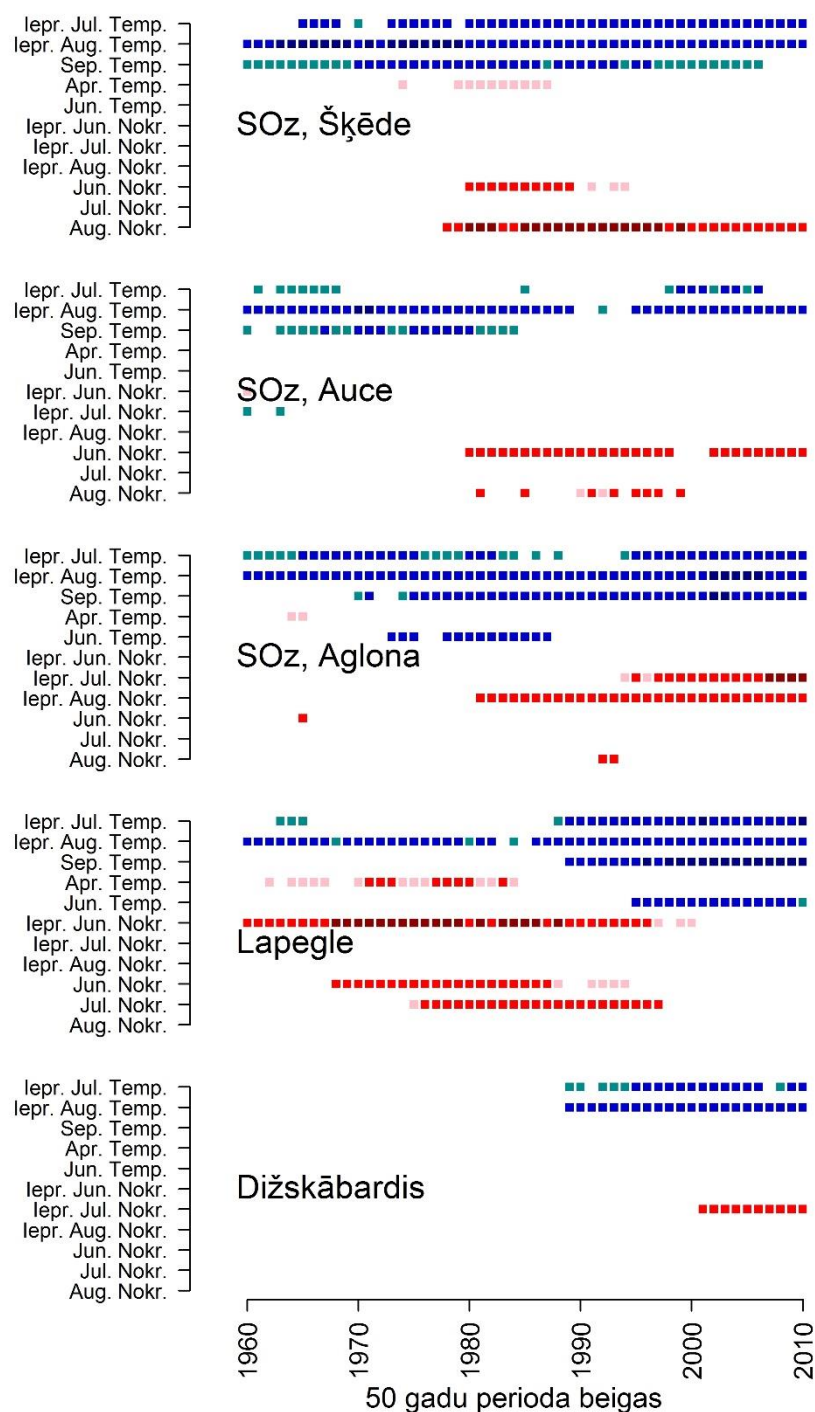


4.3. attēls. Empīriskais un modelētais gadskārtu platums priedei un eglei atšķirīgiem klimata izmaiņu scenārijiem un periodiem atsevišķos Latvijas reģionos.



4.4. attēls. Veģetācijas zonu izplatības prognozes Eiropai uz 21. gs. beigām (A) un uz 22. gs. beigām (no Hickler et al., 2012). Modelēšanā izmantots dinamiskais veģetācijas modelis, izmantojot HadCM3 klimata scenāriju (IPCC, 2014). Attēlā uzskatāmi parādīts, ka vides faktori kļūs labvēlīgi lapu koku sugām.

Par augšanas apstākļu izmaiņām liecina arī atsevišķi novērojumi. Eiropas centrālajā daļā koku augšanu ietekmē ūdens pieejamība vasarā (García-Suárez et al., 2009; Lebourgeois, 2000; Oberhuber et al., 2008), un līdzīgas saiknes pēdējās desmitgadēs tiek novērotas arī vietējo (Elferts, 2008; Matisons et al., 2012) un introducēto koku sugu (4.5. att.), kas ir labi klimata indikatori, augšanā Latvijā.



4.5. attēls. Klimatisko faktoru un introducēto sugu radiālā pieauguma (gadskārtu platuma) ikgadējās mainības saistību izmaiņas Latvijā 20 gs. laikā. Parādīti korelācijas koeficienti, kas aprēķināti 50 gadu slīdošajiem intervāliem. Klimatiskie faktori – mēneša vidējā temperatūra un nokrišņu summas. Attēls parāda nokrišņu un sausuma ietekmes palielināšanos pēdējo desmitgažu laikā.

Audzū ražības izmaiņu raksturošanai papildus informācijai par dimensiju pieaugumu būtu nepieciešams arī koksnes blīvuma novērtējums, līdz ar to būtu iespējams raksturot biomasas izmaiņas. Lai arī ražības raksturojumam galvenais ir vidējais pieaugums, tomēr tādu



augšanas modeļu izveide, kas raksturotu koksnes pieauguma ikgadējo mainību un tā kvalitāti, varētu sniegt labāku izpratni par koksnes īpašībām, kuras ietekmē gadskārtu īpašības un raksts (Kilpeläinen et al., 2005; Telewski et al., 1999). Klimata pārmaiņas, kas ir paātrinājušās pēdējo gadsimtu laikā, jau ir ietekmējušas to koku augšanu, uz kuriem balstīti līdzšinējie modeļi, tādēļ to pilnveidošana, ietverot klimatiskus faktorus gan kā kopēju funkcijas reizinātāju, gan kā modeļu parametru papildinājumu, būtu loģiska. Tomēr šādaī analīzei nepieciešama atbilstoša reference, proti, koki, kas auguši līdzīgos augsnes apstākļos samērā maz mainīgā klimatā, kas ir praktiski neiespējama.

Kā būtisks apgrūtinājums ticamu un precīzu tādu koku augšanas modeļu izstrādē, kuros ietverti klimatiskie faktori, ir augšanas un klimatisko faktoru saistību izmaiņas iekšējo (vecuma) un vides (klimats) apstākļu ietekmē. Pieaugušam kokam novecojot, palielinās tā jutība pret vides faktoriem (Carrer, Urbinati, 2004); šādas saistības var novērtēt, salīdzinot līdzīgos apstākļos augošus kokus ar atšķirīgu vecumu. Vides apstākļu maiņas izraisīto augšanas un klimatisko faktoru saistību izmaiņu prognozēšana ir daudz sarežģītāka, jo ir jāņem vērā būtiski lielāks skaits mainīgo. Informāciju par būtisko klimatisko faktoru nomaiņu atkarībā no klimatiskajiem apstākļiem ir iespējams apjaust, salīdzinot kokus, kas auguši atšķirīgos klimatiskajos, bet līdzīgos augsnes apstākļos. Šādam salīdzinājumam ir nepieciešams vai nu vēsturiskais materiāls (piemēram, no būvkonstrukcijām), vai arī veci koki, kuru augšanas laikā dotajā reģionā ir novērotas izteiktas klimata pārmaiņas. Vēsturiskā materiāla trūkums ir tā nezināmā izcelsme, jo parasti to nav iespējams saistīt ar konkrētiem augšanas apstākļiem, tādēļ biežāk tiek izmantoti veco koku dati. Audzes, kurās saglabājušies veci koki, visbiežāk atrodamas aizsargājamās dabas teritorijas, kur paraugu ievākšana var būt ierobežota, kā arī samērā nelielā daudzumā arī saimnieciskajos mežos. Saimnieciskajos mežos iespējams viegli atrast arī līdzīgos apstākļos augošas jaunākas audzes. Savlaicīga veco (pāraugušo) audžu apzināšana un materiāla ievākšana tajās ir nozīmīgs posms koku augšanas modeļu pilnveidošanas procesā.

## 5. Mistraudzes

Šobrīd mistraudžu veidošana tiek uzskatīta par nozīmīgu ilgtspējīgas mežu apsaimniekošanas daļu. Ilgu laiku to veidošanās bijusi saistīta ar meža apsaimniekošanas kļūdām, t.i., laikus neveiktām jaunaudžu kopšanas cirtēm. Tikai pēdējās desmitgadēs radusies interese par mērķtiecīgi ierīkotu mistraudžu veidošanu un apsaimniekošanu. Sākotnēji interese par skuju koku-lapu koku mistraudžu veidošanu bija saistīta ar vēlmi samazināt skujkoku audžu atjaunošanas izmaksas (Agestam et al., 2006). Interesei pieaugot, nepieciešams pārbaudīt, kā sugu atšķirīgās ekoloģiskās prasības un to mijiedarbība ietekmē koku augšanu un audzes noturību pret biotiskajiem un abiotiskajiem traucējumiem.

Zinātniskās literatūras analīze liecina, ka sugu mistrojums var labvēlīgi ietekmēt audzes noturību, bet ne vienmēr vērojama pozitīva ietekme uz atsevišķas sugas noturības palielināšanu. Mistraudzēs samazinās katras sugas sastopamība audzē, salīdzinot ar tīraudzēm. Šādos apstākļos dendrofāgo kukaiņu un slimību izraisītāju speciālistu sugām ir apgrūtināta saimniekkoku pieejamība un tāpēc mazāka nepieciešamo resursu koncentrācija (Root, 1973). Mistraudzēs veidojas daudzveidīgi apstākļi, nodrošinot vidi lielākai kaitēkļu parazītu un dabisko ienaidnieku sugu dažādībai salīdzinājumā ar tīraudzēm (Russel, 1989). Tātad sugu mistrojums var samazināt biotisko traucējumu izraisītos bojājumus gan tādēļ, ka kāda koku suga ir retāk sastopama (palielina audzes noturību), gan tādēļ, ka blakus augošās sugas palīdz nodrošināt to aizsardzību (palielina sugas noturību). Arī audzes noturību pret vēju iespējams palielināt, veidojot mistrotas audzes. Citu sugu, īpaši lapu koku, piemistrojums egļu audzēs samazina vēja radītos bojājumus audzei (Valinger, Fridman, 2011). Tas gan saistīts ar faktu, ka lielākā daļa vētru mūsu reģionā notiek bezlapu periodā (Jactel et al., 2009; Zeng et al., 2010), nevis ar kādiem specifiskiem lapu koku pielāgojumiem. Līdz šim neatbildēts ir jautājums, vai bojāto egļu īpatsvars mistraudzēs ir mazāks par bojāto egļu īpatsvaru tīraudzēs.

Jāņem vērā, ka sugu telpiskais izvietojums nosaka koku mijiedarbības iespējas. Pētījumu par mistrojuma telpiskā izvietojuma ietekmi uz noturību trūkst. Tiek uzskatīts, ka vienlaidus mistrojums rada vienmērīgus apstākļus, savukārt grupu un nelielu tīraudžu mistrojums rada vienmērīgus apstākļus to iekšienē, un sugu mijiedarbība vērojama to saskares zonās. Arī konkrētu sugu sastopamībai var būt lielāka nozīme noturības veicināšanā nekā mistrojumā esošo sugu skaitam (Hantsch et al., 2014; Setiawan et al., 2014). Gadījumos, ja traucējums ir intensīvs, t.i., liels dendrofāgo kukaiņu skaits, agresīva, invazīva slimība vai spēcīgs vējš, mistraudzēs un tīraudzēs sagaidāms līdzīgs bojājumu apjoms (Bouchard et al., 2005; Fischer et al., 2010; Jung, Burgess, 2009; Santini, Faccoli, 2015; Stueve et al., 2011).

Līdzīgi kā atšķirīga sugu sastāva un telpiskā izvietojuma mistrojumiem atšķiras ietekme uz audzes noturības veicināšanu, tāpat atšķiras arī dažādu mistrojumu ietekme uz ražību. Dažādām sugām atšķiras barības vielu, ūdens un gaismas prasības. Atšķirīgās resursu izmantošanas dēļ, salīdzinot ekosistēmas funkcijas mistraudzēs un tīraudzēs, precīzākam raksturojumam tiek ieteikts “sugu daudzveidību” aizstāt ar “funkcionālo daudzveidību” (Scherer-Lorenzen et al., 2010). Tiek uzskatīts, ka resursu izmantošana mistraudzēs ir efektīvāka – līdz ar to pieņemot, ka arī sagaidāmā krāja mistraudzēs ir lielāka nekā tīraudzēs (Agestam et al., 2006). Tomēr ne vienmēr dažādu sugu līdzāspastāvēšana audzē rada funkcionālo daudzveidību. Sugām ar līdzīgu augšanas gaitu mijiedarbība var būt neitrāla, t.i., ekosistēmas procesi šo sugu mistraudzē un to tīraudzēs ir līdzīgi (Oliver, Larson, 1990). Šādās mistraudzēs sugu daudzveidība būtiski neietekmē audzes ražību (Paquette, Messier, 2011), un tā var būt pat zemāka sugu antagonistiskās mijiedarbības dēļ (Chen, Klinka, 2003).

Atkarībā no sugu sastāva, mistraudzes var būt ražīgākas par kādu, bet mazāk ražīgas par citu no mistrojumā esošo sugu tīraudzēm. Šādā gadījumā mistraudzes pārkums rodas nevis sugu pozitīvās mijiedarbības rezultātā (viena suga palielina otras sugas ražību), bet gan to atšķirīgās augšanas gaitas dēļ – aizstājot mazāk ražīgās sugas aizņemtās platības vienību ar ražīgāku sugu (Lindén, Agestam, 2003). Tātad mistraudzes  $P_{1,2}$  ražība (5.1.) ir atkarīga no atbilstošo sugu īpatsvara ( $m_1$  un  $m_2$ ) mistraudzē un tīraudžu  $P_1$  un  $P_2$  krājas:

$$P_{1,2} = m_1 \cdot P_1 + m_2 \cdot P_2 \quad (5.1.)$$

Savukārt citu sugu mijiedarbības rezultātā var rasties “transgresīva ražība”, t.i., mistraudzes ražība ir lielāka par visu tās sastāvā esošo sugu tīraudžu ražību (Pretzsch, Schütze, 2009). Šādā gadījumā viena mistraudzes platības vienības ražība ir lielāka par summu, ko sastāda 0,5 platības vienību vienas sugas ražība un 0,5 platības vienību otras mistrojumā esošās sugas ražība ( $1 > 0,5 + 0,5$ ). Kā klasisks šādas sugu mijiedarbības piemērs tiek minēta slāpekli (N) saistošo sugu (sakņu simbioze ar baktērijām) pozitīvā ietekme uz slāpekli nesaistošajām sugām (Forrester et al., 2006). Līdzīgi tiek uzskatīts (le Maire et al., 2013; Thelin et al., 2002), ka mistraudzēs tiek efektīvāk izmantota pieejamā radiācija (atšķirīgas gaismas prasības) un barības vielas (atšķirīgs sakņu sistēmas dziļums). Savukārt, mistrojumā izvēloties sugas ar līdzīgām ekoloģiskajām prasībām, lielāka krāja nav sagaidāma (Chen et al., 2003). Iespējams, sugu savstarpējās konkurences dēļ tā būs pat mazāka nekā atbilstošo sugu tīraudzēs. Arī gadījumos, ja koku augšanu limitē kāds cits faktors, nevis tas, kura pieejamība tiek palielināta konkrētajā mistrojumā, mistrojumam nav pozitīvas ietekmes uz augšanu. Piemēram, slāpekli saistošajām sugām nav pozitīvas ietekmes uz slāpekli nesaistošo sugu augšanu, ja attiecīgajos apstākļos augšanu limitē, piemēram, ūdens vai gaisma

(Bouillet et al., 2013). Arī audzes struktūra un biežums ietekmē sugu mijiedarbību. Liela biežuma audzēs spēcīgā konkurence var nomākt pozitīvo mijiedarbību. Savukārt maza biežuma audzēs koku mijiedarbība ir vāja – neatkarīgi no mijiedarbības veida (pozitīva vai negatīva), koki ir par tālu, lai viens otru ietekmētu (Forrester, 2014).

Uzmanība jāpievērš termina “mistraudze” lietojumam dažādos pētījumos. Vairumā pētījumu par mistraudžu noturību nav definēts sugu telpiskais izvietojums un to īpatsvars audzē. Savukārt pētījumos par mistrojuma ietekmi uz koku augšanu sugu īpatsvars izteikts no koku skaita vai šķērslaukuma, bet par mistraudzi tiek uzskatītas gan audzes, kur mistrotās sugas aug vienā stāvā, gan audzes, kur viena suga veido pirmo stāvu, bet cita suga – otro stāvu. Līdz ar to daļā pētījumu rezultāti liecina par mistraudžu ražības pārkumu pār tīraudzēm, bet faktiski salīdzināta krāja, kas Latvijā mežsaimniecības praksē valdošajā izpratnē iegūta vienas sugas tīraudzē ar otras sugas otro stāvu, nevis dažādu sugu mistrojuma audzes pirmajā stāvā. Eiropā pastāvošo definīciju atšķirības analizējuši Bravo-Oviedo et al. (2013). Kopumā mistraudžu definīcijas iespējams iedalīt trīs kategorijās: balstītas uz (1) sugu sastāvu, (2) strukturālajām atšķirībām un (3) attīstības fāzes. Piemēram, sugu mistrojums, kam kopīgs vainagu klājs, t.i., dažādas sugas veido pirmo audzes stāvu, tiek uzskatīts par audzes pagaidu stāvokli, līdz viena no sugām pārmāc citas.

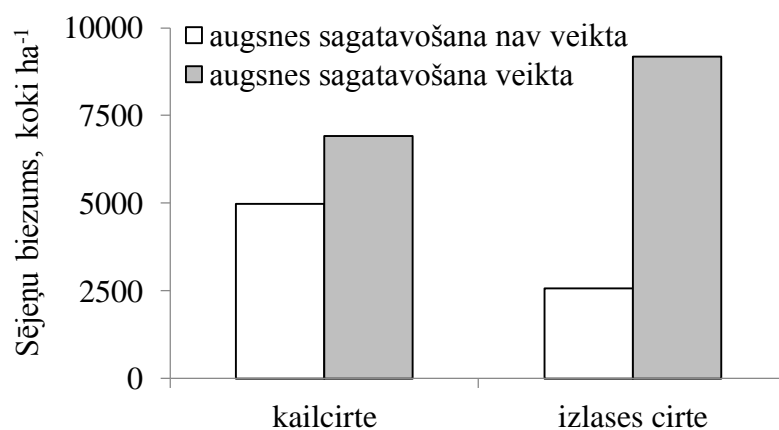
Tā kā meža apsaimniekošana saistīta ar garu rotācijas periodu, kura laikā var mainīties ne vien apsaimniekošanas mērķis un regulējošā likumdošana, kā arī atbildīgās personas, tad praksē izmantojamiem mistraudžu apsaimniekošanas modeļiem jābūt vienkāršiem, viegli saprotamiem. Literatūras apskatā veikts Latvijas saimnieciski nozīmīgāko koku sugu (parastā priede (*Pinus sylvestris* L.), parastā egļe (*Picea abies* (L.) Karst.), bērzi (atsevišķi neizdalot *Betula pendula* Roth. un *B. pubescens* Ehrh., ja nav norādīts sugas pilnais nosaukums), melnalksnis (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.)), kā arī Eiropas dižskābarža (*Fagus sylvatica* L.) mistraudžu apsaimniekošanas pieredzes un ražības salīdzinājums ar atbilstošo sugu tīraudzēm.

### **Egļu-bērzu mistraudzes**

Mistraudžu veidošanai nereti tiek ieteikts izmantot gaismas prasīgās pioniersugas audzes pirmajā stāvā un ēncietīgas vēlās sukcesijas sugas otrajā audzes stāvā. Hemiboreālajos mežos sastopamas šādas dabiski veidojušās egļu-bērzu mistraudzes, kā arī to veidošanās tiek veicināta ar mežsaimnieciskajām darbībām. Piemēram, Zviedrijā audzes galvenokārt tiek atjaunotas, stādot (73% no galvenās cirtes platībām) egli un priedi, kas sastāda attiecīgi 57% un 43% no kopējā izmantoto stādu daudzuma (Anon., 2014). Tomēr arī šādās jaunaudzēs dominē lapu koki, galvenokārt bērzs, kas iesējas dabiskā ceļā (Karlsson et al., 2002). Izmantojot šīs sugas dabiskās atjaunošanās īpašības, tiek izstrādāti mistraudžu veidošanas

pamatprincipi. Galvenais finansiālais ieguvums šim atjaunošanas modelim ir samazinātas stādmateriāla un darbaspēka izmaksas (Agestam et al., 2006).

Par finansiāli pamatotu tiek uzskatīta mistraudžu veidošana, ļaujot bērzam ieaugt stādītu priežu vai egļu audzēs. Bērzam raksturīga augsta sēklu ražība un to dīgļspēja, tomēr sēklu ražas dažādos gados var ievērojami atšķirties (Koski, Tallqvist, 1978), ietekmējot bērza atjaunošanās spējas. Nepieciešamā sēklu apjoma nodrošināšanu veicina blakus augošas bērza audzes, kā arī atstātie sēklas koki (Cameron, 1996). Ar mežsaimnieciskajām darbībām (augšnes sagatavošanu, 5.1. att.) iespējams palielināt iesējušos bērzu daudzumu (Karlsson, 2001; Karlsson et al., 2002). Liela nozīme audzes tālākajā attīstībā ir sugu īpatsvaram pēc jaunaudžu kopšanas, ļaujot saglabāt mistrojumu tālākos audzes attīstības posmos (Fahlvik et al., 2005).



5.1. attēls. Augšnes sagatavošanas ietekme uz lapu koku sējeņu biežumu kailcirtēs un vienlaidus izlases cirtēs 5 – 8 gadus pēc ciršu veikšanas 19 objektos visā Zviedrijas teritorijā (Agestam et al. (2006) pēc Nilsson et al. (2006)).

Skandināvijā plaši pazīstama Zviedrijā izstrādātā “Kronoberga metode” – egļu-bērzu mistraudžu apsaimniekošanas vadlīnijas (Anon., 1985). Sākotnēji tās galvenais mērķis bija samazināt egļu sala bojājumus, izmantojot bērza segaudzi. Pēc kailcirtes izmaiņas platības mikroklimats – biežāk vērojams sals un var veidoties pārmitri apstākļi (Johansson, 2003). Šādos apstākļos eglēm un priedēm ir zema saglabāšanās, un dabiski atjaunojas lapu koku sugas, visbiežāk bērzs, apse, alkšņi. Kad lapu koki izveidojuši biezu segaudzi, veidojas eglēm labvēlīgāki apstākļi – augsne vairs nav pārmitra, arī sala bojājumu varbūtība ir zemāka. Metode sākotnēji paredzēta pakāpeniskai egļu tīraudzes veidošanai, bet iespējams bērzu piemistrojumu saglabāt arī vēlākos audzes attīstības posmos. Metodei ir izdalītas trīs stadijas:

1. Pēc kailcirtes tiek stādītas egles (2500 koki ha<sup>-1</sup>) un ar augšnes sagatavošanu veicināta bērzu sasēšanās. Kad bērzi sasnieguši 3–4 m augstumu, tiek veikta to

skaita samazināšana līdz 3000–4000 kokiem  $\text{ha}^{-1}$ . Egļu, t.sk. dabiski iesējušos, skaits netiek samazināts.

2. Kad bērzi sasnieguši 6–9 m augstumu (caurmērs aptuveni 5 cm), bērzu skaits tiek samazināts līdz 1000 – 1500 kokiem  $\text{ha}^{-1}$ .
3. Bērza segaudze tiek izcirsta, kad bērzi sasnieguši 8–12 m augstumu, t.i., aptuveni 20–25 gadu vecumā. Tiek samazināts arī egļu skaits, atstājot 2000 –2500 kokus  $\text{ha}^{-1}$ . Paredzams, ka bērzu caurmērs šajā metodes posmā sasniedz aptuveni 8 cm, un egļu augstums 3–4 m.

Metodes pēdējā posmā iespējamās alternatīvas - ieteikta 600–800 bērzu saglabāšana vēl 10–15 gadus, līdz bērzu dimensijas ir atbilstošas augstāka standarta apaļo kokmateriālu veidam (Anon., 1985).

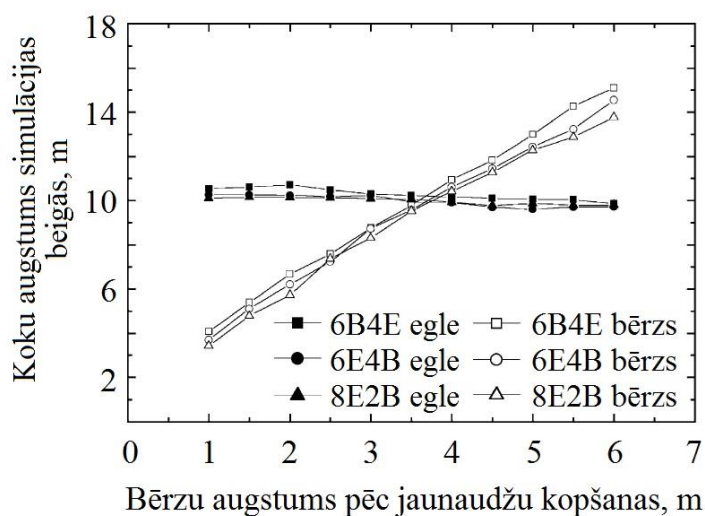
Līdzīgu metodi izstrādājis Tham (1988). Šī metode, saukta par “segaudzes metodi”, paredzēta egļu-bērzu mistraudzēm, kurās abas sugas atjaunojušās dabiski. Metodei ir divi posmi, no kuriem pēdējam ir divas alternatīvas:

1. Kad egle sasniegusi 1,5–2,0 m augstumu, bērza biezums tiek samazināts līdz 600-800 kokiem  $\text{ha}^{-1}$ .
2. Bērza segaudze tiek izcirsta, kad bērzs sasniedzis 30–35 gadu vecumu (caurmērs aptuveni 16 cm).

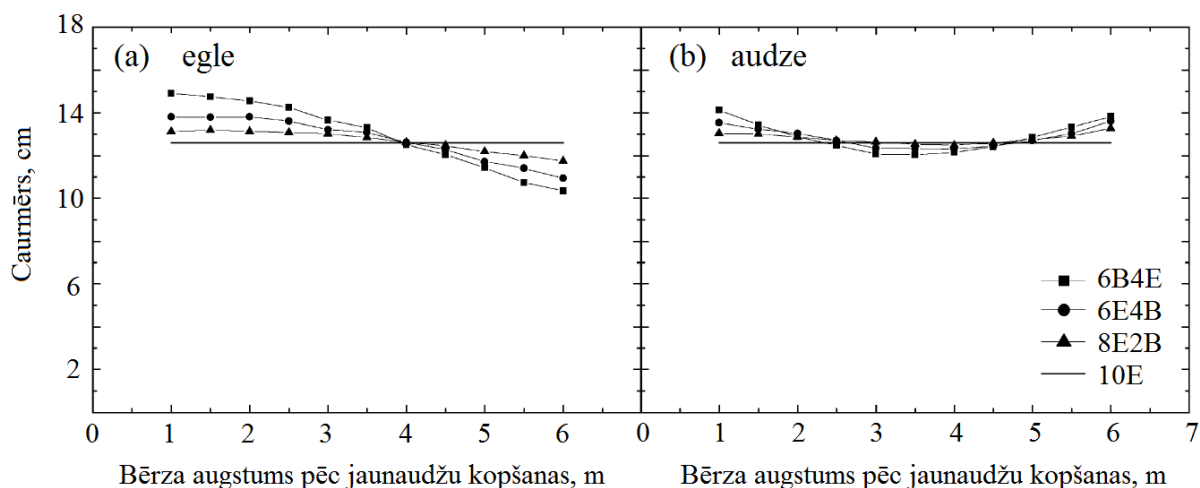
Kā vēl viena alternatīva pēdējam posmam tiek ieteikts atstāt 100–150 bērzu  $\text{ha}^{-1}$ . Šādi iespējams iegūt augstas stumbra un zarojuma kvalitātes bērzus ar lielāku caurmēru.

Kombinētās bērzu dabiskās atjaunošanās un egļu stādīšanas metodes pilnveidošanai izmantots individuāla koka augšanas gaitas modelis, kas ļauj novērtēt sākotnējo (līdz egle sasniedz 13 m augstumu) attīstību audzēm ar atšķirīgu sākotnējo egles un bērza īpatsvaru (Fahlvik et al., 2005). Pētījumā izmantotās audzes izvietotas visā Zviedrijas teritorijā. Pieņemtais audžu sākotnējais stāvoklis līdzīgs situācijai pēc jaunaudžu kopšanas - egļu un bērzu augstums attiecīgi 3 m un 1–6 m, mistraudžu biezums 2500 koki  $\text{ha}^{-1}$ . Egles un bērza koku skaita īpatsvars vienlaidus mistrojumā: 40:60, 60:40 un 20:80. Simulācijas beigās, neatkarīgi no sugu īpatsvara, egle bija vienādā augstumā ar bērzu, ja sākotnējais (pēc jaunaudžu kopšanas) bērza augstums bija 3,5–4,0 m (5.2. att.). Negatīva bērza sākotnējā augstuma ietekme konstatēta uz egles vidējo caurmēru (5.3. att.), un tā ir izteiktāka, pieaugot bērza īpatsvaram audzē. Savukārt, ja bērzu sākotnējais augstums bija mazāks par 4 m, egles caurmērs mistraudzēs bija lielāks nekā tīraudzē. Palielinoties bērza īpatsvaram audzē, novērota negatīva egļu caurmēra sadalījuma nobīde. Neatkarīgi no mistrojuma pakāpes, egles stumbra caurmērs bija vienāds tīraudzēs un mistraudzēs gadījumā, kad sākotnējais bērza augstums bija 4 m. Turklāt, jaunaudžu kopšanā veidojot augstuma sadalījumu, kur bērzs ir nedaudz augstāks par egli, t.i., eglei 3 m un bērzam 4 m, iespējams izvairīties no bērza

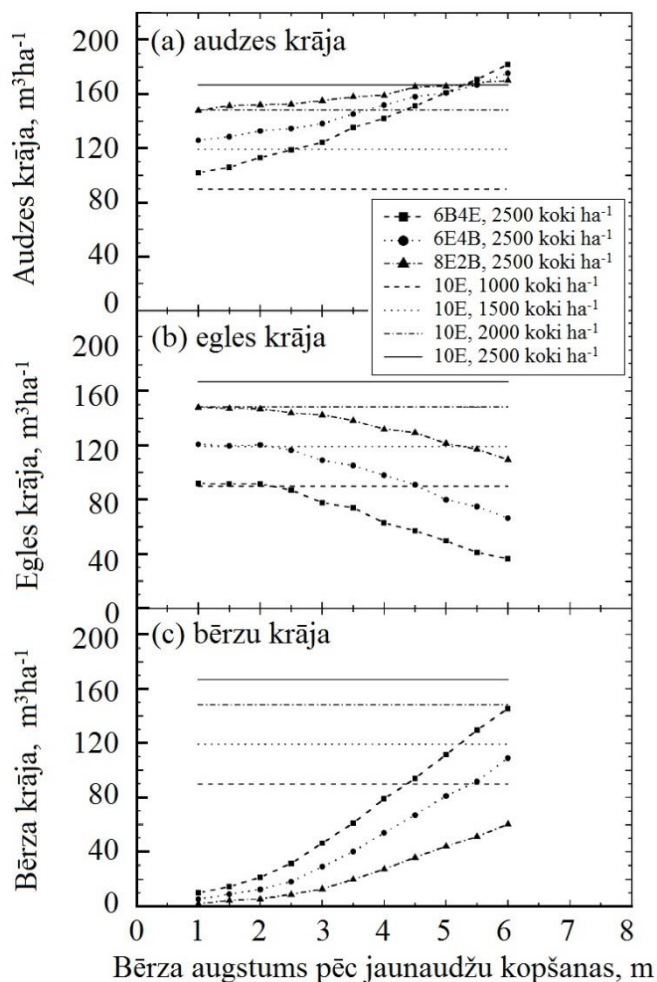
radītajiem egļu jauno dzinumu bojājumiem, tos apperot. Jāpiebilst, ka nav konstatēta nozīmīga šo bojājumu ietekme uz egļu augšanu vai koksnes kvalitāti (Lindén, 2003). Pie vienāda audzes biezuma (2500 koki ha<sup>-1</sup>) mistraudzēs, kur bērza sākotnējais augstums bija mazāks par egles augstumu, bērza krāja ir neliela (5.4. att.; Fahlvik et al., 2005). Tas ietekmē audzes kopējo krāju, un tā ir zemāka nekā egļu tīraudzēs ar tādu pašu biezumu (5.4. att. a). Savukārt mistraudzēs, kur gaismas prasīgā bērza augstums pārsniedz ēncietīgās egles augstumu, iespējams iegūt augstāku kopējo audzes krāju nekā egļu tīraudzēs. Atsevišķi eglei krāja samazinājas, pieaugot sākotnējam egles biezumam un palielinoties sākotnējam bērza augstumam (5.4. att. b). Bērza augstuma negatīvā ietekme uz egles krāju parādījās, bērzam sasniedzot 2 m augstumu. Kopumā pētījums norāda uz iespējām ar kombinētu dabisko atjaunošanos un stādīšanu veidot tādas egļu-bērzu mistraudzes, kuru sastāvā līdz krājas kopšanas cirtei (egļu augstums 13 m) sastopams bērzs (20 līdz 60% no koku skaita), un egles dimensijas ir līdzīgas kā egļu tīraudzēs ar tādu pašu audzes biezumu. Tālākā audzes apsaimniekošana atkarīga no tā, vai īpašnieks/apsaimniekotājs vēlas mistraudzi saglabāt, vai arī – audzē veidot egļu tīraudzi, izcērtot bērzus krājas kopšanas cirtēs.



5.2. attēls. Vidējā egļu (melnie simboli) un bērzu (baltie simboli) augstuma saistība simulācijas beigās atkarībā no bērzu augstuma pēc jaunaudžu kopšanas un sugu īpatsvara mistrojumā. Rezultāti iegūti, izmantojot augšanas gaitas modeli (Fahlvik et al., 2005).



5.3. attēls. Vidējais (a) egles un (b) audzes caurmērs atkarībā no bērza augstuma pēc jaunaudzū kopšanas. Horizontālā līnija norāda vidējo caurmēru egļu tīraudzē. Rezultāti iegūti, izmantojot augšanas gaitas modeli (Fahlvik et al., 2005).



5.4. attēls. Audzes (a), egles (b) un bērzu (c) krāja pēc 15 gadu simulācijas atkarībā no bērza sākotnējā augstuma. Horizontālās līnijas norāda krāju egļu tīraudzēs. Rezultāti iegūti, izmantojot augšanas gaitas modeli (Fahlvik et al., 2005).

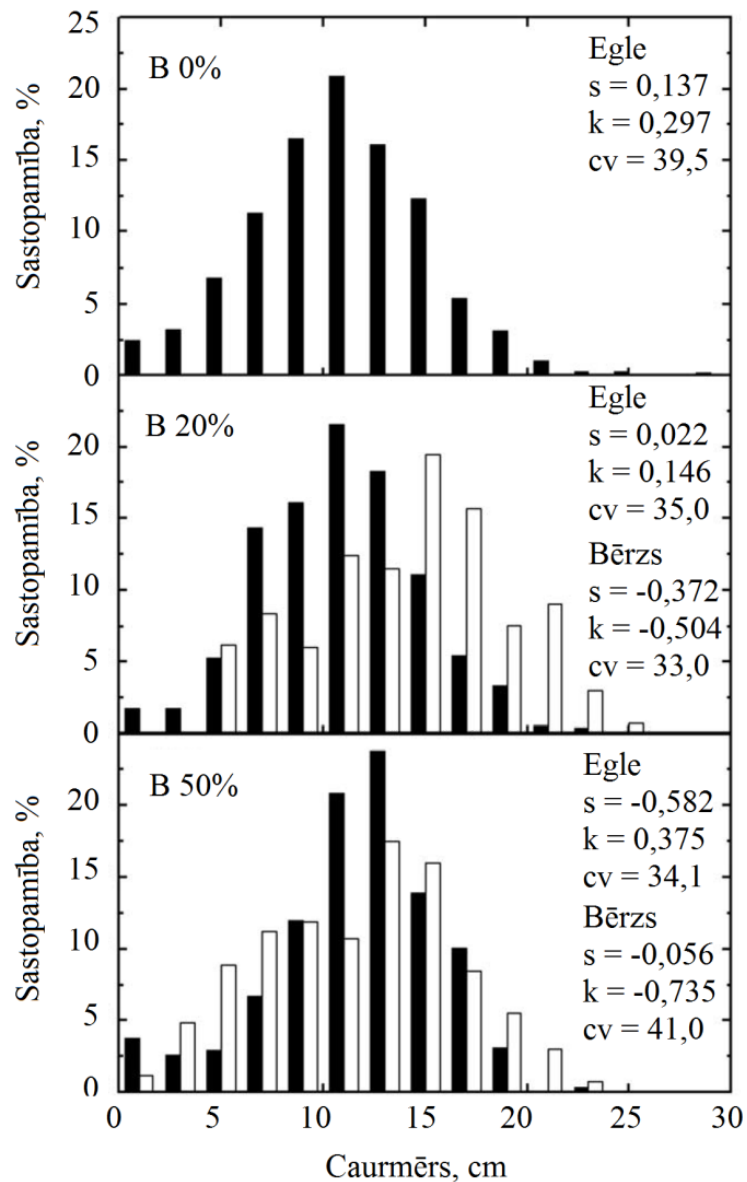


Līdzīgā pētījumā Zviedrijas dienvidos (Fahlvik et al., 2011) vērtētas egļu-bērzu mistraudzes 4 un 10 gadus pēc jaunaudžu kopšanas. Audze veidojusies, stādot trīsgadīgus egļu kailsakņu stādus un ļaujot dabiski izaugt bērzam. Jaunaudžu kopšanā veidotas egļu tīraudzes un mistraudzes ar bērzu īpatsvaru 20 un 50% no kopējā koku skaita. Audžu biezums pēc koku skaita samazināšanas bija 2000–2500 koki ha<sup>-1</sup>. Audžu uzmērīšana veikta trīs reizes: 12, 16 un 22 gadu vecumā. Konstatēts, ka egles caurmērs tīraudzēs un abu pakāpju mistraudzēs bijis līdzīgs visā novērojumu periodā, t.i., līdz 22 gadu vecumam (5.1. tab.). Arī abu sugu dominējošais augstums saglabājās līdzīgs. Desmit gadu tekošais vidējais periodiskais bērza caurmēra pieaugums mistraudzēs ar 20% piemistrojumu bija par 21% lielāks nekā mistraudzēs ar 50% piemistrojumu. To, iespējams, ietekmējusi pētījuma audžu ierīkošana – jaunaudžu kopšanā izvēlēti labāk augošie bērzi, un jo mazāks atstāto bērzu skaits, jo to vidējās dimensijas lielākas. Egles caurmēra sadalījums uzrādīja būtisku pozitīvu asimetriju mistraudzēs ar 50% bērza piemistrojumu, salīdzinot ar egļu tīraudzēm un mistraudzēm ar 20% bērza piemistrojumu (5.5. att.). Šķērslaukuma tekošais periodiskais pieaugums tīraudzēs un mistraudzēs bija līdzīgs, bet tam novērota tendence pieaugt līdz ar egles īpatsvara palielināšanos. Egles krājas īpatsvars mistraudzēs ar 20 un 50% bērza piemistrojumu pieauga no 59 un 39% 13 gadu vecumā līdz atbilstoši 70 un 52% 22 gadu vecumā (5.6. att.). Bērzu piemistrojumam konstatēta būtiska negatīva ietekme uz egles zarojuma kvalitāti. Egles pirmā zaļā zara augstums 22 gadu vecumā bija būtiski lielāks egļu tīraudzēs nekā mistraudzēs ar 50% bērza piemistrojumu (5.7. att.). Mistraudzēs bērza dzīvais vainags bija līdzīgs: attiecīgi 62 un 59%, ja bērza piemistrojums sastādīja 20 un 50%. Bērza radītie bojājumi jaunajiem egļu dzinumiem (appērsana) abu pakāpju mistraudzēs bija līdzīgi. Pētījumā simulēta audžu attīstība līdz 66 gadu vecumam. Vidējais krājas pieaugums mistraudzēs (attiecīgi 20 un 50% bērza piemistrojums) bija par 6 un 17% mazāks nekā egļu tīraudzēs.

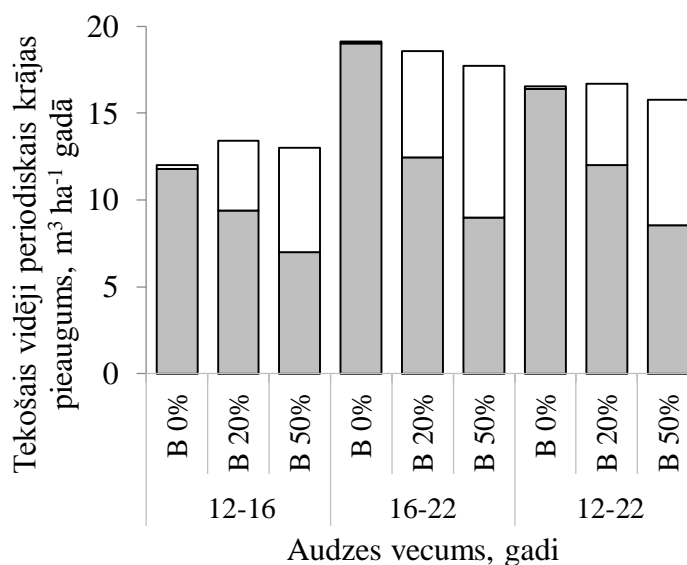
5.1. tabula. Audžu parametri 13, 16 un 22 gadu vecumā (Fahlvik et al., 2011)

Audzes vecums, gadi	Bērzu skaita īpatsvars, %	D <sub>g</sub> , cm		Augstums, m		Šķērslaukums, m <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup>			Krāja, m <sup>3</sup> ha <sup>-1</sup>		
		Egle	Bērzs	Egle	Bērzs	Egle	Bērzs	Audze	Egle	Bērzs	Audze
12	0	6,1	-	4,4	-	4,7	0,0	4,7	15,8	0,0	15,8
	20	6,1	8,7	4,6	7,6	3,7	2,0	5,7	12,1	8,3	20,3
	50	6,4	8,1	4,8	7,0	2,7	3,4	6,1	8,7	13,9	22,5
16	0	9,8	-	7,1	-	14,3	0,1	14,4	61,8	0,7	62,5
	20	9,7	12,4	7,6	10,6	11,2	4,6	15,8	49,6	25,4	75,0
	50	10,0	11,3	7,9	10,3	7,8	7,2	15,0	36,0	39,7	75,8
22	0	13,9	-	10,8	-	28,2	0,2	28,4	172,4	1,4	173,8
	20	13,4	16,7	11,1	14,3	20,3	8,4	28,7	125,1	54,8	179,9
	50	13,7	14,8	11,3	13,7	14,6	12,3	27,0	89,9	84,4	174,4

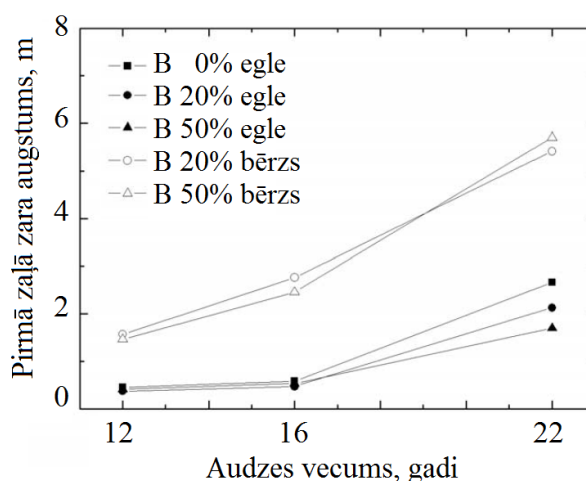
D<sub>g</sub> – vidējais svērtais caurmērs.



5.5. attēls. Relatīvais egļu (melnie stabiņi) un bērzu (baltie stabiņi) caurmēra sadalījums egļu tīraudzēs (B 0%) un mistraudzēs ar 20% (B 20%) un 50% (B 50%) bērzu piemistojumu 22 gadu vecumā.  $s$  – asimetrijas koeficients,  $k$  – ekscesa koeficients,  $cv$  – variācijas koeficients (Fahlvik et al., 2011).



5.6. attēls. Tekošais vidēji periodiskais krājas pieaugums eglēm (pelēks) un bērziem (balts) egļu tīraudzēs (B 0%) un mistraudzēs ar 20% (B 20%) un 50% (B 50%) bērzu piemistojumu 12–16, 16–22 un 12–22 gadu vecumā (Fahlvik et al., 2011).

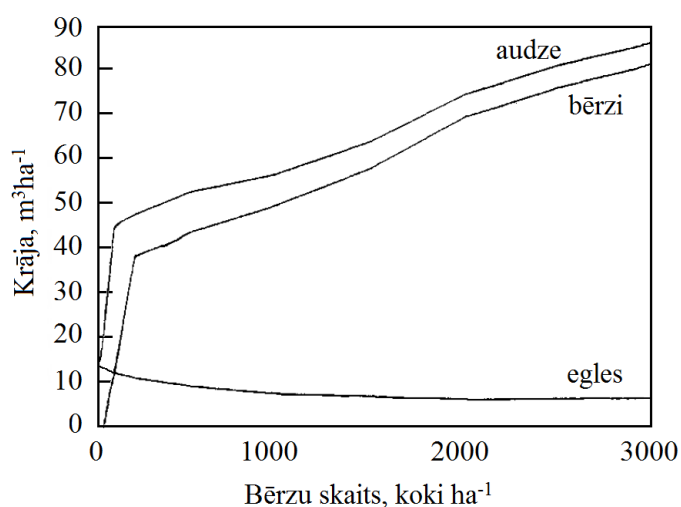


5.7. attēls. Egļu un bērzu pirmā zaļā zara augstums egļu tīraudzēs (B 0%) un mistraudzēs ar 20% un 50% bērzu piemistojumu 12, 16 un 22 gadu vecumā (Fahlvik et al., 2011).

Zviedrijas dienvidu daļā izveidots eksperiments, salīdzinot dažādas pakāpes egļu-bērzu mistraudzes (Lindén, 2003). Audze veidota, stādot egli un ļaujot dabiski iesēties bērziem. Pirmie bērzi iesējušies 4 gadus pirms egles stādīšanas, bet pēdējie – 6 gadus pēc tās. Jaunaudžu kopšana veikta 16 gadus pēc egles stādīšanas, veidojot iespējami līdzīgu abu sugu augstumu. Turpmākajos četros gados augstuma tekošais vidēji periodiskais pieaugums abām sugām bijis līdzīgs, un audze attīstījusies vienmērīgi. Arī abu sugu augstuma tekošais vidēji periodiskais pieaugums to tīraudzēs un mistraudzēs bija līdzīgs. Caurmēra tekošais vidēji

periodiskais pieaugums eglei bija līdzīgs tīraudzēs un mistraudzēs, bet bērzam konstatēts lielāks caurmēra tekošais vidēji periodiskais pieaugums mistraudzēs, kur tā īpatsvars ir mazāks (20%, salīdzinot ar 50%). Tas gan skaidrots ar zemāku sākotnējo audzes un bērza biezumu šajās audzēs. Mistraudzēs novērota egļu appērsana, kas samazināja to tekošo vidēji periodisko augstuma pieaugumu. Šo bojājumu apjoms no gada uz gadu mainījās, norādot uz to īslaicīgo ietekmi.

Tham (1994) veicis simulāciju, salīdzinot egļu-bērzu mistraudzes ar egļu tīraudzēm. Arī šajā pētījumā mistraudzes veidotas, izmantojot kombinēto metodi. Stādīto egļu biezums 1600 koki  $\text{ha}^{-1}$ , bērzu biezums veidots jaunaudžu kopšanā līdz 15 gadu vecumam: 1200, 2000, 2500 un 3000 koki  $\text{ha}^{-1}$ . Ņemot vērā lielo bērza skaitu audzē un to augstuma pārkumu, šis mistraudzes veids sākotnēji atspoguļo egļu izdzīvošanu bērzu audzē. Līdz kopšanas cirtei 20 gadu vecumā audzes krāju galvenokārt veido bērzs (5.8. att.). Bērzu skaits samazināts 20 gadu vecumā, un atlikušie bērzi izcirsti 30 gadu vecumā. Egļu skaits samazināts 40 un 45 gadu vecumā. Neatkarīgi no sākotnējā bērzu skaita, mistraudžu krāja bija lielāka nekā tīraudžu krāja (5.2. tab.). Visaugstākā ( $394 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ ) kopējā krāja 20 gadu vecumā iegūta mistraudzēs ar 2000 bērzu piemistrojumu.



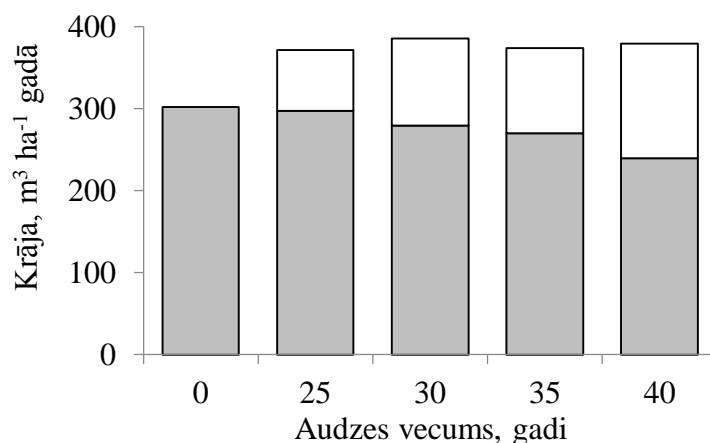
5.8. attēls. Bērzu, egļu un mistraudzes kopējā krāja atkarībā no bērzu skaita 20 gadu vecumā.

Rezultāti iegūti, izmantojot augšanas gaitas modeli (Tham, 1994).

5.2. tabula. Egļu un bērzu krāja dažādas pakāpes mistraudzēs un egļu tīraudzēs. Rezultāti iegūti, izmantojot augšanas gaitas modeli (Tham, 1994)

Bērzu biezums, koki ha <sup>-1</sup>	Izcirstā bērzu krāja 20 gadu vecumā, m <sup>3</sup> ha <sup>-1</sup>	Izcirstā bērzu krāja 30 gadu vecumā, m <sup>3</sup> ha <sup>-1</sup>	Krāja 50 gadu vecumā, m <sup>3</sup> ha <sup>-1</sup>		
			Bērzu	Egļu	Audzes
0	-	-	-	299,6	299,6
1200	36,5	47,1	83,6	303,3	386,9
2000	48,5	54,7	103,2	290,6	393,8
2500	50,4	56,0	106,3	280,9	387,2
3000	57,4	58,5	115,9	269,2	385,1

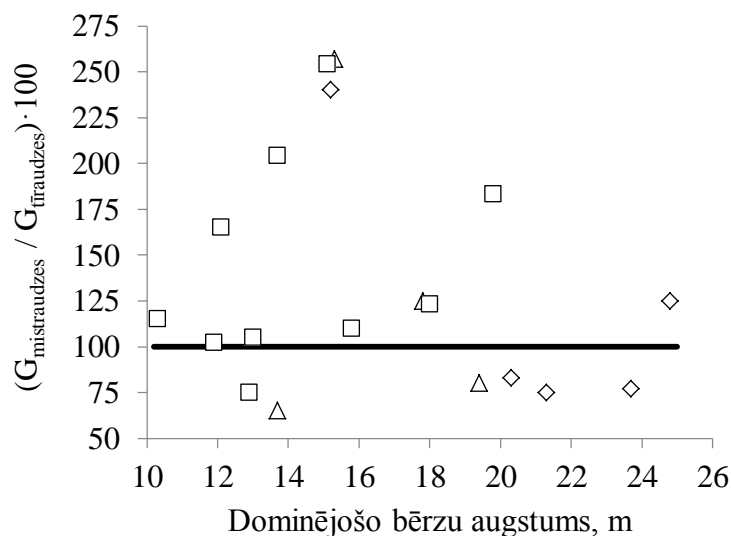
Salīdzināta simulācijas iegūtā krāja audzēm, kur bērzi izcirsti atšķirīgā vecumā. Audzēs, kur bērzs izcirsts 25 gadu vecumā, egļu krāja 50 gadu vecumā ir līdzīga egļu tīraudžu krājai (5.9. att.).



5.9. attēls. Egļu (pelēks) un bērzu (balts) krāja 50 gadu vecumā atkarībā no audzes vecuma, kad izcirsti bērzi. Rezultāti iegūti, izmantojot augšanas gaitas modeli (Tham, 1994).

Norvēģijas DA salīdzinātas egļu-bērzu mistraudzes (bērza šķērslaukuma īpatsvars 10–90%) ar egļu tīraudzēm (Frivold, Frank, 2002). Pētījumā nošķirts trīs veidu bērza piemistrojums: (1) kārpainā, (2) pūkainā un (3) abu sugu bērzu. Egļu un bērzu vecums katrā audzē bija līdzīgs, un tas bija no 19 līdz 49 gadiem (vecums krūšaugstumā). Kopšanas cirtes šajās audzēs nebija veiktas. Mistraudžu šķērslaukums bija par 36% lielāks nekā egļu tīraudzēs (5.10. att.). Bērza piemistrojuma pozitīvā ietekme uz šķērslaukumu novērota audzēs uz nabadzīgām augsnēm, t.i., kur dominējošo bērzu augstums zemāks par 17–20 m. Mistraudžu šķērslaukums bija būtiski (par 55%) lielāks par egļu tīraudžu šķērslaukumu, ja dominējošo bērzu augstums bija mazāks par 17 m. Savukārt audzēs uz auglīgākām augsnēm (ja dominējošo bērzu augstums pārsniedza 17 m) mistraudžu šķērslaukums bija tikai par 2%

lielāks (ne statistiski būtiski) nekā egļu tīraudzēm. Egļu šķērslaukumam konstatēta negatīva korelācija ar bērzu īpatsvaru audzē.



5.10. attēls. Egļu-bērzu (Δ; audzes sastāvā abas bērzu sugas), parastās egles-kārpainā bērza (◇) un parastās egles-pūkainā bērza (□) mistraudžu šķērslaukuma attiecība pret egļu tīraudžu (nepārtrauktā līnija) šķērslaukumu (Frivold, Frank, 2002).

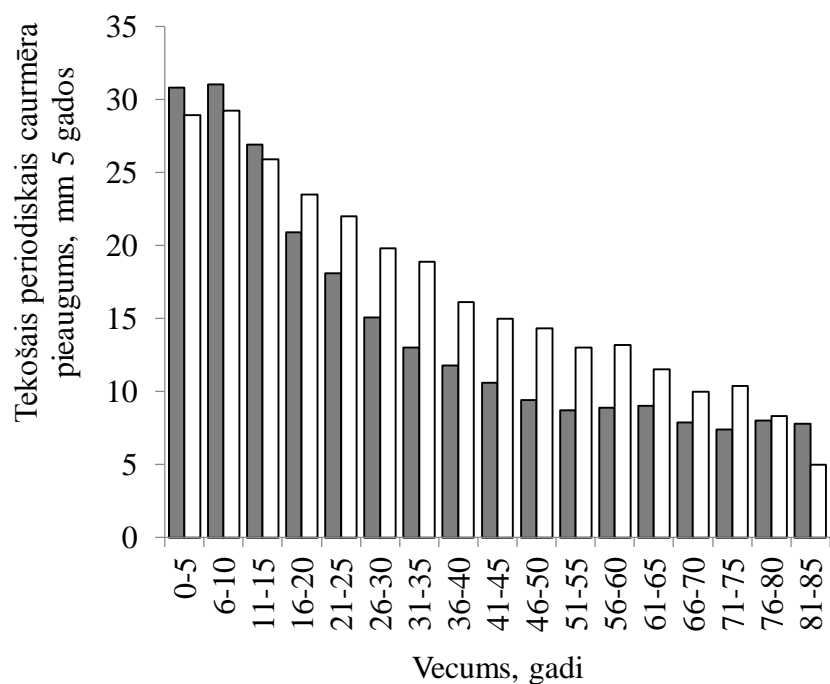
Mård (1996) Zviedrijas dienvidu un centrālajā daļā vērtējis bērza ietekmi uz egļu augšanu dabiski veidojušās egļu-bērzu mistraudzēs, kurās līdz 20–30 gadu vecumam saimnieciskā darbība nav veikta. Izvēlētas vienvecuma audzes ar bērzu biezumu vismaz 10 000 koki ha<sup>-1</sup>. Egļu sākotnējais krājas īpatsvars no 5 līdz 65% (mediāna 30%). Tajās veikta kopšanas cirte, izcērtot visus vai atstājot 500 bērzus ha<sup>-1</sup>; egļu skaits nav samazināts. Pēc pieciem gadiem veikti mērījumi. Egles tekošais vidēji periodiskais krājas pieaugums bija būtiski, par 1,5 m<sup>3</sup> ha<sup>-1</sup> gadā augstāks, ja izcirsts viss bērza piemistrojums. Savukārt audzes piecu gadu tekošais vidēji periodiskais krājas pieaugums bija būtiski augstāks, ja bērza piemistrojums saglabāts. Egļu caurmērs bija būtiski zemāks audzēs ar saglabāto bērza piemistrojumu. Līdzīgi arī ha<sup>-1</sup> attiecības atšķirības bija būtiskas, un mistrojumā augošās egles bija slaidākas. Saglabātajam bērza piemistrojumam bija lielāka ietekme uz nomātajām, nevis dominējošām eglēm. Reaģējot uz uzlabotajiem gaismas apstākļiem, nomākto egļu piecu gadu tekošais vidēji periodiskais krājas pieaugums bija būtiski, par 1,6 m<sup>3</sup> ha<sup>-1</sup> gadā augstāks, ja izcirsti visi bērzi. Dominējošajām eglēm tekošais vidēji periodiskais krājas pieaugums abu veidu (bērzu piemistrojums saglabāts/izcirsts) audzēs būtiski neatšķīrās. Ja bērza piemistrojums saglabāts, arī egļu caurmēra tekošais vidēji periodiskais pieaugums bija zemāks

(5.3. tab.). Mistraudzēs dominējošajām eglēm bija būtiski lielāka augstuma standartnovirze, t.i., pieauga eglu augstuma variācija.

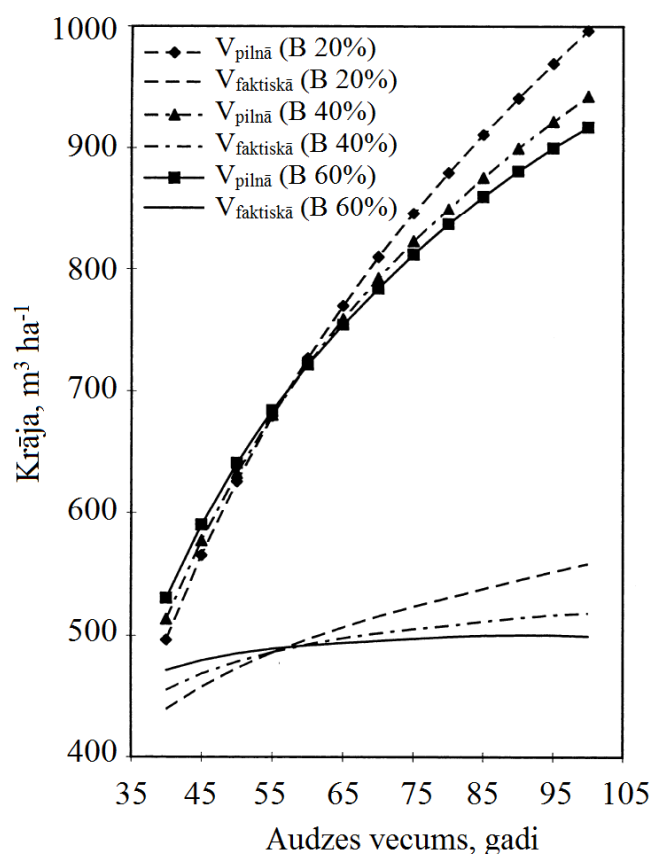
5.3. tabula. Audžu parametri  $\pm$  standartklūda nomāktajām un dominējošajām eglēm audzēs, kur izcirsti visi bērzi vai saglabāts to piemistrojums (Mārd, 1996)

Eglu stāvoklis	Audzis veids	Tekošais vidēji periodiskais krājas pieaugums, $\text{m}^3 \text{ha}^{-1}$ gadā	Tekošais vidēji periodiskais caurmēra pieaugums, mm gadā	Tekošais vidēji periodiskais augstuma pieaugums, cm gadā
Dominējošās	Mistraudze	$2,66 \pm 0,19$	$4,7 \pm 0,27$	$31,9 \pm 2,17$
	Tīraudze	$3,04 \pm 0,19$	$5,6 \pm 0,27$	$21,3 \pm 2,19$
Nomāktās	Mistraudze	$1,89 \pm 0,26$	$2,1 \pm 0,25$	$12,0 \pm 1,33$
	Tīraudze	$3,53 \pm 0,25$	$3,2 \pm 0,25$	$15,2 \pm 1,31$

Pētījumu par eglu-bērzu mistraudzēm pēc jaunaudzū vecuma ir maz. Jōgiste (1998) simulējis eglu un bērzu krājas pieaugumu šo sugu mistraudzēs, balstoties uz informāciju par 44–88 gadus vecām audzēm auglīgās augsnēs Igaunijā. Bērza krājas īpatsvars šajās audzēs bija no 6 līdz 41%. Novērota tendence, ka bērza caurmērs mistraudzēs ir lielāks nekā eglei. Empīrisko datu piecu gadu tekošais periodiskais caurmēra pieaugums atkarībā no koku vecuma norāda uz atšķirīgu sugu attīstību (5.11. att.). Balstoties uz šiem datiem, simulēta audzes krājas dinamika (5.12. att.). Simulētā perioda sākumā audzēs ar 60 un 40% koku skaita bērza īpatsvaru salīdzinājumā ar 20% bērzu piemistrojumu bija lielāka gan faktiskā, t.i., saglabājušos koku, krāja, gan pilnā krāja, t.i., ietverot arī izcirsto krāju un dabisko atmirumu. Sasniedzot 55–65 gadu vecumu, lielāka krāja ir audzēm ar mazāku bērza piemistrojumu. Dabiskā eglu-bērzu mistraudžu attīstībā vērojama pakāpeniska gaismas prasīgo, salīdzinoši ātraudzīgāko bērzu skaita samazināšanās. Simulēta tās ietekme uz audzes krājas dinamiku, bērza īpatsvaram 40 gadu vecumā sākot samazinoties no 60 līdz 30% no koku skaita. Tā salīdzināta ar krājas dinamiku mistraudzēs ar 20% bērza īpatsvaru (5.13. att.). Audzēs, kur bērza īpatsvars samazinājies, gan faktiskā, gan pilnā krāja bija mazāka. Secināts, ka audzes krāja ir augstāka audzēs, kur neliels bērza piemistrojums saglabāts visā rotācijas periodā, salīdzinājumā ar audzēm, kur bērza piemistrojums sākotnēji ir augsts, un 40 gadu vecumā tas sāk samazināties.

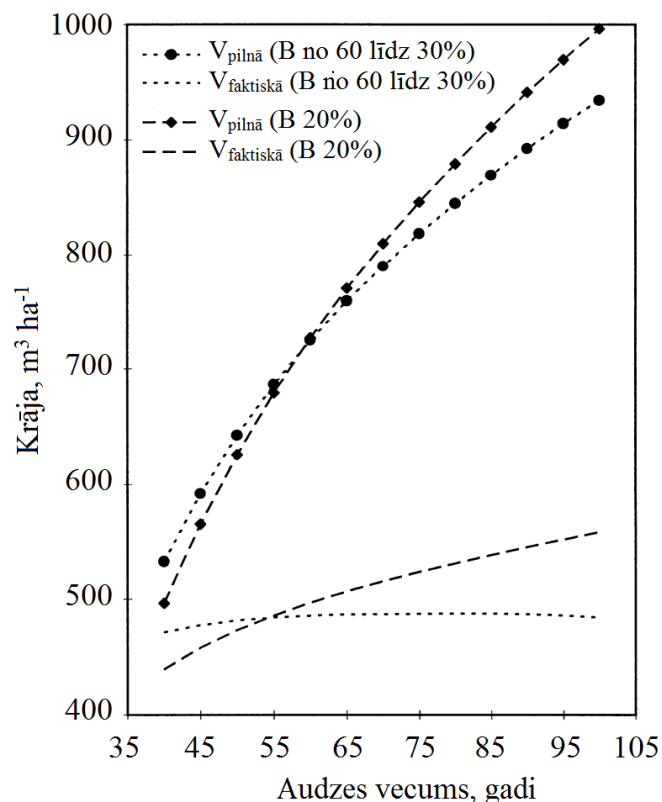


5.11. attēls. Tekošais periodiskais egles un bērza caurmēra pieaugums piecu gadu laikā atkarībā no vecumklases (Jōgiste,1998).



5.12. attēls. Audzes faktiskā ( $V_{\text{faktiskā}}$  – saglabājušos koku) un pilnā ( $V_{\text{pilnā}}$  – ietverot arī izcirsto krāju un dabisko atmirumu) krāja egļu-bērzu mistraudzēs ar 20, 40 un 60% bērza (B) pirmā stāva koku skaita īpatsvaru. Rezultāti iegūti, izmantojot augšanas gaitas modeli (Jōgiste,1998).





5.13. attēls. Audzes faktiskā ( $V_{\text{faktiskā}}$  – saglabājušos koku) un pilnā ( $V_{\text{pilnā}}$  – ietverot arī izcirsto krāju un dabisko atmirumu) krāja egļu-bērzu mistraudzēs, kur 40 gadu vecumā sākas bērza (B) piemistrojuma samazināšanās no 60 līdz 30%, salīdzinot ar mistraudzēm, kur bērza īpatsvars visā rotācijas periodā ir 20% Rezultāti iegūti, izmantojot augšanas gaitas modeli (Jõgiste, 1998).

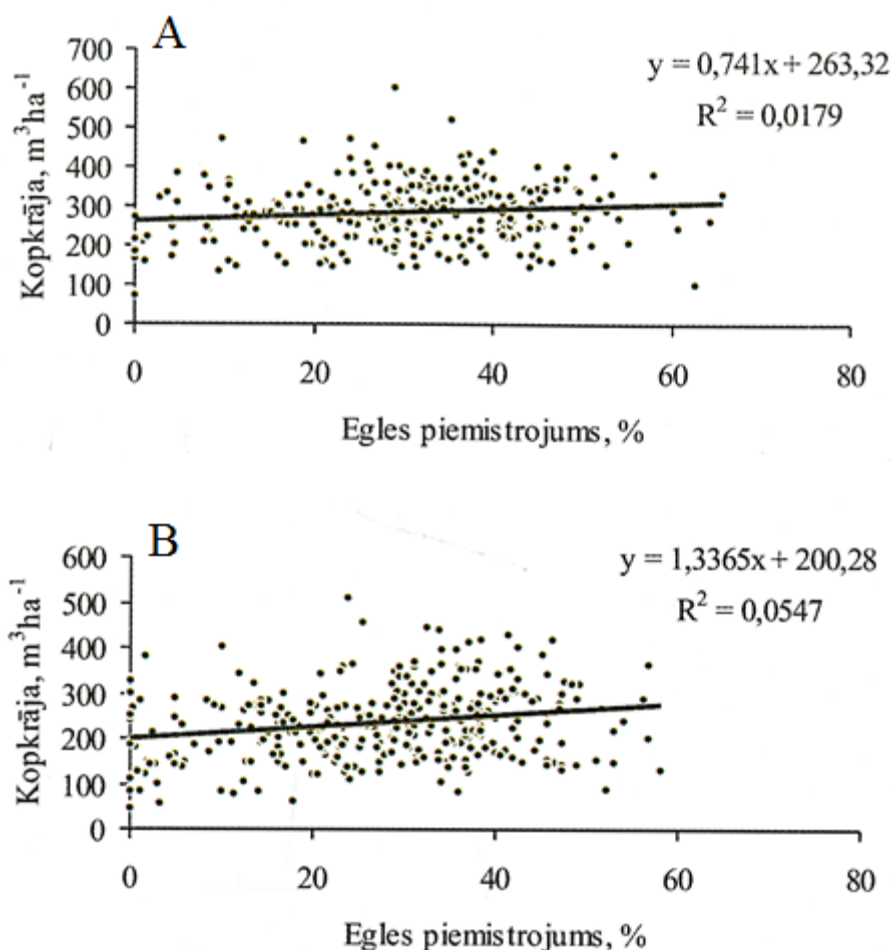
Agestam et al. (2006) izmantojis Mielikäinen (1985) Somijā iegūtos rezultātus par krāju un vidējo krājas pieaugumu egļu-bērzu audzēs. Pētījums veikts, simulējot audžu augšanu. Precīzāka informācija par pētījuma dizainu nav pieejama. Rezultāti liecina par augstāku krāju un tās pieaugumu audzēs ar bērza piemistrojumu (5.4. tab.).

5.4. tabula. Krāja un vidējais krājas pieaugums egļu-bērzu mistraudzēs un egļu tīraudzēs.

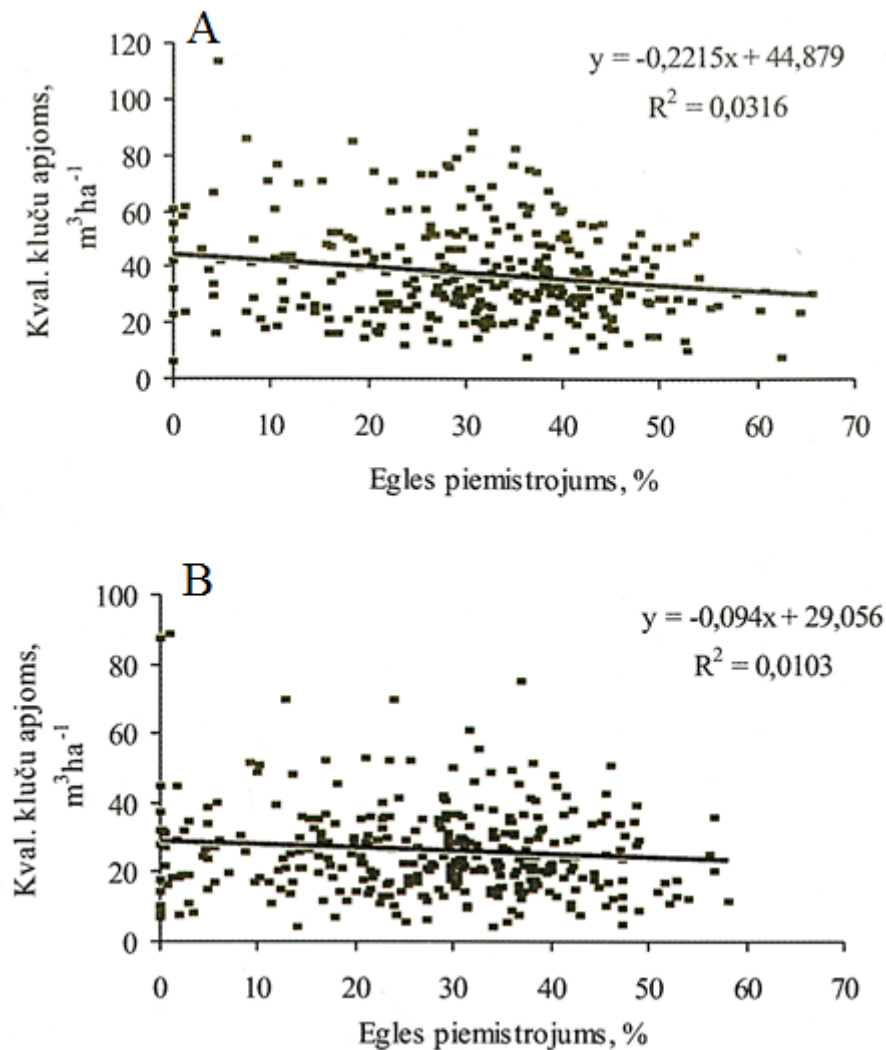
Rezultāti iegūti, izmantojot augšanas gaitas modeli (Mielikäinen, 1985)

Egļu: bērzu skaita attiecība audzē	Krāja, $\text{m}^3 \text{ha}^{-1}$	Rotācijas periods, gadi	Vidējais krājas pieaugums, $\text{m}^3 \text{ha}^{-1} \text{gadā}$	Relatīvā krāja
100:0	527	85	6,2	100,0
75:25	547	85	6,4	103,8
50:50	550	85	6,5	104,4
30:70	549	85	6,5	104,0

Egļu piemistrojumam konstatēta pozitīva ietekme uz 55–120 gadus vecu egļu-bērzu mistraudžu krāju arī Latvijā (Zālītis, 2006). Vērtēta arī bērzu kvalitāte, kas raksturota ar augstvērtīgo finierkluču apjomu, t.i., tādu finierkluču, kuru minimālais garums 2,0 m, minimālais caurmērs tievgalī bez mizas 20 cm, ar mizu 22 cm, bez zariem, plaisām un rētām, raukumu līdz 1% un ovālumu kluča vidū mazāku par 2 cm. Egļu īpatsvaram palielinoties par 10% no krājas, mistraudžu krāja palielinās par 7 un 13 m<sup>3</sup> ha<sup>-1</sup> attiecīgi sausieņos un pārējos mežos, tomēr sakarība izskaidro nelielu daļu (1-5%) pazīmes variācijas (5.14. att.). Lielāka piemistrojuma ietekme pārējos mežos skaidrota ar mistrojuma sastāvā esošo bērza sugu augšanas atšķirībām. Sausieņos biežāk sastopams kārpainais bērzs, kas ir ātraudzīgāks par pārējos mežos biežāk sastopamo pūkaino bērzu. Kvalitatīvo finierkluču apjoms ir lielāks sausieņos. Konstatēta egļu piemistrojuma ietekme uz kvalitatīvo finierkluču apjomu. Sausieņos bērzu tīraudzēs tas ir 45 m<sup>3</sup> ha<sup>-1</sup>, bet mistraudzēs ar 50 un 70% egļu piemistrojumu – attiecīgi 34 un 29 m<sup>3</sup> ha<sup>-1</sup> (5.15. att.).



5.14. attēls. Audzes krāja atkarībā no egļu piemistrojuma īpatsvara audzē (A) sausieņos un (B) pārējos mežos (Zālītis, 2006).



5.15. attēls. Bērzu kvalitatīvo finierkluču apjoms atkarībā no egļu piemistrojuma īpatsvara audzē (A) sausieņos un (B) pārējos mežos (Zālītis, 2006).

Salīdzinot egļu tīraudzi ar egļu-bērzu (koku skaita attiecība 20:80, 30:70, 40:60 un 60:40) mistraudzi 20–45 gadu vecumā, konstatēta pozitīva bērza piemistrojuma ietekme uz egles kvalitāti – mistraudzēs konstatēts par 3,4 mm tievāks resnākais zars un par 32% mazāks zaru skaits, kā arī par 13% vairāk koku bez defektiem, t.i., padēliem, stumbra izliekumiem, dubultajām galotnēm (Klang, Ekö, 1999).

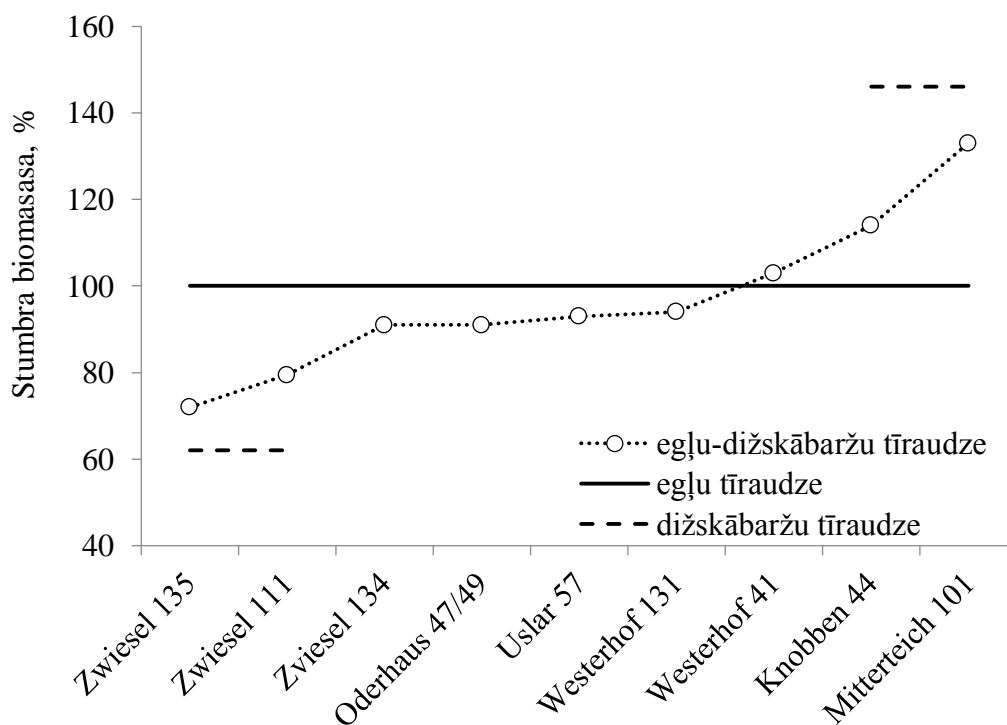
Kopumā secināms, ka, veidojot egļu-bērzu mistraudzes, izmantojot kombinētu dabisko (bērzs) atjaunošanu ar stādīšanu (egle), iespējams samazināt audžu atjaunošanas izmaksas. Atbilstošos meža tipos (eglei mazāk piemērotas augsnes), mērķtiecīgi audzi apsaimniekojot, atsevišķos gadījumos no mistraudzēm iespējams iegūt līdzīgu audzes krāju nekā no egļu tīraudzēm. Līdz šim veiktajos pētījumos nav nošķirtas “mistraudzes”, ko faktiski veido bērza audze un egles otrais stāvs, un mistraudzes, kurās abu sugu kokiem ir līdzvērtīgs augstums.

Paredzams, ka audžu atjaunošanas laikā plānojot piemērotu sugu telpisko izvietojumu (t.i., paredzot treilēšanas ceļu atrašanās vietas) un bērza piemistrojumu izcērtot 25–30 gadu vecumā, iespējams iegūt lielāku audzes pilno krāju (galvenās cirtes + kopšanas cirtes krāja). Liela daļa pētījumu veikta, izmantojot dažādus augšanas gaitas modeļus un paredz bērzu izciršanu kopšanas cirtēs. Trūkst informācijas par mērķtiecīgi ierīkotām egļu-bērzu mistraudzēm, kur bērza piemistrojums saglabāts, līdz tas sasniedz ciršanas vecumu.

### **Egļu-dižskābarža mistraudzes**

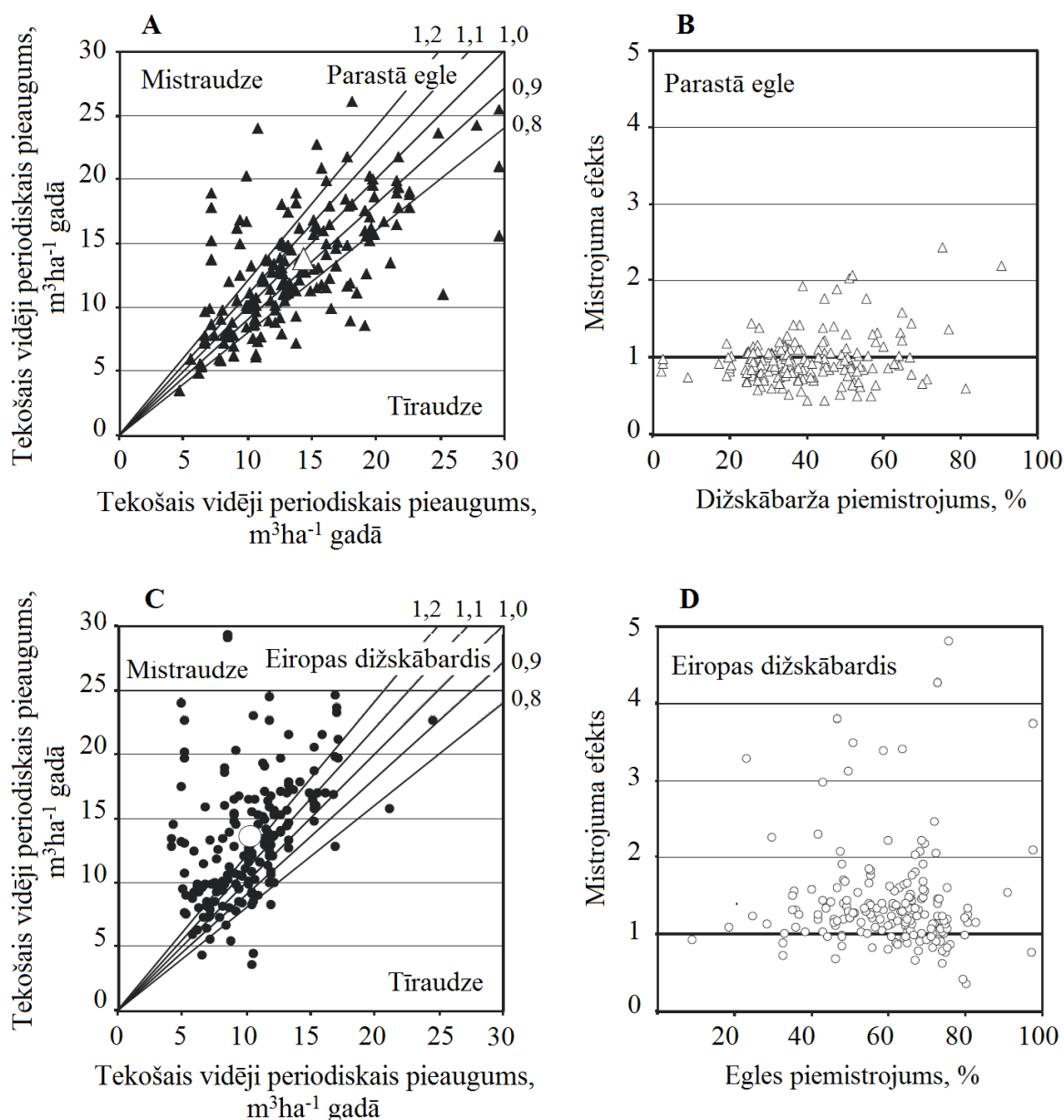
Mistraudzes, kuru sastāvā ir parastā egle un Eiropas dižskābardis, gūst arvien lielāku interesei reģionos, kur pārklājas abu šo sugu dabiskās izplatības areāls. Klimata pārmaiņu kontekstā tiek uzsvērtā dižskābarža pakāpeniskā izplatība ziemeļu virzienā (Giesecke et al., 2007). Tā piemistrojumam konstatēta pozitīva ietekme uz audzes noturību pret vēja, sausuma un dendrofāgo kukaiņu radītajiem bojājumiem (Bolte et al., 2010). Zviedrijas dienvidos konstatēta pozitīva dižskābarža piemistrojuma ietekme uz bioloģisko daudzveidību – putnu, zemsedzes veģetācijas un, iespējams, arī ķērpju un saprofitisko vaboļu sugu skaitu (Felton et al., 2010). Arī analizētie pētījumi par egļu-dižskābaržu audzēm norāda uz iespējam iegūt egļu tīraudzēm līdzvērtīgu, un atsevišķos gadījumos arī augstāku, krāju.

Pretzsch (2005) sniedz informāciju par augšanas apstākļu ietekmi uz egļu-dižskābaržu mistraudzēm. Pētījumā augšanas apstākļi reprezentē pāreju no kaļķainām, sausām augsnēm Vācijas ziemeļos, kur dabiski dominē dižskābarža audzes, līdz skābām augsnēm ar lielu nokrišņu daudzumu Bavārijas dienvidos, kur dabiski dominē egļu audzes. Audzēm ir atšķirīga mistrojuma pakāpe (dižskābardis 30–50%, nav norādīta mērvienība), pārstāvētas arī abu sugu tīraudzes. Visas audzes atjaunojušās dabiski, tādēļ abu sugu vecums katrā audzē nedaudz atšķiras. Otrais stāvs audzēm nav veidojies. Sausa stumbra biomasa 100 gadu vecumā egļu un dižskābaržu tīraudzēm bija attiecīgi 500–1300 t ha<sup>-1</sup> un 400–1100 t ha<sup>-1</sup>. Mistraudžu krāja bija līdzīga tās sugas tīraudžu krājai, kurai bija labvēlīgāki augšanas apstākļiem (5.16. att.). Eglēm optimālos augšanas apstākļos dižskābarža piemistrojums samazina mistraudzes krāju pat par 70%. Savukārt dižskābaržiem optimālos augšanas apstākļos mistraudzes krāja ir par 30 % lielāka, nekā egļu tīraudzēs.



5.16. attēls. Stumbra biomasas attiecība egļu-dižskābaržu mistraudzēs pret egļu tīraudzēm 100 gadu vecumā atkarībā no augšanas apstākļiem. Augšanas apstākļi mainās no optimāliem egļu augšanai (Zwiesel 135) līdz optimāliem dižskābaržu augšanai (Mitterteich 101). Norādīta dižskābarža augstākā un zemākā krāja (Pretzsch, 2005).

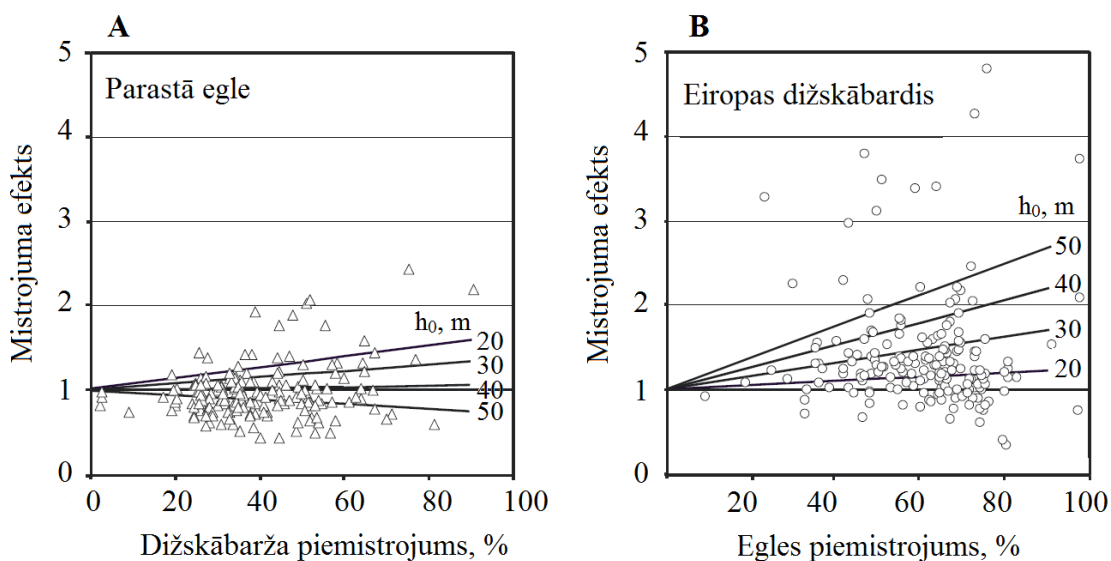
Egļu-dižskābaržu mistraudžu un abu sugu tīraudžu ražību 33–150 gadu vecumā atkarībā no reģiona vērtējuši Pretzsch et al. (2010). Egļu sausas virszemes biomasas īpatsvars bija no 5 līdz 95%; lielākajā daļā mistraudžu sugu īpatsvars bija 50:50. Pētījuma reģions (46–51° N (600 km) un 7–16° E (700 km)) ietver Šveici, Poliju un vairākus Vācijas reģionus (izņemot DA daļu). Augstums virs jūras līmeņa 150–800 m, gada vidējā temperatūra 5,5–8,5° C, nokrišņu daudzums 700–1270 mm. Tekošais vidēji periodiskais krājas pieaugums aprēķināts 5 līdz 15 gadu periodiem. Gan egļu, gan dižskābaržu krāja mistraudzēs bija zemāka, nekā tīraudzēs. Kopumā mistraudžu krāja bija līdzīga tīraudžu krājai – attiecīgi 421 un 434 m<sup>3</sup> ha<sup>-1</sup>. Tekošais vidēji periodiskais pieaugums mistraudzēs bija par 0,5 m<sup>3</sup> ha<sup>-1</sup> gadā lielāks nekā tīraudzēs. Tā variācija bija no 7,2 m<sup>3</sup> ha<sup>-1</sup> mazāks līdz 11,0 m<sup>3</sup> ha<sup>-1</sup> lielāks nekā tīraudzēs. Mistrojuma efekts, t.i., vienādā platībā kāda no sugām ir ražīgāka mistrojumā ar citu sugu nekā tās tīraudzē, bija 8% sausas virszemes biomasas. Tekošais vidēji periodiskais egļu pieaugums mistraudzēs bija par 0,9 m<sup>3</sup> ha<sup>-1</sup> gadā zemāks, nekā tīraudzēs (5.17. att.).



5.17. attēls. Egļu (triņģstūri) un dižskābaržu (apļi) tekošā vidēji periodiskā pieauguma (A un C) attiecība mistraudzēs (y ass) un atbilstošās sugas tīraudzēs (x ass) un katras sugas mistrojuma efekts (B un D), t.i., ir tekošā vidēji periodiskā sausas virszemes biomasas pieauguma attiecība mistraudzē pret tādas pašas platības attiecīgās sugas tīraudzi. Visu novērojumu tekošais vidēji periodiskais pieaugums eglei (A) un dižskābardim (C) norādīts ar baltu simbolu (Pretzsch et al., 2010).

Tā variācija bija no +13,1 līdz -16,8 m<sup>3</sup> ha<sup>-1</sup> gadā, un mistrojuma efekts bija 1%. Savukārt tekošais vidēji periodiskais dižskābaržu krājas pieaugums mistraudzēs bija par 2,7 m<sup>3</sup> ha<sup>-1</sup> gadā lielāks nekā tīraudzēs. Mistrojuma efekts sasniedza 41%. Atkarībā no augšanas apstākļiem, t.i., 100 augstāko koku augstumu 100 gadu vecumā (h<sub>0</sub>, m), egļu-dižskābaržu mistraudzes var būt gan ražīgākas, gan mazāk ražīgas par katras sugas tīraudzēm

(5.18. att. a). Nabadzīgās augsnēs ( $h_0 = 20$ ) dižskābarža piemistrojums pozitīvi ietekmē mistrojuma efektu, un tas palielinās līdz ar dižskābarža īpatsvaru audzē. Labvēlīgos augšanas apstākļos ( $h_0 = 50$ ) dižskābarža piemistrojums negatīvi ietekmē mistrojuma efektu. Savukārt vidējos augšanas apstākļos ( $h_0$  30–40) mistrojuma efekts nav vērojams – tekošais vidēji periodiskais egļu krājas pieaugums mistraudzēs ir līdzīgs tīraudzēm. Mistrojuma efekts dižskābardim ir izteiktāks, nekā eglei (5.18. att. b). Auglīgās augsnēs egļu piemistrojuma efekts ir lielāks, nekā nabadzīgās augsnēs.

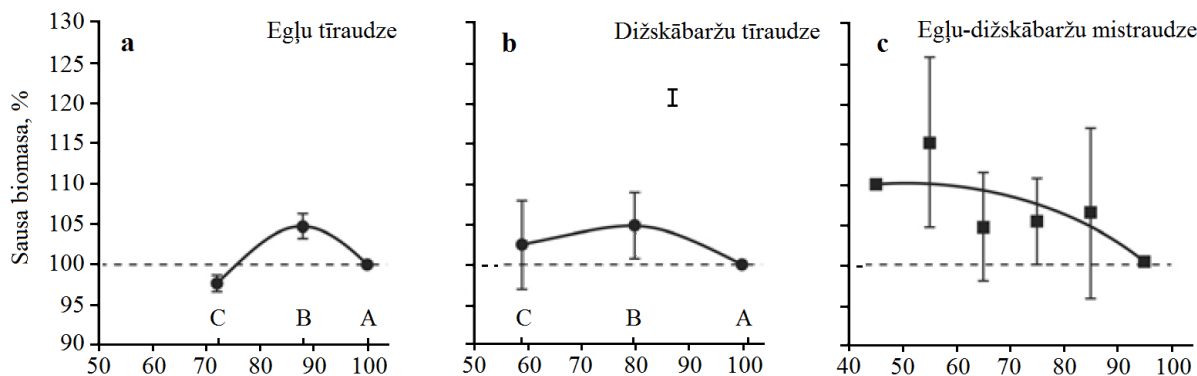


5.18. attēls. Mistrojuma efekts (A) eglei un (B) dižskābardim atkarībā no attiecīgi dižskābaržu vai egļu īpatsvara audzē un augšanas apstākļiem, t.i., 100 augstāko koku augstumu 100 gadu vecumā ( $h_0$ , m). Mistrojuma efekts 1 norāda uz vienādu tekošo vidēji periodisko krājas pieaugumu mistraudzēs un katras sugas tīraudzēs (Pretzsch et al., 2010).

Pretzsch (2003) pētījis arī egļu-dižskābaržu augšanu atkarībā no audzes biežības. Salīdzinātas 100 gadus vecas tīraudzes, kurās veiktas dažādas intensitātes kopšanas cirtes (A, B un C), un mistraudzes, kurās arī veiktas dažādas intensitātes kopšanas cirtes un kopšana nav veikta (5.19. att.). Abu sugu tīraudzēs sausā biomasa ir būtiski lielāka (par 5–10%) audzēs, kur veikta vidējas intensitātes kopšana (B), salīdzinot ar audzēm, kur šķērslaukums samazināts vairāk (A). Savukārt, audzēs, kur veikta vidējas intensitātes kopšana, biomasa ir būtiski zemāka par audzēm, kur kopšanas intensitāte bija zema (C). Biomasa ir augstāka audzēs, kur veikta zemas intensitātes kopšana (C), salīdzinot ar augstas intensitātes kopšanu (A). Turpretī mistraudžu biomasa ir līdzīga (statistiski būtiski neatšķiras), neatkarīgi no kopšanas intensitātes. Pat, ja audzes šķērslaukums ir samazināts par 50%, būtiskas biomasas atšķirības nav konstatētas. Rezultāti norāda, ka egļu-dižskābaržu mistraudzes spēj kompensēt



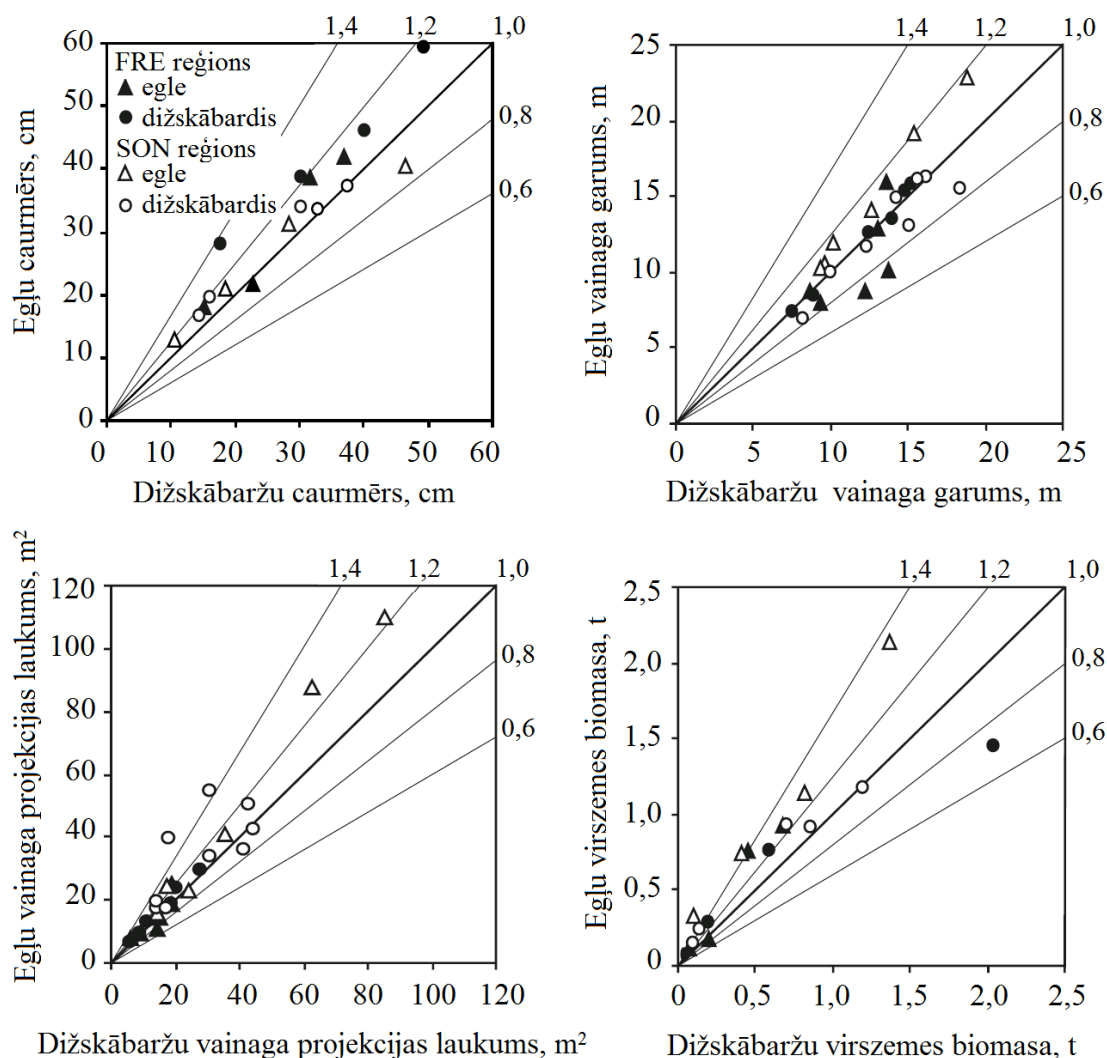
šķērslaukuma samazināšanu efektīvas telpiskās struktūras dēļ. Šādās mistraudzēs pēc pirmā stāva koku izciršanas, uzlabojas otrajā stāvā esošo koku augšana. Tādejādi tiek mazināta šķērslaukuma izmaiņu ietekme uz kopējo mistraudzes biomasu. Turklāt, šis kompensējošais efekts ir izteiktāks, palielinoties audzes vecumam.



5.19. attēls. Egļu (a), dižskābaržu (b) tīraudžu un abu sugu mistraudžu (c) sausas biomasas vidējais ( $\pm$  standartklūda) īpatsvars 100 gadu vecumā atkarībā no audzes šķērslaukuma. Nekoptu audžu biomasu norāda pārtrauktās līnijas (100%). A, B, C – šķērslaukums pēc kopšanas cirtes. (Pretzsch, 2003).

Vācijā, Bavārijas dienvidos divos reģionos analizēta egļu-dižskābaržu mistraudžu ražība 37–155 gadu vecumā, salīdzinot ar abu sugu tīraudzēm (Pretzsch, Schütze, 2009). Egļu virszemes biomasas īpatsvars mistraudzēs bija no 35 līdz 64%, vidēji 53%. Reģions FRE raksturojams ar augstāku veģetācijas perioda temperatūru, bet mazāku nokrišņu daudzumu, salīdzinot ar reģionu SON – 15,0° C un 476 mm, salīdzinot ar 13,9° C un 648 mm. Vidējā egļu un dižskābaržu tīraudžu virszemes biomasas attiecība līdzīga – 1,14:1. Piecu gadu tekošais vidēji periodiskais virszemes biomasas pieaugums egļu tīraudzēm bija no 5,0 līdz 13,4 t ha<sup>-1</sup> gadā, bet dižskābarža tīraudzēs no 3,8 līdz 18,1 t ha<sup>-1</sup> gadā. Līdzīgi egļu un dižskābarža tīraudžu virszemes biomasas bija attiecīgi 137–683 t ha<sup>-1</sup> un 73–807 t ha<sup>-1</sup>. Tekošais vidēji periodiskais biomasas pieaugums mistraudzēs bija līdzīgs kā abu sugu tīraudzēs - no 7,4 līdz 13,6 t ha<sup>-1</sup> gadā. Audzei attīstoties, tas variēja mazāk nekā tīraudzēs. Egļu un dižskābaržu krāja mistraudzēs bija attiecīgi 92–399 t ha<sup>-1</sup> un 84–340 t ha<sup>-1</sup>. Vidējā mistraudžu krāja bija līdzīga abu sugu tīraudžu krājai – no 177 līdz 649 t ha<sup>-1</sup>. Piecos no deviņiem pētījuma objektiem mistraudžu biomasas bija augstāka nekā abu sugu tīraudzēs. Mistraudzēs egļu un dižskābarža biomasas attiecība bija 1,19:1 FRE un 0,91:1 SON reģionā. Tas norāda, ka reģionā FRE (siltāks, mazāk nokrišņu) mistrojuma bija pozitīva ietekme uz egļu, bet reģionā SON (vēsāks, vairāk nokrišņu) uz dižskābaržu biomasu. Kopumā vidējā

sugu biomasas attiecība bija savstarpēji līdzīgāka nekā to tīraudzēs (1,04:1), bet būtiski neatšķīrās no to tīraudžu biomasas attiecības. Salīdzināta mistraudžu biomasa ar atbilstošu abu sugu tīraudžu platību, t.i., katra suga aizņēma vienādu platību mistraudzē un tīraudzē. Konstatēts, ka mistraudžu krāja ir par 29 un 14% augstāka attiecīgi FRE un SON reģionos.



5.20. attēls. Koku dimensijas egļu-dižskābaržu mistraudzēs un atbilstošās sugas tīraudzēs. Norādīta egļu (triņstūri) un dižskābaržu (apļi) (A) caurmēra, (B) vainaga garuma, (C) vainaga projekcijas laukuma un (D) virszemes biomasas attiecība FRE (melns) reģionā (siltāks, mazāk nokrišņu) un SON (balts) reģionā (vēsāks, vairāk nokrišņu). Katrs kvadrants iedalīts sektoros ar vienāda izmēra koku attiecību mistraudzēs (y ass) un tīraudzēs (x ass). Simboli, kas atrodas uz diagonālās līnijas (koeficients 1,0), norāda uz vienādām koku dimensijām tīraudzēs un mistraudzēs. Simboli, kas atrodas virs šīs līnijas, sektorā 1,0–1,1, 1,1–1,2 utt., norāda par 0–10, 10–20% utt. lielākām dimensijām mistraudzēs. Simboli, kas atrodas zem diagonālās līnijas, sektorā 0,9–1,0, 0,8–0,9 utt. norāda uz mazākām koku dimensijām mistraudzēs (Pretzsch, Schütze, 2009).

Lai salīdzinātu koku atšķirības atkarībā no audzes sugu sastāva, to parametri mītraudzēs attiecināti pret tāda paša izmēra kokiem tīraudzēs (5.20. att.). Vairākums novērojumu, t.i., simbolu, atrodas virs diagonālās līnijas. Egļu caurmērs un biomasa ir attiecīgi par 21 un 64% lielāka mītraudzēs, bet vainaga augstumu un tā projekcijas laukumu mīstrojums ietekmē maz. Savukārt dižskābaržu augstums, biomasa, vainaga garums un tā projekcijas laukums mītraudzēs ir attiecīgi par 9, 27, 4 un 29% lielāks nekā tīraudzēs.

### **Priežu-egļu mītraudzes**

Priežu-egļu mītraudzes ir viens no visbiežāk sastopamajiem mītraudžu veidiem boreālajos mežos. Zviedrijā un Somijā atrodas 80% no visas priežu audžu platības, un aptuveni puse no tām ir mītraudzes (Mason, Alía, 2000). Priede un egle pārstāv ekonomiski nozīmīgākās koku sugas Eiropas ziemeļos un centrālajā daļā (Mason, Alía, 2000; Schlyter et al., 2006; Spiecker, 2003). Lielākoties tiek uzskatīts, ka pozitīva sugu mīstrojuma ietekme uz audzes noturību vērojama skujkoku-lapu koku audzēs (Castagneyrol et al., 2014), tomēr pozitīva ietekme konstatēta arī filoģenētiski tuvu sugām (Jactel et al., 2006). Pētījumi par priežu-egļu mītraudzēm norāda uz šo sugu mijiedarbības pozitīvo ietekmi gan uz atsevišķu sugu, gan audzes ražību, audzes ierīkojot tām piemērotos augšanas apstākļos un tās mērķtiecīgi apsaimniekojot.

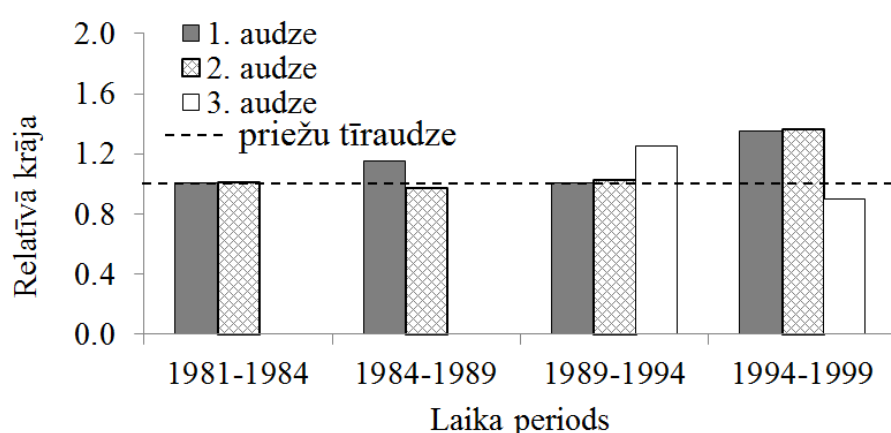
Zviedrijas dienvidu daļā (Lindén, Agestam, 2003) 20 gadu periodā salīdzināta augšana priežu un egļu tīraudzes ar to mītraudzēm (koku skaits attiecīgi priedei un eglei 50:50 un 40:60) ar sākotnējo audžu vecumu 17–33 gadi. Sākotnēji egles caurmērs bija par 0,4 cm lielāks mītraudzēs, bet pēc 20 gadu perioda tas bija par 1,8 cm mazāks nekā tīraudzēs. Līdzīgi arī sākotnējais tekošais ikgadējais krājas pieaugums egļu tīraudzēs bija par 10% mazāks, nekā mītraudzēs. Audzei attīstoties, šī atšķirība samazinājās, un novērojumu perioda otrajā pusē egļu tīraudžu krāja pārsniedza mītraudžu krāju. Vidējā relatīvā egles krāja (5.2.) mītraudzēs bija par vairāk nekā 50% zemāka nekā tīraudzēs, savukārt vidējā relatīvā priedes krāja mītraudzēs bija par 14,8% augstāka (5.21. att.).

$$\text{Vidējā relatīvā krāja} = \frac{V_{\text{mix}}}{V_{\text{mono}}} \cdot \frac{N_{\text{mono}}}{N_{\text{mix}}}, \quad (5.2.)$$

kur  $V$  – krāja,

$N$  – vidējais dzīvo koku skaits uz hektāru.

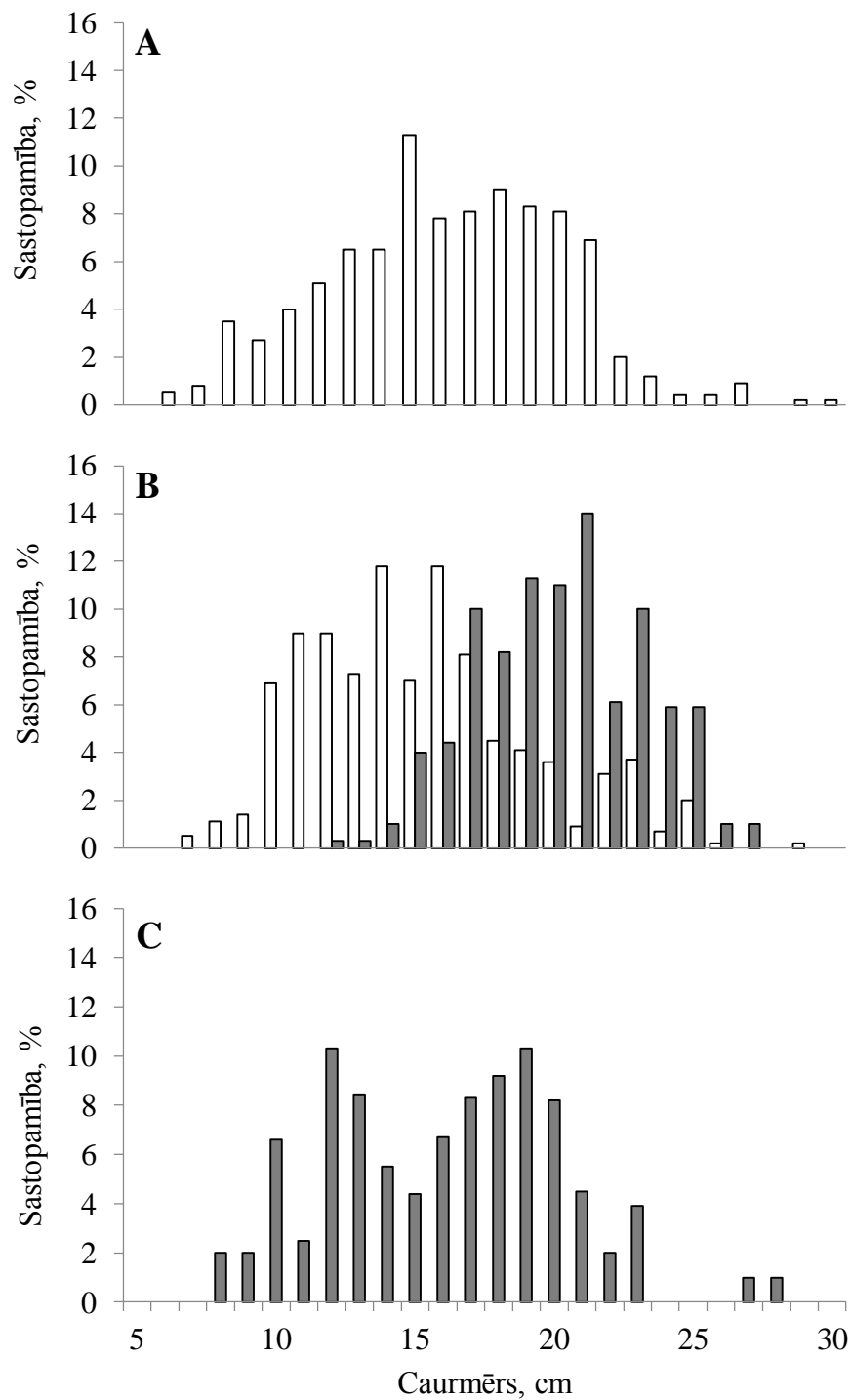
Otrā stāva veidošanās nav novērota, un lielākā vidējā augstuma starpība mistraudzēs sasniedza 1.4 m. Priedes caurmērs mistraudzēs bija statistiski būtiski lielāks (par 1,2 cm), bet augstums bija līdzīgs kā tīraudzēs (5.5. tab.). Caurmēra pakāpju diapazons abām sugām bija lielāks mistraudzēs (5.21. att.). Priedes caurmēra sadalījums mistraudzēs izvietots tuvāk vidējai vērtībai, savukārt tīraudzēs tas izvietots vienmērīgāk pa caurmēra sadalījuma klasēm. Tekošais ikgadējais krājas pieaugums abu sugu tīraudzēs un mistraudzēs bija līdzīgs (nav konstatētas statistiski būtiskas atšķirības), lai gan mistraudzēs tekošais vidēji periodiskais krājas pieaugums bija par 7,3% lielāks (5.22. att.).



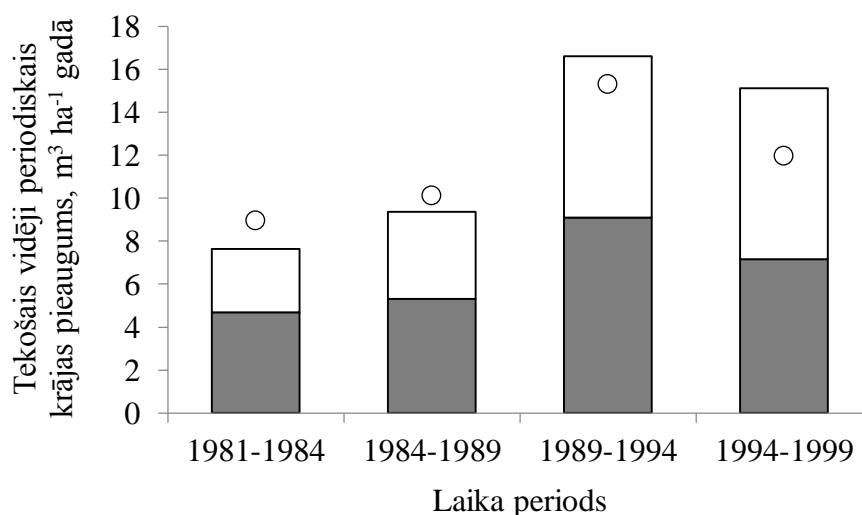
5.21. attēls. Priedes relatīvā krāja mistraudzēs. Priežu krāja tīraudzēs (1,0) norādīta ar nepārtraukto līniju (Lindén, Agestam, 2003).

5.5. tabula. Priedes vidējais augstums un caurmērs tīraudzēs un mistraudzēs 37–53 gadu vecumā. Atšķirīgi burti norāda uz statistiski būtiskām atšķirībām ( $\alpha = 0,05$ ) (Lindén, Agestam, 2003)

Suga	Audzes veids	Šķērslaukuma svērtais augstums, m	Caurmērs, cm
Priede	Tīraudze	17,4 <sup>a</sup>	17,2 <sup>a</sup>
Priede	Mistraudze	17,3 <sup>a</sup>	18,4 <sup>b</sup>
Egle	Mistraudze	16,8 <sup>a</sup>	15,7 <sup>c</sup>



5.21. attēls. Egles un priedes caurmēra sadalījums 37–53 gadu vecumā (A) priežu tīraudzēs, (B) priežu-egļu mistraudzēs un (C) egļu tīraudzēs. Baltie stabiņi – priede; pelēkie stabiņi – egle (Lindén, Agestam, 2003).



5.22. attēls. Tekošais vidēji periodiskais krājas pieaugums priežu tīraudzēs (punkti) un mistraudzēs (stabiņi: balts – priede, melns – egle) (Lindén, Agestam, 2003).

Zviedrijas vidus daļā (Jonsson, 2001) salīdzinātas 43 gadus vecas priežu un egļu tīraudzes ar to mistraudzēm (koku skaits 50:50). Audzes ierīkotas sējot, un nepieciešamais audzes sastāvs veidots 5 gadu vecumā, atstājot 2873 kokus  $\text{ha}^{-1}$ . Dominējošo priežu augstums bija mazāks mistraudzēs, norādot uz mazāku konkurenci pēc gaismas nekā priežu tīraudzē. Savukārt priedes priežu audzēs bija augstākas un slaidākas (lielāka  $\text{hd}^{-1}$  attiecība) nekā priedes mistraudzēs (5.6. tab.). Sugu augšanas ātruma (caurmēra, augstuma pieauguma) atšķirību dēļ (5.7. tab.) bija vērojamas izmaiņas audzes vertikālajā struktūrā: pirmo stāvu veidoja priedes un atsevišķas egles, bet otro stāvu - nomāktās egles (5.23. att.). Šajā gadījumā lielāka krāja iegūta, jo audzē veidojies otrais stāvs. Mistraudžu krāja bija par 21% augstāka nekā vidējā krāja starp priežu un egļu mistraudzēm, bet par 20% mazāka nekā egļu tīraudzēs: attiecīgi 244 un 201  $\text{m}^3 \text{ha}^{-1}$  un 244 un 304  $\text{m}^3 \text{ha}^{-1}$  (5.24. att.). Priedes krāja mistraudzēs bija par 41% lielāka, bet egles krāja bija par 39% zemāka, nekā tāda paša koku skaita krāja atbilstošajās tīraudzēs.

5.6. tabula. Dominējošo koku vidējais augstums un caurmērs 43 gadu vecumā. Iekavās norādīta standartnovirze (Jonsson, 2001)

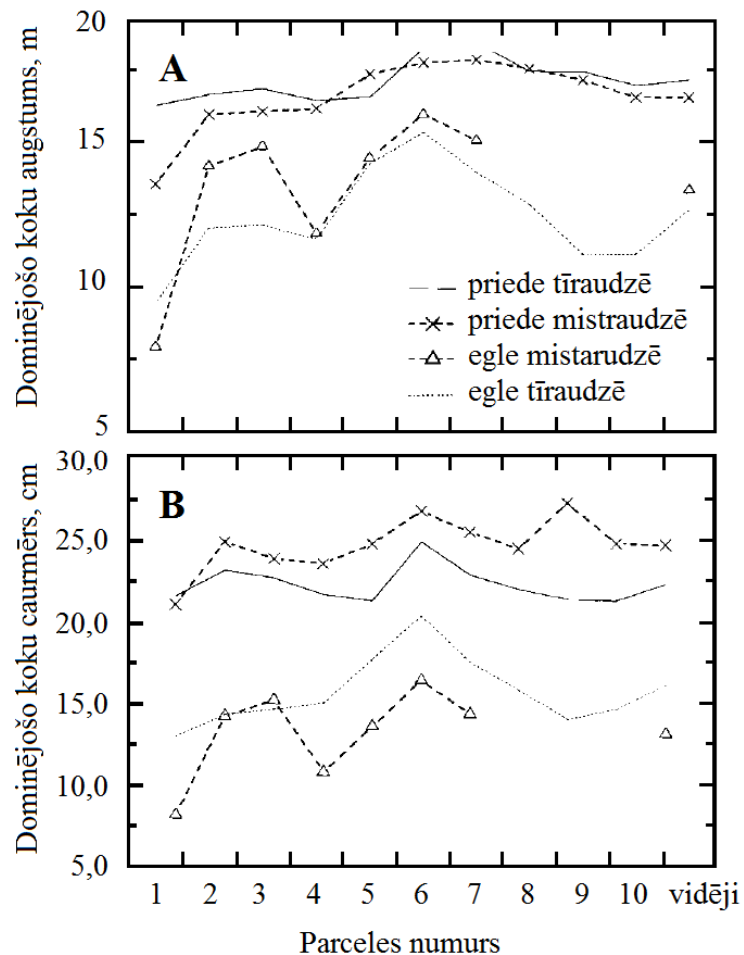
Audzes veids	Suga	Augstums, m	Caurmērs, cm
Tīraudze	Priede	17,1 (1,1)	22,2 (1,7)
Mistraudze	Priede	16,5 (1,6)	24,6 (2,3)
Mistraudze	Egle	13,3 (2,8)	13,0 (3,0)
Tīraudze	Egle	12,6 (2,1)	16,0 (2,7)

5.7. tabula. Tekošais vidēji periodiskais krājas pieaugums ( $\text{m}^3 \text{ha}^{-1}$  gadā) un tā standartnovirze (Jonsson, 2001)

Audzes veids	Suga	Audzes vecums		
		1–20	21–26	27–43
Tīraudze	P	$3,9 \pm 0,7$	$9,6 \pm 1,0$	$9,8 \pm 1,7$
Tīraudze	E	$0,2 \pm 0,1$	$2,2 \pm 0,9$	$4,7 \pm 2,3$
Mistraudze	P+E	$3,0 \pm 0,8$	$7,9 \pm 1,9$	$8,1 \pm 1,9$
Mistraudze	P	$2,8 \pm 0,8$	$7,0 \pm 1,4$	$6,8 \pm 1,4$
Mistraudze	E	$0,2 \pm 0,1$	$0,9 \pm 0,7$	$1,3 \pm 0,7$
Mistraudze	(P+E)/2	$2,1 \pm 0,4$	$5,9 \pm 0,6$	$7,3 \pm 1,9$
Tīraudze	P/2	2,0	4,8	4,9
Tīraudze	E/2	0,1	1,1	2,4

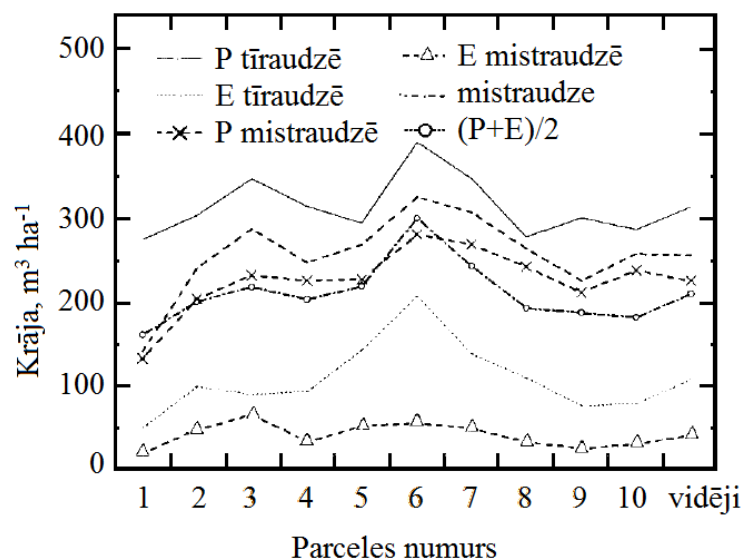
P – priede, E – egļe;

P/2 un E/2 atbilst tekošajam vidēji periodiskajam krājas pieaugumam 0,5 ha platībai no attiecīgās sugas tīraudzes.



5.23. attēls. Parcelēs dominējošo koku (A) augstums un (B) caurmērs 43 gadu vecumā (Jonsson, 2001).

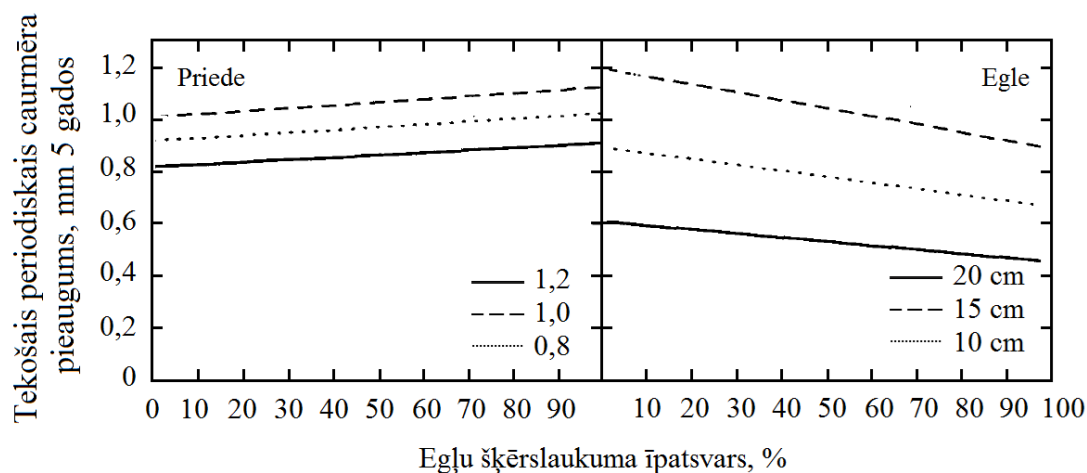




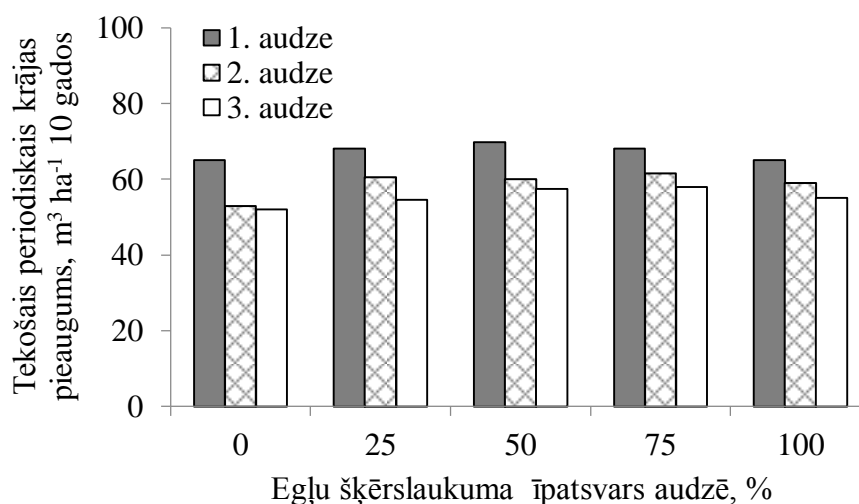
5.24. attēls. Parceļu vidējā krāja 43 gadu vecumā (Jonsson, 2001).

Somijā, Karēlijas Ziemeļu daļā vērtētas dabiski atjaunojušās vienvecuma priežu-egļu mistraudzes (Pukkala et al., 1994). Audžu vecums krūšaugsstūmā bija 11–142 (mediāna 64) gadi, egļu īpatsvars 0–98% (mediāna 48%) no šķērslaukuma. Konstatēts, ka blakus augošajām priedēm ir lielāka negatīva ietekme uz priežu caurmēra pieaugumu nekā blakus augošajām eglēm (5.25. att.). Savukārt egļu caurmēra pieaugumu vairāk ietekmē blakus augošās egles, salīdzinot ar blakus augošām priedēm. Piemēram, piecu gadu tekošais periodiskais caurmēra pieaugums priedēm ar blakus augošām priedēm un eglēm ar līdzīgu caurmēru (t.i., vidējās konkurences apstākļos) ir attiecīgi 0,921 un 1,025 cm. Līdzīgi piecu gadu tekošais periodiskais caurmēra pieaugums eglēm ar caurmēru 15 cm ir 0,895 un 0,667 cm, ja blakus aug attiecīgi priedes vai egles. Simulēts tekošais periodiskais krājas pieaugums trīs pētījuma objektos (1.–3. audze) dažādas pakāpes priežu-egļu mistraudzēm. Katras sugas šķērslaukuma īpatsvars bija 100, 75, 50, 25 un 0% un sākotnējais vecums 42–55 gadi. Pētījuma objektos veiktas atšķirīgas intensitātes kopšanas cirtes. Visās audzēs konstatēts lielāks desmit gadu tekošais periodiskais krājas pieaugums mistraudzēs, salīdzinot ar atbilstošo sugu tīraudzēm (5.26. att.). Gandrīz visos gadījumos mistraudzēs tekošais periodiskais krājas pieaugums bija augstāks, nekā egļu tīraudzēs. Izņēmums bija 3. audze, kur egļu tīraudze bija ražīgāka par mistraudzi ar 25% egles šķērslaukuma īpatsvaru. Vissmagākais tekošais periodiskais krājas pieaugums visos gadījumos bijis priežu tīraudzēs. Pirmajā audzē tekošais periodiskais krājas pieaugums visās mistraudzēs bijis par vidēji 7% augstāks, nekā abu sugu tīraudzēs. Otrajā un trešajā audzē krāja bija par vidēji 10–15% augstāka, ja sugas bija mistrotas. Visražīgākās mistraudzēs bija par 3% augstāka krāja, nekā egļu tīraudzēs.

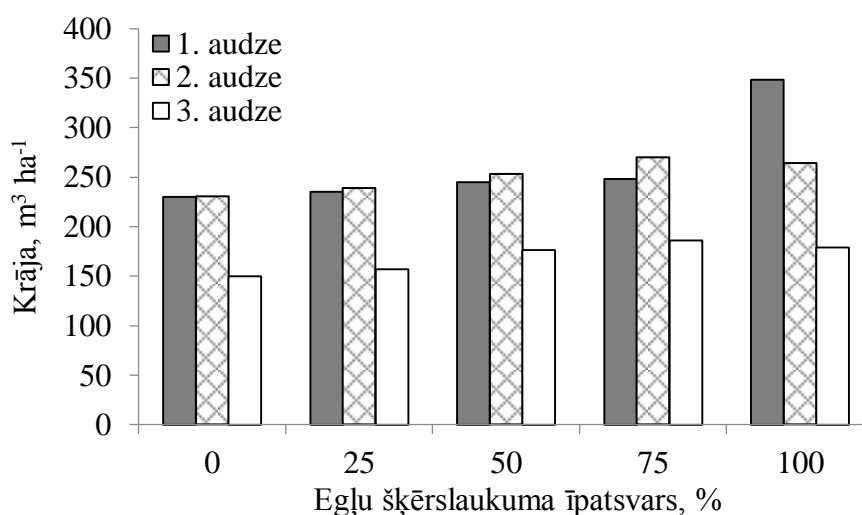
Simulēta arī mistraudžu kopšana ar mērķi izveidot priežu vai egļu mistraudzi. Sākotnēji visos pētījuma objektos (4.–6. audze) bija mistraudze ar līdzīgu (aptuveni 50:50) sugu šķērslaukuma attiecību. Sākotnējais audžu vecums 45–65 gadi. Piecpadsmit gadu laikā tajās veiktas kopšanas cirtes, izmainot katras sugu šķērslaukuma īpatsvaru uz 100, 75, 50, 25 un 0%. Nākamos 20 gadus kopšanas cirtes nav veiktas. Pēc simulētā 35 gadu perioda visaugstākā krāja bija audzēs, kur kopšanas cirtes veiktas ar mērķi saglabāt sugu mistrojumu ar 75% egļu šķērslaukuma īpatsvaru 15 gadu vecumā (5.27. att.). Sestajā audzē eglēm sākotnēji bija mazāks caurmērs nekā priedēm. Tajā vislielākā krāja iegūta, kopšanas cirtēs izcērtot visas priedes. Rezultāti liecina, ka vislielākā krāja priežu-egļu mistraudzēs iegūstama, pamazām audzē samazinot priedes īpatsvaru.



5.25. attēls. Priežu un egļu piecu gadu tekošais periodiskais pieaugums atkarībā no egļu šķērslaukuma īpatsvara (audzes šķērslaukums  $25 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ ) 45 gadus vecā audzē un koku relatīvā (priedēm; tekošā ikgadējā šķērslaukuma pieauguma attiecība pret piecu gadu tekošo periodisko šķērslaukuma pieaugumu) vai absolūtā (eglēm) caurmēra (Pukkala et al., 1994).

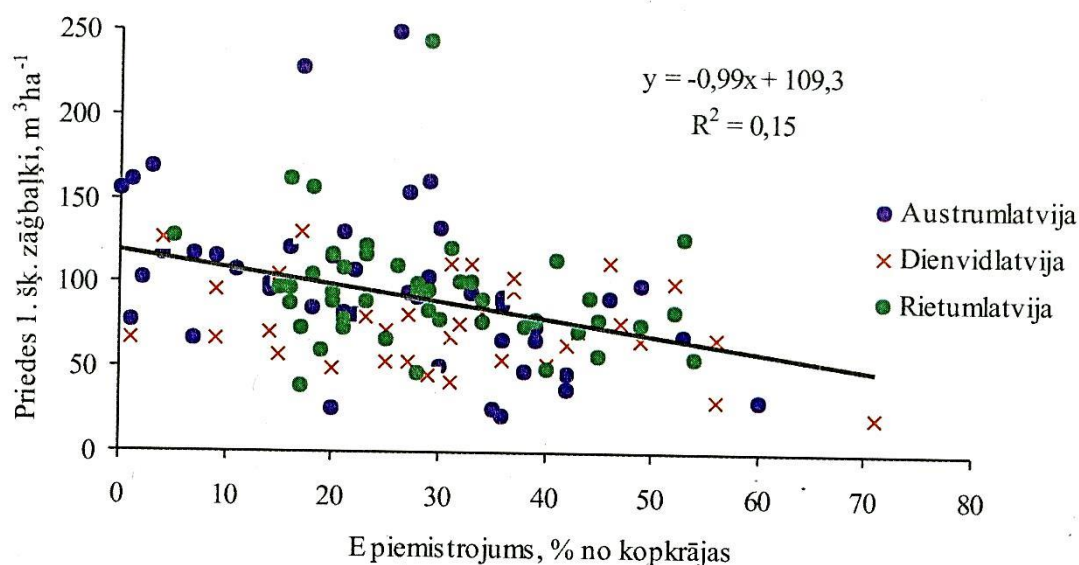


5.26. attēls. Desmit gadu tekošais periodiskais krājas pieaugums pētījuma objektos atkarībā no egles šķērslaukuma īpatsvara audzē. Rezultāti iegūti, izmantojot augšanas gaitas modeli (Pukkala et al., 1994).



5.27. attēls. Audžu krāja 35 gadu vecumā atkarībā no egles šķērslaukuma īpatsvara audzē 15 gadu vecumā. Sākotnēji visās audzēs sugu īpatsvars bija līdzīgs (aptuveni 50:50), 15 gadu laikā to izmainot kopšanas cirtēs. Pēdējos 20 gados kopšanas cirtes nav veiktas. Rezultāti iegūti, izmantojot augšanas gaitas modeli (Pukkala et al., 1994).

Latvijā P. Zālītis (2006) vērtējis priedes stumbra kvalitāti priežu-egļu mistraudzēs. Konstatēta negatīva egles piemistrojuma ietekme uz priežu pirmās šķiras zāģbaļķu, t.i., bezzarainu, caurmērs bez mizas tievgalī ne mazāks par 26 cm, garums vismaz 3,0 m, apjomu (5.28. att.). Piemēram, 10% egļu krājas piemistrojums to samazina vidēji par  $10 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ . Egļu piemistrojumam nav konstatēta ietekme uz priežu stumbra kvalitāti, t.i., pirmās šķiras zāģbaļķu krājas īpatsvaru.

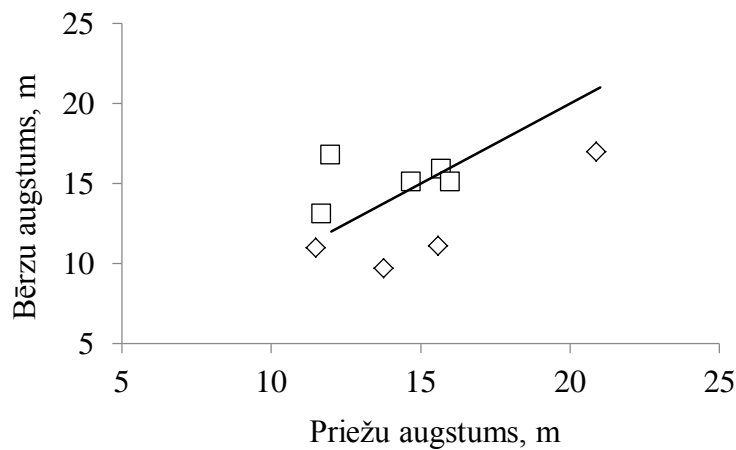


5.28. attēls. Priedes pirmās šķiras zāģbaļķu apjoms atkarībā no egles piemistrojuma lānā un damaksnī audzēs biežību  $\geq 0,7$  (Zālītis, 2006).

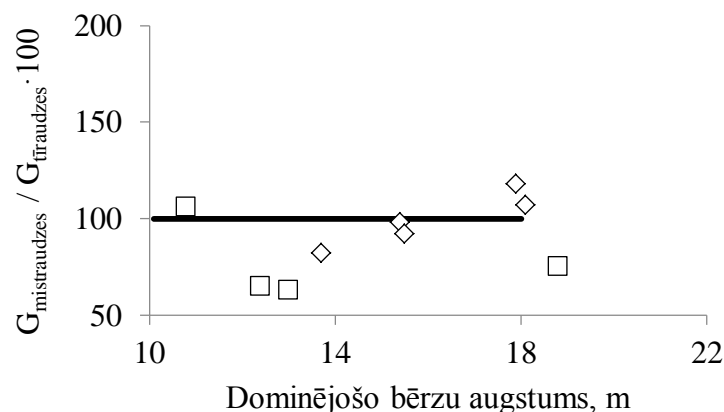
### Priežu-bērzu mistraudzes

Pozitīva sugu mijiedarbība uz ražību vērojama mistraudzēs, kuru sastāvā esošajām sugām ir atšķirīgas ekoloģiskās prasības (Pretzsch, 2005). Priede un bērzs pārstāv saulmīļu sugas, tādēļ to mistraudzēs noris spēcīga starpsugu konkurence, kuras rezultātā viena no sugām kļūst par audzē dominējošo (Mielikäinen, 1980). Pētījumi liecina, ka, mērķtiecīgi apsaimniekojot šādas audzes, iespējams iegūt augstāku ražību nekā bērzu, bet līdzīgu kā priežu tīraudzēm.

Norvēģijas DA salīdzinātas priežu-bērzu mistraudzes (bērza šķērslaukuma īpatsvars 10–90%) ar priežu tīraudzēm (Frivold, Frank, 2002). Pētījumā nošķirtas parastās priedes-kārpainā bērza un parastās priedes-pūkainā bērza audzes. Priežu un egļu vecums katrā audzē bija līdzīgs: no 27 līdz 87 gadiem (vecums krūšaugstumā). Kopšanas cirtes šajās audzēs nebija veiktas. Otrā stāva veidošanās nav novērota un dominējošo koku augstums priedēm un bērziem bija līdzīgs (5.29. att.). Mistraudzēs šķērslaukums bija par 10% mazāks, nekā priežu tīraudzēs (5.30. att.), tomēr šīs atšķirības nebija statistiski būtiskas. Mistraudzes efekts, t.i. būtiska bērza piemistrojuma ietekme uz priežu augšanu (šķērslaukumu), nav konstatēts.



5.29. attēls. Kārpainā (◇) un pūkainā (□) bērza augstums attiecībā pret parastās priedes augstumu priežu-bērzu mistraudzēs. Ja priežu un bērzu augstums mistraudzē ir vienāds, attiecīgais simbols atrodas uz nepārtrauktās līnijas ( $y = x$ ) (Frivold, Frank, 2002).



5.30. attēls. Parastās priedes-kārpainā bērza (◇) un parastās priedes-pūkainā bērza (□) mistraudžu šķērslaukuma attiecība pret priežu tīraudžu (nepārtrauktā līnija) šķērslaukumu (Frivold, Frank, 2002).

Hynynen et al. (2011) analizējuši dabiski atjaunojušās priežu-bērzu mistraudzes Somijas dienvidos. Mērījumi veikti 35–68 un 54–87 gadu vecumā. Mistrojuma pakāpes iedalītas trīs grupās: (1) priežu, (2) egļu dominējoši parauglaukumi un (3) mistrojums ar līdzīgu sugu īpatsvaru. Katrā no audzēm ierīkoti visu trīs veidu parauglaukumi. Priežu dominējošos parauglaukumos 35–68 gadu vecumā bija būtiski lielāks šķērslaukums un krāja, bet dominējošo koku augstums visās mistrojuma pakāpēs bija līdzīgs (5.8. tab.). Šīs atšķirības saglabājās, un kļuva vēl izteiktākas 54–87 gadu vecumā. Visaugstākais ( $9,4 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ ) vidējais krājas pieaugums konstatēts priežu dominējošos parauglaukumos, bet viszemākais ( $6,9 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ ) – bērzu dominējošos (5.9. tab.). Vidējais krājas pieaugums bērzu dominējošos parauglaukumos bija 84% no atbilstošajām audzēm. Priežu dominējošo parauglaukumu

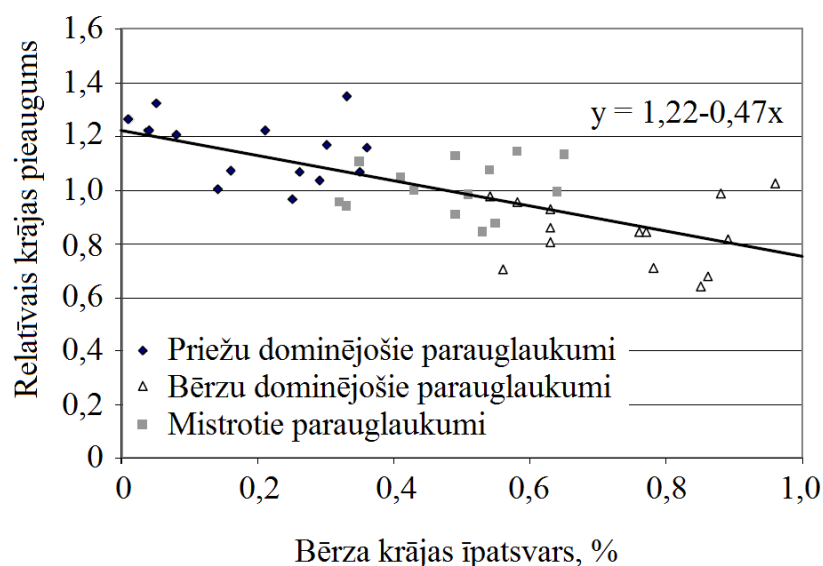
vidējais krājas pieaugums bija 115%, bet mistrototajiem parauglaukumiem – līdzīgs attiecīgās audzes vidējam krājas pieaugumam. Priežu tīraudžu krājas vidējais pieaugums bija par 50% lielāks, nekā bērzu tīraudzēs. Konstatēta negatīva bērza īpatsvara ietekme uz mistraudzes vidējo krājas pieaugumu (5.31. att.), neatkarīgi no audzes vecuma. Piemēram, 50% bērza piemistrojums samazina vidējo krājas pieaugumu par  $1,7 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ , salīdzinot ar priežu tīraudzi.

5.8. tabula. Mistraudžu parametri 35–68 un 54–87 gadu vecumā. Atšķirīgi burti norāda uz statistiski būtiskām atšķirībām ( $\alpha = 0,05$ ) (Hynynen et al., 2011)

Audžu parametri	Bērza krājas īpatsvars audzē, %							
	35–68 gadus vecās audzēs				54–87 gadus vecās audzēs			
	20	50	70	Vidēji	20	50	70	Vidēji
Koku skaits	721,9	727,6	752,6	734,0	462,1	464,9	422,3	449,8
Šķērslaukums, $\text{m}^2 \text{ ha}^{-1}$	27,2a	25,8ab	24,2b	25,7	30,2a	27,8c	24,2b	27,4
Caurmērs, cm	29,6	29,0	28,8	29,1	35,6	34,3	34,0	34,6
Augstums, m	22,56a	23,06ab	23,76b	23,0	26,9	27,0	27,2	27,0

5.9. tabula. Vidējais krājas pieaugums dažādas pakāpes priežu-bērzu mistraudzēs 54–87 gadu vecumā (Hynynen et al., 2011)

Objekta numurs	Priežu dominējošie parauglaukumi	Bērzu dominējošie parauglaukumi	Mistrotie parauglaukumi
Koptas audzes			
12	14,42	8,61	9,04
32	9,04	4,63	6,82
58	10,42	6,02	9,13
59	11,16	7,56	9,10
60	11,27	10,80	12,87
101	5,43	5,17	5,68
103	7,79	6,36	8,48
106	7,32	6,69	6,54
107	9,77	8,99	8,54
130	9,15	4,77	8,53
132	7,81	5,62	6,61
Nekoptas audzes			
21	11,25	10,78	9,57
111	7,66	4,70	7,48
116	8,84	6,00	6,12
Vidēji	9,38	6,91	8,18



5.31. attēls. Bērza piemistrojuma ietekme uz relatīvo krājas pieaugumu, t.i. vidējā parauglaukuma krājas pieauguma attiecība pret vidējo audzes krājas pieaugumu. 54–87 gadu vecumā (Hynynen et al., 2011).

Lilleleht (2011) vērtējis bērza ietekmi uz priežu-bērzu mistraudžu parametriem, balstoties uz datiem par 14 līdz 167 (mediāna 56) gadus vecām audzēm visā Igaunijas teritorijā. Arī šie rezultāti liecina par negatīvu bērza piemistrojuma ietekmi uz audzes šķērslaukumu un augstumu. Līdzīgi tam konstatēta negatīva ietekme uz priedes pirmās šķiras zāgbaļķu, t.i., bezzarainu, caurmērs bez mizas tievgalī ne mazāks par 26 cm, garums vismaz 3,0 m, apjomu priežu-bērzu mistraudzēs (Zālītis, 2006). Bērza krājas piemistrojums 10% (vērtēts bērza piemistrojums no 0 līdz 35%) apmērā samazina priedes pirmās šķiras zāgbaļķu apjomu vidēji par  $19 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ . Ietekme uz priedes stumbru kvalitāti, t.i., pirmās šķiras zāgbaļķu īpatsvars no priežu krājas, nav konstatēta.

Informāciju par Skandināvijā stimulācijās iegūtajiem rezultātiem snieguši Agestam et al. (2006). Pētījumu dizaina apraksti nav sniegti, bet arī to rezultāti liecina par līdzīgu krāju priežu-bērzu mistraudzēs un priežu tīraudzēs. Mielikäinen (1980) analizējis krāju vienvecuma priežu-bērzu audzēs Somijas dienvidos. Konstatēts, ka bērzu piemistrojums samazina priežu krāju, bet mistraudžu kopējā krāja ir līdzīga priežu tīraudžu krājai (5.10. tab.).



5.10. tabula. Priežu-bērzu mistraudžu un abu sugu tīraudžu ražība (Mielikäinen (1980) pēc Agestam et al. (2006))

Audzes sastāvs	Krāja, m <sup>3</sup> ha <sup>-1</sup>	Rotācijas periods	Vidējais krājas pieaugums, m <sup>3</sup> ha <sup>-1</sup> gadā	Relatīvā krāja
Priežu tīraudze	615	80	7,7	100,0
Priežu-bērzu mistraudze <sup>a</sup>	612	80	7,7	99,5
Priežu-bērzu mistraudze <sup>b</sup>	625	80	7,8	101,6
Bērzu tīraudze	493	80	6,2	80,2

<sup>a</sup>Bērza īpatsvars saglabāts;

<sup>b</sup>Bērza īpatsvars samazināts kopšanas cirtēs.

### Alkšņu mistraudzes

Vairāki autori norādījuši uz iespējamo slāpekli saistošo sugu pozitīvo ietekmi uz citu sugu augšanu (Binkley, 2003; Forrester et al., 2011; Forrester, Smith, 2012; Nouvellon et al., 2012). Gan melnalksnis, gan baltalksnis nereti dabiski veido piemistrojumu egļu audzēs. Mērķtiecīga tādu audžu veidošana/saglabāšana, kuru sastāvā ir alkšņu piemistrojums, Eiropas ziemeļu daļā netiek veikta (Johansson, 2003). Līdz ar to informācijas par šādām audzēm trūkst.

Zviedrijā Johansson (2000) izteicis pieņēmumu, ka melnalksni, līdzīgi kā bērzu, iespējams izmantot egļu sala bojājumu novēršanai, to izcērtot 40 – 60 gadu vecumā. Somijā veiktā pētījumā par baltalkšņu-*Salix spp.* plantācijām, iegūta neliela augstāka biomasu nekā baltalkšņa tīraudzēs (Hytönen, Saarsalmi, 2009). Zviedrijā konstatēta līdz pat 9% slāpekļa pārnese no baltalkšņa uz parasto priedi (Ekblad, Huss-Danell, 1985) un klinškalnu priedi (Arnebrant et al., 1993), bet nav sniegt informācija par tās ietekmi uz koku augšanu. Latvijā ieteikts veidot baltalkšņa mistraudzes ar bērziem, parasto osi un parasto ozolu, kā arī egli. Baltalkšņa piemistrojuma pozitīvā ietekme (sala un dzīvnieku radīto bojājumu varbūtības mazināšana, augšanas gaitas nodrošināšana) konstatēta pirmajos gados pēc audžu ierīkošanas un lielākoties ieteikts baltalksni izcirst līdz 5 gadu vecumam (Daugavietis, 2008).

Citos reģionos veikti pētījumi par mistraudzēm, kuru sastāvā ir melnalkšņi un hibrīdās papeles *Populus spp.* (Côté, Camiré, 1985; Dawson et al., 1983; Hansen, Dawson, 1982), kārkli *Salix spp.* (Bogdan et al., 2009), riekstkoki *Juglans nigra* (Bohanek, Groninger, 2005; Friedrich, Dawson, 1984; Paschke et al., 1989) un Sītkas egles *Picea sitchensis* (Brown, 1992).

## **Mistraudžu finansiālais vērtējums**

Finansiālais ieguvums atkarīgs no daudziem faktoriem, starp kuriem svarīgākie ir: iegūstamie apaļo kokmateriālu veidi un to kvalitāte, cena, krāja, rotācijas periods, investīcijas, t.i. audžu atjaunošanas un apsaimniekošanas izmaksas. Ne vienmēr līdzīga krāja tīraudzēs un mistraudzēs sniedz līdzīgu finansiālo ieguvumu – to tieši ietekmē no katras sugas iegūstamo apaļo kokmateriālu veida tirgus cena. Arī mistraudzes noturība pret dažādiem biotiskajiem un abiotiskajiem faktoriem, ko ietekmē mistrojuma esošo sugu mijiedarbība (gan pozitīva, gan negatīva), var izmainīt iegūstamo peļņu.

Audžu atjaunošanas izmaksas atkarīgas no plānotā sugu sastāva, to īpatsvara un telpiskā izvietojuma, tādēļ atšķirīgiem mistrojumiem tās var ievērojami atšķirties. Salīdzinot ar tīraudzēm, mistraudžu atjaunošana stādot var būt sarežģītāka, laikietilpīgāka – līdz ar to arī dārgāka. Pretēji tam, dabiskās atjaunošanās izmantošana kopā ar stādīšanu ļauj samazināt nepieciešamo stādu skaitu, tādējādi samazinot audzes atjaunošanas izmaksas (Agestam et al., 2006). Neatkarīgi no mērķtiecīgi izvēlēta audzes sugu sastāva un atjaunošanas veida audzei attīstoties nepieciešams pielāgot koku skaitu, sugu sastāvu un struktūru. Īpaša vērība jāpievērš laicīgai jaunaudžu kopšanas plānošanai. Vairumā gadījumu tā būs sarežģītāka mistraudzēs nepieciešamā mistrojuma veidošanas dēļ (Agestam et al., 2006). Jaunaudžu kopšana jāveic, kamēr vēlamās mērķa sugas koki nav nomākti (Heitzman, Nyland, 1991; Karlsson et al., 2002). Atkarībā no plānotā sugu sastāva iespējams, ka jaunaudžu kopšana jāveic biežāk, nekā tīraudzēs (Agestam et al., 2006). Optimālā vecumā veiktā jaunaudžu kopšanā iespējams izveidot plānoto sugu sastāvu un pielāgot nepieciešamo sugu augstuma sadalījumu. Piemēram, sekmīgai egļu-bērzu mistraudzes izveidei ir pieļaujams, ka bērzi ir augstāki par eglēm. Savukārt, ja egles ir augstākas par bērziem, to augstuma sadalījumu vairs nav iespējams labot jaunaudžu kopšanā. Finansiālais ieguvums no krājas kopšanas cirtes atkarīgs no izcērtamās krājas un atbilstošo apaļo kokmateriālu cenas. Visnozīmīgākais faktors, kas ietekmē ienākumus, ir izcērtamo koku dimensijas. Piemēram, krāja biezās egles-bērza audzēs līdz krājas kopšanas cirtai var būt augsta, bet līdz ar to – mazs atsevišķu koku caurmērs. Šādās audzēs krājas kopšanas izmaksas būs augstas, bet ienākumi zemi. Salīdzinoši augstāks finansiālais ieguvums sagaidāms no retākas egļu tīraudzes (Agestam et al., 2006).

Galvenajā cirtē koksnes kvalitātei ir lielāka ietekme uz sagaidāmo finansiālo ieguvumu, nekā krājas kopšanas cirtēs. Stumbra un zarojuma kvalitāte ir lielā mērā atkarīga no koku konkurences jaunaudzēs (Johansson, 1992; Niemistö, 1995; Väisänen et al., 1989). Izvēloties piemērotu mistrojumu, iespējams nodrošināt nepieciešamo audzes biezumu un samazināt nepieciešamā stādmateriāla izmaksas. Vairāki pētījumi apstiprina, ka, saglabājot dabiski

iesējušos sugu piemistrojumu, iespējams labvēlīgi ietekmēt mērķa sugas zarojumu, tādējādi ļaujot samazināt to nepieciešamo stādu skaitu (Klang, Ekö, 1999; Valkonen, Ruuska, 2003).

Mistraudžu veidošana, t.i. dažādu sugu koksnes nodrošinājums, tiek uzskatīts par vienu no veidiem kā mazināt nākotnē iespējamās dažādu sugu koksnes cenu izmaiņas. Tīro tagadnes peļņu (*Net Present Value*) nozīmīgi ietekmē rotācijas periods un procentu likme. Īss rotācijas periods mēdz būt finansiāli izdevīgāks, īpaši pie augstas procentu likmes. Nav iespējams viennozīmīgi spriest, vai mistraudzes ir finansiāli izdevīgākas par tīraudzēm. Šādu salīdzinājumu iespējams veikt, ja zināms noteikts mistrojums (sugu sastāvs un īpatsvars) un apsaimniekošanas gaita, izmaksas. Izmantojot augšanas gaitas modeli (Ekö, 1985), aprēķināta tīrā tagadnes peļņa dažādas pakāpes egļu-bērzu mistraudzēm, salīdzinot ar egļu tīraudzi (5.11. tab.). Rezultāti norāda uz lielāku peļņu no egļu tīraudzēm, un negatīvo bērza īpatsvara ietekmi uz finansiālo ieguvumu (Agestam et al., 2006). Tomēr jānorāda, ka izmaiņas koksnes tirgū var ievērojami mainīt sagaidāmo peļņu.

5.11. tabula. Egļu-bērzu mistraudžu un egļu tīraudžu ražība un tīrā tagadnes vērtība (Agestam et al., 2006)

Sugu īpatsvars, %		Kopšanas cirtu režīms	Vidējais krājas pieaugums, m <sup>3</sup> ha <sup>-1</sup> gadā	Relatīvā krāja	Tīrā tagadnes vērtība <sup>a</sup> , EUR
Egle	Bērzs				
100	0	-	11,9	100	25 400
80	20	1	12,1	102	25 500
80	20	2	11,8	99	24 200
50	50	1	11,6	97	22 200
50	50	2	11,1	93	21 100

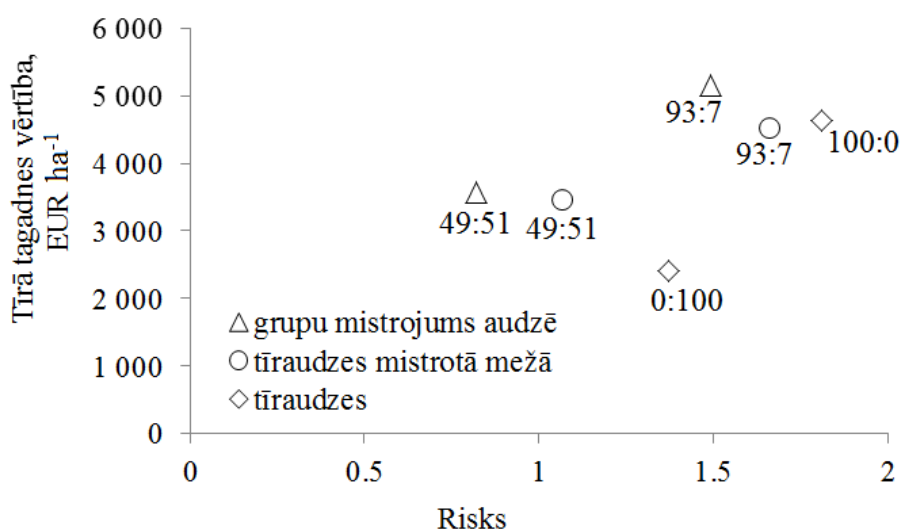
1 – bērza piemistrojums pakāpeniski izcirsts 3 kopšanas cirtēs;

2 – saglabāts nemainīgs sugu īpatsvars, veiktas 3 kopšanas cirtes;

<sup>a</sup>Aprēķinos izmantota 3% likme. Izmantotas apaļo kokmateriālu veidu cenas Zviedrijas dienvidos 2003. gada rudenī: egles un bērza papīrmalka atbilstoši 23 un 24 EUR m<sup>-3</sup>, egles un bērza zāģbaļķi atbilstoši 45 un 40 EUR m<sup>-3</sup>. Mežistrādes un transportēšanas cena no 7,5 līdz 18 EUR m<sup>-3</sup>, atkarībā no vidējās krājas katrai sugai. Audžu atjaunošanas izmaksas nav iekļautas. Egles stādīšanas izmaksas visiem audžu veidiem paredzamas vienādas, bērzs atjaunojas dabiski. Sugu īpatsvars veidots jaunaudžu kopšanā. Jaunaudžu kopšanas izmaksas mistraudzēs bija par 20% augstākas nekā egļu tīraudzē: attiecīgi 240 un 200 EUR ha<sup>-1</sup>. Cenas pārrēķinātas no Zviedru kronām uz eiro (attiecība 10:1).

Mistraudžu finansiālā ieguvuma vērtēšana, neņemot vērā mistrojuma iespējamo ietekmi uz dažādu biotisko un abiotisko risku mazināšanu, saņēmusi kritiku (Griess, Knoke, 2013; Knoke, Seifert, 2008). Tiek uzsvērts, ka finansiālie aprēķini ir pārlietu vienkāršoti. Atšķirīga koku rezistence un kvalitāte tīraudzēs un mistraudzēs tieši ietekmē finansiālo ieguvumu. Griess un Knoke (2013) salīdzinājuši finansiālo ieguvumu egļu-dižskābaržu mistraudzēs un

šo sugu tīraudzēs Vācijā. Aprēķinos ņemta vērā informācija no šajā reģionā veiktajiem pētījumiem par egļu-dižskābaržu mistraudžu noturību pret vēju un dendrofāgo kukaiņu radītajiem bojājumiem, sagaidāmo krāju un koksnes kvalitāti (Knoke, Seifert 2008; Griess, Knoke 2011; Pretzsch et al., 2010). Kokmateriālu cenas aprēķinātas, balstoties uz Bavārijas Meža aģentūras datiem (Knoke et al., 2005; Knoke, Wurm, 2006). Pētījuma rezultāti liecina, ka visaugstāko tīro tagadnes peļņu iespējams iegūt audzēs, kuru sastāvā 93% koku ir egles un 7% dižskābarži, un mistrojums izvietots nelielās grupās. Tīrā tagadnes peļņa šādās audzēs bija par 8% lielāka, un tās standartnovirze (risks) samazināts par 18%, salīdzinot ar egļu tīraudzēm (5.32. att.). Savukārt, ja tādas pašas pakāpes mistrojums izvietots lielās grupās, tīrā tagadnes peļņa ir par 3% un risks par 7% augstāks, salīdzinot ar egļu tīraudzēm. Ja egļu īpatsvars ir 49%, mistrots mazās grupās, tīrā tagadnes peļņa ir par 23% mazāka nekā egļu tīraudzēs. Šai mistrojuma pakāpei risks ir par 55% mazāks, salīdzinot ar egļu tīraudzēm. Tādas pašas pakāpes mistrojums lielās grupās sniedz viszemāko tīro tagadnes peļņu.



5.32. attēls. Vidējā tīrā tagadnes vērtība un risks (tīrās tagadnes peļņas standartnovirze) egļu un dižskābaržu tīraudzēs, šo sugu mistraudzēs ar attiecīgo sugu īpatsvaru 93:7 un 49:51 un šo sugu tīraudzēm mistrotā mežā (Griess, Knoke 2013).

Veidojot liela mēroga mistrojumu, t.i., tīraudzes mistrotā mežā, nav sagaidāma sugu mijiedarbības ietekme uz krāju vai koku dimensijām. Šāda mistrojuma galvenais ieguvums ir risku sadalīšana. Knoke et al. (2008) uzsvēruši dažādu biotisko un abiotisko traucējumu varbūtības ietekmi uz finansiālā ieguvuma atšķirībām tīraudzēs un mistraudzēs. Pētījuma galvenais mērķis bija novērtēt potenciālo risku ietekmi uz dažāda sugu sastāva (egļu un dižskābaržu tīraudžu) meža masīvu, salīdzinot to ar meža masīvu, kura sastāvā ir tikai egļu tīraudzes. Tiek uzsvērtā arī iespējamā korelācija starp dažādiem riskiem. Veicot vairākas

savstarpēji neatkarīgas investīcijas (korelācija  $r = 0$ ), kāds no ieguldījumiem var sniegt gaidīto, bet cits - mazāku peļņu. Tas nozīmē, ka gadījumos, ja meža masīvs atjaunots ar divu sugu tīraudzēm, un starp šo sugu ietekmējošiem faktoriem saistība nepastāv ( $r = 0$ ), investīciju dažādošanai, t.i., mistrotu meža masīvu veidošanai, ir izteikta pozitīva ietekme uz riska samazināšanu. Iegūstamā peļņa ir lielāka, sadalot risku investīcijās, kuras savstarpēji negatīvi korelē ( $r < 0$ ). Kopumā ieguldījumu dažādošanai vērojams pozitīvs efekts, ja vien korelācija starp tiem nesasniedz  $r = 1$ . Piemēram, ja meža masīvs atjaunots ar divu sugu tīraudzēm, un abām šīm sugām ir vieni un tie paši ietekmējošie faktori, t.i., tām ir cieša pozitīva saistība, risks un tīrā tagadnes vērtība pieaug proporcionāli ekonomiski vērtīgākās sugas tīraudžu īpatsvaram meža masīvā.

Dažādu risku dalīšana tiek uzskatīta par galveno mistraudžu priekšrocību, salīdzinot ar tīraudzēm (Agestam et al., 2006; Jactel, Brockerhoff, 2007; Knoke et al., 2008; Knoke et al., 2005; Pautasso et al., 2005; Spiecker, 2003). To iespējams panākt gan vienlaidus vai grupu mistrojumā, gan liela mēroga mistrojumā, t.i., tīraudzes mistrotā mežā. Atsevišķu dabisko traucējumu radītie bojājumi mistraudzēs var būt mazāki, bet vairumā gadījumu tas saistīts ar mazāku sugas sastopamību (Lindén, Vollbrecht, 2002; Root, 1973; Sobek et al., 2009; Valinger, Fridman, 2011), nevis vienas sugas pozitīvo ietekmi uz citas sugas noturību (bet, piemēram, Hantsch et al., 2014; Kaitaniemi et al., 2007). Līdzīgi arī par dažādu sugu sastāvu un to īpatsvaru ietekmi uz audžu un atsevišķu sugu ražību atšķiras. Mērķtiecīgi apsaimniekojot, mistraudzēs iespējams iegūt gan līdzīgu (piem., Mielikäinen, 1985), gan augstāku (piem., Tham, 1994; Fahlvik et al., 2005) un zemāku (piem., Fahlvik et al., 2011, Pretzsch, 2005) krāju kā tīraudzēs. Jāuzsver, ka vairumā gadījumu lielāka krāja tiek iegūta no audzēm, kur viena suga veido pirmo, bet cita – otro stāvu, nevis sugu mistrojuma vienā stāvā. Mistraudžu veidošanai var būt mazākas izmaksas nekā tīraudžu veidošanai, bet to tālākā apsaimniekošana var izrādīties laikietilpīgāka un sarežģītāka. Tātad – ja nav sagaidāms sugu mijiedarbības efekts ekoloģisko risku mazināšanai, mistrojuma veidošana lielā mērogā atvieglo apsaimniekošanu, izstrādi un tās plānošanu, sniedzot līdzvērtīgu krāju kā tāda paša sugu sastāva un īpatsvara vienlaidus vai grupu mistraudzes.

**Kopumā** empīrisko pētījumu, kuros salīdzināta mistraudžu un tīraudžu attīstība, ir samērā maz. Ilgstošu laika posmu pētījumi galvenokārt veikti par tīraudzēm, pēdējo 20 gadu laikā pieaugot interesei par mistraudžu finansiālajiem, ekoloģiskajiem un sociālajiem aspektiem (Agestam et al., 2006). Mistraudžu heterogēnās struktūras un lielākas iegūstamo apaļo kokmateriālu veidu dažādības dēļ to apsaimniekošana ir sarežģītāka nekā tīraudžu. Zināšanu trūkuma dēļ lielai mistrojumu (sugu sastāvs un īpatsvars) daļai nav izstrādāti skaidri apsaimniekošanas principi, priekšroku dodot tīraudžu apsaimniekošanai.

Literatūras analīze liecina, ka, izvēloties noteiktam mistrojumam atbilstošu meža tipu un mērķtiecīgi apsaimniekojot, iespējams iegūt lielāku pilno (galvenā + kopšanas cirtes) audzes krāju. Iespējams samazināt audžu atjaunošanas izmaksas, ja vēlamo sugu sastāvu iegūst, kombinējot dabisko atjaunošanos un stādīšanu. Šādas meža atjaunošanas metodes gadījumā vēlams plānot treilēšanas ceļu atrašanās vietas, izvēloties piemērotu stādvieta izvietojumu. Treilēšanas ceļu platības atjaunošana, piemēram, dabiski iesaējoties bērzam, atvieglo tā izvākšanu kopšanas cirtēs un ļauj izvairīties no stādīto koku izciršanas. Jāņem vērā, ka mistrojuma ietekmi uz audzes ražību nosaka ne tikai izmantotais sugu sastāvs. To mijiedarbība atkarīga no sugu telpiskā izvietojuma, audzes attīstības stadijas un augšanas apstākļiem (Forrester, 2014). Mistraudzes krāju ievērojami ietekmē augsne – mistraudžu krāja ir līdzīga tās sugas krājai, kurai labvēlīgāki augšanas apstākļi. Arī audzes biežums ietekmē mistraudžu dinamiku. Pie optimāla audžu biežuma, veidojot mistrojumu no ēncietīgām un saulmīļu sugām, efektīvāk tiek izmantota augšanas telpa. Salīdzinot ar mistraudzēm, tīraudzēs audzes biežībai ir lielāka ietekme uz krāju. Ja tīraudzes maksimālā biežība tiek samazināta nedaudz, krāja pieaug; bet, turpinot audzes biežībai sarukt, samazinās arī krāja (Drew, Flewelling, 1979). Savukārt mistraudzēs biežības samazināšanās negatīvo ietekmi uz krāju var kompensēt sugas ar atšķirīgu vainaga morfoloģiju vai gaismas prasībām (Pretzsch, 2003). Līdz ar to tiek uzskatīts, ka šādas mistraudzes spēj mazināt dabisko traucējumu (piemēram, vēja) radīto ietekmi uz audzes ražību (Dhôte, 2005). Audzēs, kur viena suga ievērojami pārsniedz otras sugas biežumu (piemēram, egļu-bērzu audzes ar sākotnējo bērzu biežumu 10 000 koki ha<sup>-1</sup>), pēdējā atrodas nomāktā stāvoklī, līdz to konkurence tiek samazināta kopšanas cirtēs. No vietējām saimnieciski nozīmīgākajām sugām, šādā mistrojumā iespējama tikai ēncietīgās egles ilgtermiņa izdzīvošana. Šādās audzēs iegūtā pilnā krāja var būt lielāka par egļu tīraudžu krāju izcirstās segaudzes dēļ.

Sugu atšķirīgās augšanas gaitas dēļ nepieciešama informācija par mistraudzes dinamiku visā rotācijas periodā, bet pētījumu, kas balstīti uz šādiem empīriskajiem novērojumiem, trūkst. Informācija par mistraudzi noteiktā laika periodā var izrādīties nepilnīga, lai raksturotu sugu mistrojuma ilgtermiņa ietekmi. Noteikts sugu mistrojums var būt ražīgāks par atbilstošo sugu tīraudzēm jaunaudzes stadijā, bet tāda paša sastāva mistrojums pieaugušā audzē var izrādīties mazāk ražīgs par tīraudzēm (Lindén, Agestam, 2003). Piemēram, egļu-bērzu mistraudžu apsaimniekošanas priekšlikumos tiek ieteikts pēc jaunaudžu stadijas mistraudzes veidot par tīraudzēm (Anon., 1985; Fahlvik et al., 2005). Kā arī pretēji – ir informācija par jau pieaugušām audzēm vai briestaudzēm, bet trūkst informācijas par to ierīkošanu un jaunaudzes vecuma periodu (Frivold, Frank, 2002; Jonsson, 2001). Turklāt trūkst salīdzinājuma par dažādu rotācijas periodu izvēles ietekmi uz iegūstamo krāju/ienākumiem noteikta mistrojuma

audzēs. Mistraudžu dinamikas vērtēšanai nepieciešamā informācija iegūstama ilgā laika posmā, tādēļ nereti audžu dinamikas vērtēšanai empīriskie novērojumi tiek aizstāti ar augšanas gaitas modeļu aprēķiniem.

Mistraudžu ražības vērtēšanai, salīdzinot ar atbilstošo sugu tīraudzēm, trūkst informācijas par sugu telpiskā izvietojuma ietekmi. Tikai vienā publikācijā (Griess, Knoke 2013) salīdzināta dažāda telpiskā izvietojuma ietekme, vērtējot finansiālo ieguvumu no mistraudzēm un tīraudzēm. Šī pētījuma rezultāti liecina, ka, veidojot tīraudzes mistrotā mežā, iespējams iegūt līdzīgu sagaidāmo tīro tagadnes vērtību kā no ekonomiski vērtīgākās sugas tīraudzēm. Turklāt, veidojot tīraudzes mistrotā mežā, iespējams vienkāršot apsaimniekošanas plānošanu un mazināt mistrojuma negatīvo ietekmi uz mežizstrādi. Mistraudzēs ir lielāka apaļo kokmateriālu veidu dažādība, kas var sarežģīt mežizstrādi. Atsevišķam apaļo kokmateriālu veidam jāsasniedz noteikts apjoms, lai tā izstrāde, transportēšana un pārdošana sniegtu peļņu. Ja kādas sugas apaļie kokmateriāli atbilst augstākajam kvalitātes vērtējumam, bet to apjoms ir neliels, to atsevišķa transportēšana var radīt lielākas izmaksas nekā sagaidāmā peļņa. Mistrojumu veidojot lielā mērogā, palielinās iespēja iegūt tādu katra kokmateriālu veida apjomu, kas nodrošina pozitīvu ekonomisko ieguvumu. Tomēr nav pamata apgalvot, ka krāja vienādas platības tīraudzēs mistrotā mežā atšķirsies no krājas tāda paša sugu sastāva un īpatsvara vienlaidus mistrotās audzēs. Lielāka mēroga un telpiskā izvietojuma mistrojumā, t.i., meža masīva ietvaros, atjaunojot mežaudzi (nogabalu) ar konkrētam meža tipam visatbilstošāko koku sugu, iespējams sekmīgi apsaimniekot sugas ar atšķirīgu rotācijas periodu, kopumā ne vien saglabājot vai paaugstinot meža masīvu veidojošo audžu ražību, bet arī nodrošinot to noturību.

Pārskata periodā veikta zinātniskās literatūras analīze, apkopojot informāciju par citās valstīs izmantoto metodiku mistraudžu un tīraudžu noturības pret biotisko faktoru (pārnodžu, slimību, dendrofāgo kukaiņu) vērtēšanai. Noturības pret abiotisko faktoru ietekmi vērtēšana nav iekļauta, ņemot vērā, ka:

a) ugunsgrēka ar augstu degšanas intensitāti gadījumā noturīgu audžu faktiski nav un pētījumi par ugunsbīstamības izmaiņām dažādu koku sugu audzēs veikti iepriekšējā projekta posmā. To rezultāti liecina par augstu degamības rādītāju izkliedi un atkarību no meteoroloģiskajiem apstākļiem, ne tik daudz no audzē dominējošās koku sugas;

b) sasaloša lietus gadījumā, kā liecina iepriekšējā projekta posmā iegūtie empīriskie dati, skujkoku mistraudzes ir tik pat daudz bojātas kā tīraudzes. Papildus empīrisko datu ieguve šajā aspektā ir vēlama, apsekojot lapu koku vai lapu un skujkoku mistraudzes pēc šāda veida meteoroloģiskajiem apstākļiem un veicot bojājumu vērtēšanu (saskaņā ar iepriekšējā



projekta posmā izstrādāto un aprobēto metodiku), taču to iestāšanās šī projekta posma laikā nav prognozējama. Ja salstoša lietus postījumi mežaudzēs tiek konstatēti, lietderīgi operatīvi precizēt attiecīgā pētījuma etapa darba uzdevumus un veikt to vērtēšanu;

c) vētras gadījumā, kad vēja ātrums brāzmās nav tik liels, lai tiktu bojātas visas skartās kokaudzes, dažāda audžu sastāva noturību būtu iespējams vērtēt, izmantojot matemātisko modelēšanu; taču tai nepieciešami papildus empīriskie dati, kuru ieguve sājā projekta posmā nav plānota. Iespējama arī empīrisko datu ieguve, veicot vēja bojājumu novērtējumu pēc vētras – analizējot bojātās kokaudzes un to ietvaros – bojātos kokus pēc līdzīgas metodikas kā sasalstoša lietus bojājumu vērtēšanā, tomēr šāda pētījuma veikšana ir ļoti darbietilpīga un vētras gadījumā operatīvi saskaņojama, nozīmīgi mainot attiecīgā pētījuma etapa darba uzdevumus.

#### Pārnadžu radīto bojājumu vērtēšana

Dzīvnieku radītos bojājumus ietekmē to barošanās vietu izvēle hierarhija. Vienai sugai var būt izteikta izvēle starp dažāda veida (piemēram, skujkoku un skujkoku-lapu koku) audzēm, bet vāji izteikta izvēle starp kokiem noteiktā veida audzē. Pretēji, kādai citai sugai var būt vāji izteikta izvēle starp dažāda veida audzēm, bet audzē tā izvēlas kādu konkrētu sugu.

Lielākā daļa līdz šim veikto secinājumu par sastopamo sugu ietekmi uz pārnadžu barības izvēli ir veikti, balstoties uz speciāli šim mērķim **ierīkotu barības vietu izveidi**. Tie galvenokārt sniedz informāciju par konkrētas sugas barības izvēles paradumiem, piemēram, kuras sugas tiek izvēlētas vairāk nekā citas. Piemēram, Bergvall et al. (2006) un Rautio et al. (2008) vērtējuši dambriežu (*Dama dama* L.) izvēli starp barību, kam ir/nav pievienots tanīns – sīva, rūgta viela, kas samazina šādas barības izvēli. Abos pētījumos dambrieži apēduši līdzīgu daudzumu barības bez tanīna, ja parauglaukumā šīs barības traukam apkārt bijuši trauki ar tādu pašu barību, t.i., arī bez pievienota tanīna. Bet, ja barības ar pievienoto tanīnu trauks atradās starp barības bez pievienota tanīna traukiem, tas ēsts vairāk, nekā tāds barības ar pievienoto tanīnu trauks atradās starp tādas pašas barības traukiem. Šāda dzīvnieku izvēle interpretēta kā asociatīvo uzturēšanās – ne-mērķa suga tiek bojāta vairāk, ja atrodas starp mērķa sugas indivīdiem. Savukārt dzīvnieku izvēle starp laukumiem, kuros atšķirīgās barības trauki izvietoti dažādās proporcijās (vienā: 7 trauki ar un 1 bez tanīnu saturošu pārtiku; otrā: 7 trauki bez un 1 ar tanīnu saturošu pārtiku) norāda uz mazākiem mērķa sugas bojājumiem, ja tā atrodas starp ne-mērķa sugas indivīdiem, un netālu atrodas mērķa sugas tīraudze. Parauglaukumos, kur galvenokārt (7:1) izvietoti barības trauki ar tanīnu, dambrieži mērķa

sugu bija bojājuši mazāk, ja blakus esošā parauglaukumā galvenokārt izvietoti trauki ar barību bez tanīna.

Aļņu radītie bojājumi salīdzinoši **neliela izmēra atšķirīgās grupās** salīdzināti dažādām metodēm. Piemēram, Zviedrijas centrālajā daļā vērtēti dažādu sugu sastāva “audžu” aļņu radītie bojājumi (Danell et al., 1991). Šo “audžu” ierīkošanai izmantoti miera stāvoklī (oktobra beigās/novembra sākumā) nocirsti koki, kam zari nogriezti līdz 0,5 m augstumam. Vidējais koku augstums bija 198–286 m, caurmērs 25–46 cm, vecums priedei 14–17 gadi, vecums apsei un baltalksnim 6–10 gadi. Koku ciršanas laiks izvēlēts, lai mazinātu to fenoloģiskās izmaiņas. Tie novembra sākumā iestiprināti sasalušas zemes virsmā 0,3 m dziļumā. Pētījumam piemērotu laikapstākļu dēļ, tie pēc neilga laika bija iesaluši zemē. Balstoties uz aļņu uzturā lietoto koku sugu izvēli (Bergström, Hjeljord, 1987), izvēlēti divi “audžu” sugu sastāvi: (1) priede un apse, (2) priede un baltalksnis. Tātad abu “audžu” sastāvā ir vidēji izvēlēta suga (priede) un attiecīgi ļoti (apse) un maz (baltalksnis) izvēlēta koku suga. Šādas “audzes” ierīkotas divās sekojošās ziemas sezonās atvērumos (laucēs, purvainās vietās) meža masīvā: pirmajā ar sugu attiecību 1:1; un otrajā ar sugu attiecību 1:3, kā arī dažāda vecuma priežu “tīraudzes”. Pirmajā gadā dažādas sugas izvietotas pamīšus (šaha laukuma veidā) ar attālumu starp kokiem 1 m; audzes izmērs 5 × 5 m. Otrajā gadā dažādas sugas izvietotas pamīšus rindās tā, ka attālums starp priedēm rindās un starp to rindām bija 2 m; audzes izmērs 16 × 16 m. Priežu “tīraudzē” pēc tāda paša principa izvietoti “lieli” un “mazi” koki. Katra sastāva “audze” ierīkota 10 atkārtojumos. Attālums starp dažāda sastāva “audzēm” bija 10–25 m, starp atkārtojumiem 0,6–4,4 km. Vidējais aļņu blīvums pirmajā un otrajā gadā bija 1,0 un 0,8 aļņi km<sup>-2</sup>. Katrā “audzē” noteikta aļņiem pieejamā zaru biomasa pēc Telfer (1981) izstrādātas metodes. Tomēr paši autori uzsver, ka dabiskas izcelsmes audzēs aļņu sugu izvēle var atšķirties, īpaši, ja audzes tiek bojātas vairākos sekojošos gados. Pirmkārt, dažādām sugām atšķiras tolerance (t.i., mirstība) un spēja atjaunoties (t.i., jaunu dzinumu veidošana) pēc dzinumu apkošanas (Danell, Bergström 1989). Otrkārt, atšķiras dažādu sugu reakcija uz dzīvnieku radītajiem bojājumiem. Bojātie koki izdala aizsargvielas (Iason, Villalba, 2006), līdz ar to dzīvnieku izvēle starp audzēm un atsevišķiem kokiem var mainīties no gada uz gadu. Vairākos pētījumos šāda parādība gan nav apstiprināta, un dzīvnieku radītie bojājumi atkāroti konstatēti vieniem un tiem pašiem kokiem (Bergqvist et al., 2003).

Pēc līdzīga principa vērtēta arī peļu dzimtas (galvenokārt tumšās strupastes *Microtus agrestis* (L.)) un balto zaķu (*Lepus timidus* L.) koku sugu izvēle neizmantotās lauksaimniecības zemēs (Hjältén et al., 1993). Lai vērtētu peļveidīgo grauzēju barības izvēli, “stādījumi” ierīkoti, izmantojot 25 cm garus jaunus dzinumus (zarus). Tie ievākti rudenī no

kociem, kam veģetācijas sezonas sākumā dzinumi apgriezti, tādējādi veicinot dzinumu skaita palielināšanos. Oktobra beigās/novembra sākumā šie zari iestiprināti zemē vismaz 10 cm dziļumā, veidojot dažāda sugu sastāva “stādījumus”. Savukārt, zaķu barības izvēles vērtēšanai “stādījums” ierīkots ar zariem, kas oktobra beigās griezti no pieaugušiem dažādu sugu kokiem bez redzamām dzinumu apkošanas pazīmēm. Šie zari sasieti saišķos, un decembra beigās izveidots “stādījums”, saišķus saspaužot sniegā. Kopumā pētījuma autori eksperimentu nodēvējuši par “tuvu dabiskiem apstākļiem”. Tomēr tiek atzīts, ka pētījuma rezultātus par peļveidīgo grauzēju koku sugu izvēli var būt ietekmējusi ierīkoto “stādījumu” platība – tā piecas reizes pārsniedza to dabiskās uzturēšanās teritorijas platību, bet zem sniega segas iespējas pārredzēt apkārtni un atrast noteiktu (vēlamo) sugu ir apgrūtinātas. Līdzīgi kā iepriekš aprakstītajā pētījumā, tiek minēts pieņēmums, ka sugu izvēli var būt ietekmējusi zaru griešana no jau iepriekš bojātiem kokiem. Šādiem kokiem ir palielināts aizsargvielu daudzums, kas var samazināt atkārtotu bojājumu apjomu.

Pētījumi par dzīvnieku radītajiem bojājumiem **dabiskās tīraudzēs/mistraudzēs** atrodami daudz retāk. Salīdzinoši **nelielu dažāda sugu sastāva grupu** bojājumi analizēti Skotijas ziemeļaustrumu daļā (Bergman et al., 2005). Tur pētīta arī Eiropas stirnas (*Capreolus capreolus* L.) un Eiropas truša (*Oryctolagus cuniculus* L.) izvēle starp nelielām (5 koku) kārklū, priežu un bērzu grupām, kā arī starp bērzu grupām, kuru vidū stādīts kārklis vai priede (4 bērzi un 1 kārklis/priede). Izvēlētais sugas pārstāv ļoti, vidēji un maz šo dzīvnieku izvēlēto sugu: attiecīgi kārklis, bērzs, priede. Stādījumi ierīkoti sešos atkārtojumos, katrā pārstāvēti visi grupu veidi. Kā stādmateriāls izmantoti sešus gadus veci (aptuveni 1,5 m augsti) stādi. Katram kokam noteikts tekošā gada un vecāku dzinumu skaits. Dzīvnieku radītie bojājumi vērtēti tās pašas, t.i., stādīšanas, veģetācijas sezonas beigās. Katram kokam noteikts apkodumu skaits un mērīts to diametrs, augstums (no augstākā bojājuma atņemts zemākais bojājums).

**Dažāda sastāva nelielu audžu** bojājumu salīdzināšana veikta Somijas dienvidrietumu daļā (Milligan, Koricheva, 2013; Vehviläinen, Koricheva, 2006). To vērtēšana veikta stādījumā, kas ierīkots egļu meža masīvā, veidojot dažāda sugu sastāva un īpatsvara mistraudzes no piecām vietējas izcelsmes sugām un Sibīrijas lapegles *Larix sibirica* L. Platībā viena līdz četrus gadu veciem kokiem vērtēti peļveidīgo (galvenokārt tumšās strupastes un rūsganās meža strupastes *Clethrionomys glareolus* Schreber) grauzēju radītie bojājumi (Vehviläinen, Koricheva, 2006). To vērtēšana veikta maija vidū, laikā starp sniega segas nokūšanu un intensīvu koku augšanas uzsākšanu. Bojājumi iedalīti trīs kategorijās: bez bojājumiem, ar dažiem atsevišķiem bojājumiem un stipri bojāti (miza bojāta visapkārt stumbram) koki. Arī aļņu radītie bojājumi vērtēti kokiem viena līdz četrus gadu vecumā, vienā

laikā ar peļveidīgo grauzēju bojājumu vērtēšanu (Vehviläinen, Koricheva, 2006). Bojājumi iedalīti četrās kategorijās, uzskaitot zarus, kam caurmērs mazāks par 5 cm: bez bojājumiem, ar dažiem atsevišķiem bojājumiem (līdz 25% zaru), vidēji bojājumi (25–75% zaru) un stipri bojāti (vairāk kā 75% zaru) koki. Aļņu blīvuma noteikšanai veikta ekskrementu uzskaitē. Atkārtota (Milligan, Koricheva, 2013) aļņu radīto bojājumu vērtēšana veikta 12 gadu vecumā (augstums 4,92 m) – tieši šāda vecuma un izmēra koki tiek bojāti visvairāk (Jalkanen, 2001). Arī šajā pētījumā bojājumu uzskaitē veikta maija vidū, tie klasificēti trīs grupās: nelieli (līdz 25% zaru), vidēji (26–75% zaru) un stipri (vairāk nekā 75% zaru) bojāti koki. Vērtēti arī aļņu radītie mizas bojājumi, kas klasificēti trīs grupās, atkarībā no bojātā koka caurmēra vai augstuma īpatsvara: nelieli (līdz 25%), vidēji (26–50%) un stipri (vairāk nekā 50%) bojāti koki. Pētījuma teritorija nebija iežogota, tādēļ vērtējot bojājumus, tie iedalīti divās grupās: bojāti pēdējās ziemas laikā un bojāti agrāk. Aļņu blīvuma noteikšanai veikta ekskrementu uzskaitē.

Dzīvnieku radīto bojājumu vērtēšana **ainavas mērogā** ir veikta, analizējot to telpiskā izvietojuma un **ekskrementu uzskaites** datu saistību (Månsson et al., 2007b). Pētījums veikts Zviedrijas centrālajā daļā intensīvi apsaimniekotā platībā, kas galvenokārt sastāv no dažādām vienvecuma tīraudzēm. Vidējā audžu platība 6 ha, dominē egļu un priežu audzes, kurās sastopams bērzu, apšu, pīlādžu un blīgznu (*Salix caprea* L.) piemistrojumu. Vidējais aļņu un stirnu blīvums šajā teritorijā bijis attiecīgi 1,7 un < 2,0 indivīdi km<sup>2</sup>. Visā platībā (aptuveni 1000 km<sup>2</sup>) izvietots parauglaukumu tīkls: attālums starp transektiem 2 km, starp parauglaukumu centriem uz transekta – 400 m. Datu ievākšana veikta no 15. aprīļa līdz 18. maijam – laikā starp sniega segas nokūšanu un veģetācijas sezonas sākšanos. Katrā parauglaukumā 20 m<sup>2</sup> platībā vērtēts pieejamās barības daudzums un dzīvnieku radīto bojājumu intensitāte, un 100 m<sup>2</sup> platībā veikta aļņu ekskrementu uzskaitē. Tālākā analizē parauglaukumi tika grupēti pa 32, 16, 8, 4, 2, kā arī vērtēts katrs parauglaukums atsevišķi; tādejādi veidojot attiecīgi 25,6, 12,8, 6,4, 3,2, 1,6 un 0,8 km<sup>2</sup> lielu platību. Divu lielāku grupu platība bija līdzīga aļņu pastāvīgās uzturēšanās teritorijai (*home range*) platībai šajā reģionā (25,9 km<sup>2</sup> aļņu buļļiem un 13,7 km<sup>2</sup> aļņu govīm (Cederlund, Sand, 1994)). Katrā parauglaukumā 0,3–3,0 m augstumā noteikts pieejamās barības daudzums – tas izteikts procentos no koku dzīvā vainaga horizontālās projekcijas laukuma. Šādā koku augstumā vērtēti arī dzīvnieku radītie bojājumi, tie izteikti procentos no kopējā pieejamā iepriekšējā gada dzinumu skaita. Koku sugas, kam veikti mērījumi, bija pīlādzis, kārkli, apse, priede, abas bērzu sugas, kadiķis. Katram no parauglaukumu grupām aprēķināts kopējais pieejamās barības indekss (visu sugu procentuālā seguma summa (var pārsniegt 100%)) un pieejamās barības daudzveidības

indekss (Šenona-Vīnera indekss). Parauglaukumos mērījumi eglei nav veikti, līdz ar to tā nav iekļauta arī tālākajos aprēķinos. Uzskaitē iekļauti tikai iepriekšējā ziemā apkostie dzinumi.

Pēc līdzīgas metodikas veikts pētījums aptuveni 140 km<sup>2</sup> platībā arī Zviedrijas centrālajā daļā (Månsson et al., 2007a). Arī šī teritorija ir intensīvi apsaimniekota, un tajā dominē priežu un egļu audzes, kurās sastopams bērzu piemistrojums. Pīlādži, blīgzna, apses un kadiķis šajā teritorijā sastopamas reti. Mērījumi veikti aprīļa beigās, maija sākumā 31 atkārtojumā (1 × 1 km), katrā izvietojot 20 parauglaukumus 20 m<sup>2</sup> platībā; kopējais uzmērīto parauglaukumu skaits 592. Līdzīgi kā iepriekš apskatītajā pētījumā (Månsson et al., 2007b), noteikts kopējais pieejamās barības indekss un dzīvnieku radītie bojājumi.

Norvēģijas dienvidu daļā veikts pētījums, vērtējot aļņu barošanās vietu izvēli nosakošos faktorus vasaras un ziemas sezonā divos telpiskajos mērogos: (1) **ainavas mērogā**; un (2) to pastāvīgās uzturēšanās teritorijas platības mērogā (van Beest et al., 2010). Pētījuma platībā (1733 km<sup>2</sup>) dominēja (82%) saimnieciskās darbības meži, galvenokārt skujkoku (egle, priede) audzes, kā arī mistraudzes ar bērziem, apsi, sastopami arī pīlādži un kārkli. Vidējais aļņu, staltbriežu (*Cervus elaphus* L.) un stirnu skaits uz km<sup>2</sup> šajā reģionā ir attiecīgi 1,5, 0,5 un 0,2 indivīdi. Pētījumā vērtēta aļņu izvēle starp sešām koku sugām. Pīlādzis, apse un kārkli uzskatīti par aļņu ļoti izvēlētām sugām neatkarīgi no sezonas. Abas bērzu sugas un priede uzskatītas par maz izvēlētām sugām vasaras sezonā, bet ziemas sezonā – priede uzskatīta par vairāk izvēlētu sugu, salīdzinot ar bērziem. Vispirms veikts aļņiem pieejamās barības raksturojums. Veģetācijas sezonas otrajā pusē, t.i., pēc koku biomasas pieauguma maksimuma sasniegšanas, vienmērīgi visā platībā veikti mērījumi 50 katras izvēlētās sugas koki bez redzamām dzīvnieku bojājumu pazīmēm 0–3 m augstumā. Katram kokam mērīta augstums, caurmērs 20 cm augstumā, noteikts vainaga tilpums. Pieejamā biomasa vasarā noteikta, noplēšot lapas visiem zariem vidējā aļņa koduma garumā. Pieejamā biomasa ziemā noteikta, nogriežot dzīvus dzinumus vismaz 50 cm virs zemes vidējā aļņa koduma diametrā; lapu kokiem lapas nav iekļautas tālākos mērījumos. Paraugiem noteikta biomasa sausnes un ar daudzfaktoru regresijas analīzi aprēķināta aļņiem pieejamā biomasa, atkarībā no sugas un koku dimensijām katrā no sezonām. Šie dati izmantoti, lai noteiktu katras sugas pieejamo biomasu dažādos meža tipos. Kopumā 189 audzēs ierīkoti 945 parauglaukumi (50 m<sup>2</sup>), katrā uzskaitīti visu sastopamo sugu koki (> 20 cm), un sešām izvēlētajām sugām līdz 3 m augstumam nomērīts parametrs, kas izmantots attiecīgi lapu vai zaru biomasas aprēķināšanai. Ziemā pieejamās biomasas aprēķināšanā pieņemts, ka biomasa līdz 50 cm augstumam nav dzīvniekiem iegūstama. Iegūtie dati izmantoti pieejamās barības kartēšanai. Izmantojot GIS kartes, novērtēts telpiskais izvietojums aprēķinātajam pieejamās biomasas daudzumam dažāda veida audzēs (sugu sastāvs, vecums) katrā no sezonām. Aprēķinos iekļauti audžu parametri –

vecums, dominējošā suga, ražība (“augsta” vai “zema”), augstums virs jūras līmeņa, slīpums, debespuse (saulei pavērstā un ēnas puse slīpumos). Lai iegūtu informāciju par dzīvnieku pārvietošanos un barošanās vietu izvēli, kopumā 34 pieaugušām aļņu mātēm piestiprināti GSP raidītāji ar sensoriem, kas nosaka to galvas un kakla kustības. Katrā atrašanās vietā (noteikta vienu reizi stundā) noteikts kopējais galvas kustību skaits (0–250). Dati ievākti nepilnu divu gadu laikā – no janvāra līdz novembrim 2007. gadā (16 indivīdi) un 2008. gadā (18 indivīdi). Raidītāju tehnisku problēmu dēļ analizēti dati par 32 indivīdiem ziemas un 26 indivīdiem vasaras sezonā. Par ziemas sezonu pieņemts laiks, kad sniega segas biezums pārsniedz 30 cm biezumu (21.01.–08.04.2007. un 04.01.–30.04.2008.); vasaras sezona pieņemta no 1. jūnija līdz 15. septembrim. Pieņemts, ka liels kustību skaits norāda uz barošanos, ņemot vērā, ka tā lielie zālēdāji lielāko daļu aktīvā laika (Mysterud, 1998). Tālākā datu analīze veikta, izmantojot daudzfaktoru resursu atlases funkcijas un ainavas mēroga barības pieejamības modeļus.

Aļņu radīto bojājumu vērtējums **ainavas mērogā**, atkarībā no sugu sastopamības, izmantojot **nacionālās meža inventarizācijas datus**, veikts Zviedrijā (Hörnberg, 2001). Parauglaukumi vienmērīgi izvietoti visā Zviedrijas teritorijā, un tiek uzmērīti laika posmā no maija līdz oktobrim, katru gadu tiek uzmērīti aptuveni 12 500 parauglaukumi (rādiuss 7 vai 10 m). Analīzē iekļauti dati no 1969–1972 un 1983–1987 gadiem. Katru gadu katrā parauglaukumā noteikts dažādu sugu projekcijas laukums, t.i., koka dzīvo daļu, kas atrodas aļņiem pieejamā augstumā (virs sniega segas, zemāk par 2,5–3,0 m, abi atkarībā no reģiona) projekcijas laukums, izteikts procentos no parauglaukuma izmēra. Katram kokam 20 m rādiusā noteikts dzīvnieku apkosto tecošā gada dzinumu īpatsvars. Datu uzmērīšanas laikā gan katras sugas projekcijas segums, gan bojāto dzinumu īpatsvars tiek sadalīts grupās, piemēram, bojāto dzinumu īpatsvars 27% atbilst grupai “<1/3”. Visi tālākie pētījumā veiktie aprēķini veikti, izmantojot šo divu nacionālās meža inventarizācijas laikā novērtēto parametru datus.

Somijas dienvidos dzīvnieku radīto bojājumu varbūtība dažāda veida audzēs, t.sk., noteiktas sugas bojājumi mistrotās un tīraudzēs, aprēķināta pēc uz **nacionālajā meža inventarizācijā iegūtajiem datiem izveidota modeļa** (Jalkanen, 2001).

#### Slimību radīto bojājumu vērtēšana

Apšu-priežu rūsas (*Melampsora pinitorqua* (Braun) Rostr.) radīto bojājumu vērtēšana **priežu jaunaudzēs, saistībā ar apšu un kārkļu sastopamību tajos**, veikta Somijas ziemeļu daļā (Mattila et al., 2001). Kopumā bojājumi vērtēti 109 nejauši izvēlētās audzēs 3 reģionos. Katrā audzē ierīkoti pieci parauglaukumi – viens tās vidū un pārējie četri pa vienam uz katru

debespusi. Katrā parauglaukumā noteikta priežu galotnes dzinumu inficētība ar rūsū un koku skaits pa sugām (noteikts priedei, apsei un kārkliem), kas tālākā analīzē izmantotas kā audžu vidējās vērtības. Katrai audzei noteikts priežu vidējais augstums (vidēji 2,1 m) un vecums (1-44 gadi, vidēji 13,6 gadi). Audzes iedalītas “veselās” (78) un “inficētās” (31), pirmajās ieskaitot tās audzes, kurās nav konstatēts neviens inficēts koks. Tālākajā analīzē izmantoti parauglaukumos iegūtie dati, kā arī tādi audzes rādītāji kā augsnes kvalitātes klase (“zema” un “augsta”) un tips (augsnē galvenokārt “smalkas frakcijas” un “lielas frakcijas”), akmeņainība (augsnē “ir” un “nav” akmeņu); informācija par tiem iegūta no meža apsaimniekošanas plāniem.

Vācijā **eksperimentālā stādījumā** veikta koku sugu daudzveidības, mērķa sugu un ne-mērķa sugu īpatsvara ietekmes vērtēšana uz liepas *Tilia cordata* Mill. un klinšu ozola sēnīšu izraisītām lapu slimībām (Hantsch et al., 2014). Šis stādījums ierīkots 2005. gadā uz lauksaimniecības zemes, veidojot dažāda sugu sastāva un īpatsvara mistraudzes no sešām vietējās izcelsmes sugām. Izvēlēto sugu (liepa un klinšu ozols) lapas pētījuma datu ievākšanas laikā bijušas inficētas ar sēnīšu izraisītām slimībām. Slimību vērtēšanai nejauši izvēlēti koki visos parauglaukumos, kuru sastāvā ir vismaz viena no šīm sugām. Katra atkārtojuma perifērijā esošie parauglaukumi nav izmantoti pētāmo koku atlasei, arī parauglaukuma perifērijas rinda nav iekļauta. Ierobežotā (30 koki) parauglaukumu izmēra dēļ, vērtēta mērķa kokiem tieši blakus augošo koku ietekme. Lai nodrošinātu katram potenciālajam mērķa kokam sešus blakus esošus kokus. Gadījumos, ja mērķa kokam blakus esošais koks nokaltis, novērtēts nākošais šajā virzienā tuvākais koks. Novērtēto mērķa koku skaits izvēlēts atkarībā no parauglaukumu sugu sastāva: katrā tīraudzē novērtēti seši, bet katrā divu, trīs, piecu un sešu sugu mistraudzē – attiecīgi trīs, divi, viens un viens koks. Novērojumi veikti trīs sekojošos gados (2010.-2012. gads), katrā novērtējot 94 kokus katrā atkārtojumā. Katram kokam vērtēti četri zari, kas izvietoti vainaga augšējā un apakšējā daļā pretējās pusēs. No katra zara ievāktas nejauši izvēlētas 5 lapas, kas trīs dienas žāvētas 60 °C temperatūrā, vēlāk tās uzglabātas tumšā vietā istabas temperatūrā. Lapu slimību izraisītāji noteikti ar makroskopiskām un mikroskopiskām analīzēm. Desmit no katra koka ievāktām lapām identificētas visas uz tām sastopamo patogēnu sugas. Endofītu sugas nav nosākamas vizuāli, tādēļ tās nav identificētas; epifītu un saprofītu sugas nav noteiktas to ne-patogēnās dabas dēļ. Atkarībā no sēnīšu attīstības stadijas, atsevišķas sugas nav iespējams noteikt precīzi, un tām noteikta piederība ģintij (*Zygosporium* sp. un *Ramichloridium* sp.) vai tipam (*Ascomycota*). Katra patogēna aizņemtais laukums noteikts vizuāli, un tas izteikts procentos: 0%, 1-5%, 6-10%, 11-25%, 26-50%, 51-75% vai 76-100%. Slimību izraisītāju daudzveidības un

infekcijas intensitātes prognozēšanai uzstādīta meteoroloģisko novērojumu stacija, kas nodrošināja temperatūras un nokrišņu mērījumus ar stundas precizitāti.

Pierādījumi par mistraudžu efektu, t.i., kāda no sugām labvēlīgi iedarbojas uz citas sugas noturības palielināšanu, sakņu trupes izplatības ierobežošanā/tolerances palielināšanā literatūrā nav atrodamī. To zemāka inficēšanās mistraudzēs saistīta ar mazāku uzņēmīgo sugu īpatsvaru audzē; lielāks attālums starp kokiem, mazāks to sakņu kontakts samazina iespējamību sekundārajai infekcijai, un to var nodrošināt rezistentu sugu (lapu koku, priedes) piemistrojums (Lindén, Vollbrecht, 2002; Peri et al., 1990). Audzē, kas nav inficēta, rezistentu sugu piemistrojums ļauj samazināt primārās infekcijas risku – egļu skaita samazināšanu (celmu atsegšanu sporām) iespējams veikt vēlāk vai pat izvairīties no tās pavisam.

Sakņu trupes *Heterobasidion spp.* sastopamība eglei to tīraudzēs un mistraudzēs (priedes un bērza piemistrojums 0,6-59,5%, vidēji 23,8%) vērtēta Somijas dienvidu daļā (Peri et al., 1990). Nejauši izvēlētās 34 egļu tīraudzēs vai to dominējošās audzēs pēc kailcirtes veikšanas (vecums 65-140 gadi) reģionā, kur sakņu trupe ir plaši izplatīta (Tamminen, 1985). Mērījumi veikti vasarā un rudenī, un kailcirtes veiktas ne agrāk kā attiecīgā iepriekšējā ziemā. Katrā audzē, atkarībā no tās platības un homogenitātes ierīkots viens līdz četri parauglaukumi. Kopumā uzmērīti 69 parauglaukumi ar platību 35 ha, 15 600 celmi un koki (no tiem 12 102 egļu celmi). Parauglaukumu izmērs 0,3-1,3 ha, katrā veikta kartēšana - norādīta katra celma (> 10 cm) atrašanās vieta, caurmērs, novērtēts tā sadalīšanās stāvoklis. Atzīmēta arī atstāto koku (priežu un bērzu) atrašanās vieta, caurmērs. Inficētajiem celmiem to virsmai noteikta trupējušās koksnes krāsa, cietība, novietojums, forma un platība. No katras atsevišķi inficētās daļas ņemts koksnes paraugs ģenētiskajām analīzēm. Datu analīzes laikā parauglaukumi sadalīti aptuveni 900 m<sup>2</sup> lielās daļās; tajās priežu un bērzu piemistrojums bija 0-80,6% (vidēji 23,3%).

Sakņu trupes izplatība egļu tīraudzēs un egļu-priežu mistraudzēs analizēta Zviedrijas dienvidu daļā (Lindén, Vollbrecht, 2002). Kopumā 44 vietās veikti mērījumi ilglaicīgo novērojumu parauglaukumos 100 tīraudzēs (vidējais vecums 50 ± 15 gadi) un 22 mistraudzēs (vidējais vecums 78 ± 19). Pēc kopšanas cirtes veikšanas katrā parauglaukumā vizuāli noteikts veselo un inficēto koku skaits, vecums, kopējais šķērslaukums, priedes šķērslaukums. Kopšanas cirtes veiktas no pavasara līdz rudenim – laikā, kad pastāv lielākā varbūtība primārajai infekcijai (gaisa temperatūra > 5 °C). Iegūtie dati izmantoti sakņu trupes attīstības modelēšanai tīraudzēs un mistraudzēs.

Veikta arī sakņu trupes izplatības **modeļu** izstrāde, balstoties uz meža statistiskās inventarizācijas datiem (Thor et al., 2005). Piemēram, Zviedrijā tāds izveidots, balstoties uz



18 gadu laikā ievākti dati par 45 587 eglēm (vecums 20–149 gadi), kam ņemti koksnes urbumi 1,3 m augstumā. Katram kokam noteikts vecums, radiālais pieaugums un iekrāsojuma klātbūtne (konkrēts iekrāsojuma izraisītājs nav noteikts). Modelī iekļauti tādi inventarizācijā iegūti parametri kā eglu īpatsvars audzē, augsnes mitruma režīms un tekstūra, atrašanās vieta (koordinātes).

Somijā izstrādāts trupes attīstības **stimulācijas rīks “Rotstand”** (Pukkala et al., 2005) galvenokārt **balstīts uz divu veidu citiem modeļiem:**

- 1) audzes attīstības stimulācija - koku caurmēra (Miina, Pukkala, 2000) un augstuma (Pukkala, Miina, 1997) pieaugums, pašizretināšanās (Pukkala et al., 1997);
- 2) sakņu trupes attīstības stimulācija – celmu inficēšanās ar sporām, to kolonizēšana, micēlija veģetatīvā augšana un pārvietošanās uz saknēm, sekundārā inficēšanās u.c. attīstības fāzes (Pukkala et al., 2005).

Vairāki autori izmantojuši šo **simulācijas rīku**, lai salīdzinātu sakņu trupes izplatību eglu tīraudzēs un mistraudzēs. Piemēram, Möykkynen, Pukkala (2011) salīdzinājuši priedes piemistrojuma ietekmi, ja tā stādīta nejauši izvēlēta izvietojumā vai grupās ap egli. Šajā pētījumā arī salīdzināto audžu sākotnējie parametri iegūti, mākslīgi izveidojot datu kopu. Savukārt, Thor et al. (2006) ar šo simulācijas rīku izmantojuši, lai salīdzinātu trupes attīstību eglu tīraudzēs (uz lauksaimniecības un meža zemes) un eglu-priežu mistraudzēs (50:50), atkarībā no sākotnējās trupes izplatības (ir/nav, tikai eglei/abām sugām). Sākotnējie dati par audzēm iegūti, izmantojot simulācijas rīku ProdMod (Ekö, 1985).

#### Dendrofāgo kukaiņu radīto bojājumu vērtēšana

Lai sekmīgi novērtētu biotisko traucējumu intensitāti atšķirīga koku sugu skaita un sastāva audzēs, vispirms nepieciešama informācija par konkrētās sugas dzīves ciklu un tās barības/saimniekkoku izvēli. Ģenerālistu sugu radīto bojājumu samazinājums mistraudzēs nav sagaidāms vai izpaužas maz. Turpretī speciālistu sugu radīto bojājumus var pozitīvi ietekmēt (t.i., samazināt) asociatīvā rezistence (Root, 1973; Tahvanainen, Root, 1972), savukārt negatīvi ietekmēt (t.i., palielināt) – asociatīvā uzņēmība (Hjältén et al., 1993).

Augstāka mistraudžu noturība pret dendrofāgo kukaiņu radītajiem bojājumiem galvenokārt skaidrota ar samazinātu mērķa sugu sastopamību un palielinātu dendrofāgo kukaiņu dabisko ienaidnieku sastopamību un daudzveidību. Tādēļ šāda veida pētījumiem nepieciešamas zināšanas par izvēlēto kukaiņu un to dabisko ienaidnieku dzīves ciklu, uzvedību un to ietekmējošiem faktoriem.

Empīriskie pētījumi bērza dendrofāgo kukaiņu speciālistu sastopamības vērtēšanai **dabiskos apstākļos** bērzu tīraudzēs un mistraudzēs ar priedi un egli veikti Somijā un Zviedrijā (Vehviläinen et al., 2006). Somijā **ierīkoti divi stādījumi** meža zemē pēc kailcirtes, kur katrā stādītās bērza tīraudzes un divas bērza-priedes (50:50 un 25:75) mistraudzes ar vienādu kopējo koku skaitu audzēs. Kopumā Somijas stādījumos ierīkoti 33 parauglaukumi (21 vienā un 12 otrā stādījumā) ar platību 0,16-0,38 ha. Katrs audzes veids ierīkots divos līdz sešos atkārtojumos, stādīšanas attālums  $2,2 \times 2,2$  m. Zviedrijas stādījums ierīkots uz lauksaimniecības zemes, trīs atkārtojumos ierīkoti parauglaukumi (0,16 ha) ar bērzu tīraudzēm un bērzu-priežu, bērzu-egļu mistraudzēm, kas veidotas stādot attiecīgi priedi un egli, ļaujot dabiski atjaunoties bērzam. Stādīšanas attālums  $1,5 \times 1,5$  m; mistraudzēs bērzu rindas mijas ar rindām, kur katrs otrais koks ir priede vai egle – sugu īpatsvars 77% bērzs, 23% priede/egle. Stādījums iežogots un kopts 13 gadu vecumā, saglabājot sugu attiecību bērzu-egļu parauglaukumos, un bērzu-priežu parauglaukumus pārvēršot par bērzu tīraudžu parauglaukiem. Bērzu dendrofāgo kukaiņu blīvums un to radītie lapu bojājumi vērtēti divos gados. 1999. gadā (audžu vecums 10-17 gadi) visi stādījumi vērtēti vienreiz jūlija vidū-augusta sākumā. Katrā parauglaukumā nejauši izvēlēti 10 bērzi, kam trīs vai četriem zariem veikta dendrofāgo kukaiņu un lapu bojājumu uzskaitē. Vidēji katram zaram vērtētas 30 lapas, katram kokam 100-120 lapas. Uzskaitīti kukaiņi, kas barojas ar lapām (laputis, cikādiņas, lapblusiņas, lapu tinēji, smecernieki, zvīņspārņu un augļlapseņu kāpuri). Lapas ar redzamiem bojājumiem ievāktas tālākai to analīzei laboratorijā. Tie iedalīti piecās kategorijās: (1) izgrauzts, (2) skeletēts, (3) alojumi, (4) bērzu baltās maurērces *Acalitus rudis* (Canestrini) un (5) bērzu kārpērces *Aceria leionotus* (Nalepa) izraisītās pangas. Katrai lapai uzskaitītas bērzu kārpērces izraisītās pangas, uzskaitītas lapas ar alojumiem. Citiem bojājumu veidiem to intensitāte iedalīta četrās grupās: bojāts mazāk par 25%, 25-50%, 51-75% un vairāk par 75% no lapas virsmas. Tālākā analīzē izgrauzumi un skeletējumi apvienoti vienā bojājumu grupā. Trīs gadus vēlāk (2002. gads, audžu vecums 13-20 gadi) vērtēšana Somijas stādījumos veikta divreiz: veģetācijas sezonas sākumā (jūnija sākums-vidus) un veģetācijas sezonas beigās (augusta sākums-vidus). Abos gadījumos vērtēti vieni un tie paši koki. Atšķirībā no 1999. gadā lietotās metodikas, sezonas sākumā veikta lapu uzskaitē (nevis katras lapas bojātās virsmas īpatsvara noteikšana), kam redzami grauzumu, pangu, alojumu un lapu tinēju radītie bojājumi, jo bojājumu intensitāte gandrīz visām lapām atbilda grupai “bojāts mazāk par 25%”. Zviedrijas stādījumā vērtēšana veikta vienreiz veģetācijas sezonas vidū (jūlija sākums-vidus). Lapu bojājumi vērtēšana veikta pēc 1999. gadā lietotās metodikas. Savukārt dendrofāgo kukaiņu uzskaitē veikta nevis dabā (1999. gads), bet laboratorijā koku augstuma dēļ. Katram kokam nogrieztu divi zari (katram aptuveni 100 lapas), kam vērtēta grauzumu

intensitāte, veikta pangu, alojumu un lapu tinēju radīto bojājumu uzskaitē. Gadu vēlāk veikti koku augstuma un caurmēra mērījumi Somijas stādījumā. Mērīti 10 koki katrā parauglaukumā, no tiem gandrīz visi izmantoti lapu bojājumu noteikšanai.

**Dabisko ienaidnieku ietekme** uz dendrofāgajiem kukaiņiem **dabiskos apstākļos** analizēta arī Itālijā (Jactel et al., 2006). Pētījums veikts neilgi pēc invazīvas sugas *Matsucoccus feytaudi* Duc. (Homoptera, augu sūcēju kārtā) masveida savairošanās, kas izraisījusi plaša mēroga piejūras priedes *Pinus pinaster* Ait. mirstību. Vietējas izcelsmes dendrofāgā kukaiņa *Matsucoccus pini* Green (Hemiptera, blakšu kārtā), kas rada bojājumus Korsikas priedei, dabiskais ienaidnieks ir *Elatophilus nigricornis* Zetterstedt. (Hemiptera, blakšu kārtā). Vērtēta potenciālā *E. nigricornis* pārvietošanās no Korsikas priedes, lai barotos ar *M. feytaudi* uz piejūras priedes. Izvēlētas 24 audzes, pārstāvēt piejūras priedes un Korsikas priedes *Pinus nigra* subsp. *laricio* (Poir.) Maire tīraudzes un abu šo sugu mistraudzes, kā arī pārstāvēt tādas audzes, kurās invāzija datu ievākšanas brīdī nav konstatēta, un tādas, kurās laiks kopš to invāzijas sasniedz 8 gadus. Katrā audzē izvietots feromonu ķeramais slazds (20 × 20 cm; 400 µg racēmisks maisījums ar sintētisku *M. feytaudi* feromonu (Branco et al. 2006)), kas bez pārtraukuma atradies audzē no 2001. gada jūnija sākuma līdz 2002. gada jūnija beigām. Slazdu vērtēšana un ēsmas atjaunošana veikta reizi mēnesī. *M. feytaudi* sastopamība vērtēta piecos audžu pāros (piejūras priedes tīraudze un piejūras priedes-Korsikas priedes mistraudze). Katrā pārī audzes atradās 100-500 m attālumā viena no otras, un tām bija līdzīgs vecums un biezums. Katrā audzē 10 (2002. gadā) vai 25 (2003. gadā) piejūras priedēm mērīts caurmērs un noteikts *M. feytaudi* skaits pēc Jactel et al. (1996) izstrādātas metodikas – vasaras beigās (pirms otrās attīstības stadijas kāpuru parādīšanās) stumbram 0,01 m<sup>2</sup> platībā ar nazi noņemta miza un uzskaitīti otrās attīstības stadijas kāpuru nomainītās ādas. 2002. un 2003. gadā iegūtais vidējais kāpuru skaits atbilst to sastopamībai attiecīgi 2001. un 2002. gadā. Šajās audzēs noteikta arī *E. nigricornis* sastopamība, izmantojot tādu pašu feromonu ķeramo slazdu kā *M. feytaudi* skaita noteikšanai. Katras audzes centrā no oktobra līdz novembrim (2002. gads) un no maija līdz jūlijam (2003. gads), arī tie novērtēti reizi mēnesī. Papildus izvēlētas četras piejūras priedes tīraudzes, lai novērtētu *E. nigricornis* pārvietošanos no Korsikas priedēm uz piejūras priedēm, lai barotos ar *M. feytaudi* kāpuriem. Katrā no šīm audzēm (attālums starp tām 50 m) izvietoti četri parauglaukumi (0,06 ha; 25 m attālumā) ar feromonu ķeramajiem slazdiem ar četru dažādu feromonu koncentrāciju. Katrā parauglaukumā pie diviem kokiem piestiprināta ēsma ar 2 200 µg racēmisko maisījumu ar sintētisku *M. feytaudi* feromonu, divi citi koki izvēlēti kā kontrole. Slazdi turēti no 2001. gada jūlija līdz oktobrim. Tie atjaunoti reizi mēnesī, bet aktivizēti divas nedēļas mēnesī, pārējās divas ļaujot *E. nigricornis* brīvi izvēlēties barošanās

vietu. Katrai no šīm piejūras priedēm (4 audzes, katrā 4 koki) veikta M. feytaudi kāpuru uzskaitē: 0,01 m<sup>2</sup> platībā skaitīti otrās attīstības stadijas kāpuru nomestās ādas feromonu ķeramā slazda piestiprināšanas augstumā pirms to piestiprināšanas (2001. gada jūlija sākumā) un pēc tās (2002. gada jūlija sākumā).

Potenciālu dendrofāgo kukaiņu sastopamības ierobežošanu **priedes mistraudzēs ar dižskābardi** *Fagus sylvatica* L. un **klinšu ozolu** *Quercus petraea* (Matt.) Liebl Vācijas Austrumu daļā pētījuši Jäkel un Roth (2005). Šajā gadījumā vērtēta **parazītisko kukaiņu sastopamība** vidēja vecuma (64 gadi) priedes tīraudzē (kontrolē) un divu veidu (I un II) priedes-dižskābarža un priedes-ozola mistraudzēs: (I) lapu koki veido paaugu (P 54 gadi, Ds 8 gadi; P 74 gadi, Oz 5 gadi); un (II) lapu koki veido pirmo audzes stāvu (P 95 gadi, Ds 38 gadi; P 93 gadi, Oz 41 gads). Audžu platība 5,0-10,4 ha. Parazītisko kukaiņu telpiskā izvietojuma datu ieguvei izmantotas divu veidu metodes: (1) katrā parauglaukumā izvietoti seši fotoeklektori kukaiņu, kas hibernācijas stadiju pavadā augsnē, blīvuma noteikšanai; un (2) katrā parauglaukumā izvietoti astoņi tīkli ar savācējtrauku koku vainagos lidojošo kukaiņu blīvuma noteikšanai. Katrs fotoeklektors ierakts augsnes minerālajā horizontā, aizņemot 1 m<sup>2</sup> platību. Tīkli iekārti priedēs to vainaga zemākās trešdaļas augstumā. To savācējtrauku saturs ievākts un jaunu piesātinātās benzoscābes šķīdumu (E210) ik pēc četrām nedēļām no 200. gada aprīļa līdz oktobrim. Informācijas par vides faktoriem iegūta, katrā parauglaukumā izvietojot arī astoņi augsnes temperatūras (Tinytalk II/TK-0023; mērījuma intervāls 90 min) un septiņus gaisa temperatūras un mitruma (Tinytag Ultra/TGU-1500; mērījuma intervāls 45 min) mērītājus. Katrā audzē ierīkoti 10 parauglaukumi 400 m<sup>2</sup> platībā veģetācijas noteikšanai pēc Braun-Blanquet (1964) metodes un tās telpiskās struktūras analīzei.

Citā pētījumā Somijas rietumos salīdzināti priežu rūsganās zāglapsenes (*Neodiprion sertifer* Geoffr.) radītie bojājumi priežu tīraudzēs un priežu-bērzu (50:50) mistraudzēs (Kaitaniemi et al., 2007). Pētījums veikts **eksperimentālā stādījumā** divos meža masīvos, kur pēc kailcirtes ierīkoti parauglaukumi ar dažāda sugu sastāva mistraudzēm. Stādījuma dizains aprakstīts pie Vehviläinen, Koricheva (2006) un Milligan, Koricheva (2013) pētījumu par pārnadžu radīto bojājumu apskata. Šajā pētījumā iekļauti priežu un priežu-bērzu (50:50) parauglaukumi; katram audžu veidam katrā stādījumā izmantoti divi atkārtojumi. Stādījumi **atzīti par piemērotiem priežu rūsganās zāglapsenes invāzijai, un tā radīta mākslīgi**. Kopumā divos gados (2002. un 2003.; audžu vecums 3 un 4 gadi) nejauši izvēlētas 139 priedes vismaz 5 m attālumā no parauglaukuma malas. Pirmajā gadā eksperiments uzsākts jūnija vidū, 10 priedes katrā parauglaukumā invadēti ar 10 zāglapsenes kāpuriem vienā un ar 15 zāglapsenes kāpuriem otrā stādījumā. Kāpuri ievākti aptuveni 30 km attālā audzē, nogriežot zarus ar kāpuru kolonijām un tie galvenokārt atradās trešajā attīstības stadijā.

Kāpuru grupas ievāktas uz lielākām priedēm, salīdzinot ar stādījumā esošajiem kokiem (salīdzinoši mazāka skuju biomasa), tādēļ katra sākotnēji ievāktā kāpuru grupa sadalīta mazākās daļās un ievietota uz diviem trim kokiem. Kāpuri un to grupas pārvietotas, izmantojot otu; daļai koku ar metāla stiepli piestiprināti dzinumi (aptuveni 10 cm gari), uz kuriem kāpuru grupas ievāktas. Augusta beigās (pēc iekūņošanās) no kokiem ievākti pieaugušie indivīdi. Uz katras priedes, izmantojot tīklveida maisiņu, uzlikta viena mātīte, ļaujot tai dēt olas. Lai daļēji kontrolētu potenciālo pēcnācēju dzimumu atšķirības (mātītes šķiļas no apaugļotām, tēviņi – no neapaugļotām olām), pusē maisiņu iepriekš ievietota mātīte un tēviņš. Tēviņi vienmērīgi izvietoti visā eksperimenta platībā. Otrajā gadā, pirmie kāpuri sākuši šķīlties jūnija sākumā. Abos pētījuma gados katru trešo dienu veikta kāpuru uzskaitē. Novērojumu biežums izvēlēts kāpuru izdzīvošanas dinamikas iegūšanai, vērtējot tās saistību ar potenciālajām kāpuru dabisko ienaidnieku sugu un to attīstības dinamikas atšķirībām tīraudzēs un mistraudzēs. Pēdējā kāpuru uzskaitē veikta, kad pirmie kāpuri sākuši veidot kokonus. Tie kāpuri, kas kokonus vēl atradās uz zariem, tika ievākti, lai pārbaudītu parazitisma pārbaudi. Nākamā gada pavasarī skaitītas olas, un pēc izšķīlušos kāpuru skaita noteikts veiksmīgi pārziemojušo olu īpatsvars. Potenciālās dabisko kaitēkļu ietekmes uz kāpuru izdzīvošanu vērtēšanai veikta skudru (galvenokārt rūsganās meža skudras *Formica rufa* L.) un ar tām saistīto laputu koloniju uzskaitē laikā, kad kāpuri atradās to attīstības vidus posmā. Šajā laikā veikta arī zirnekļveidīgo klases (zirnekļu (*Aranei*) un māņzirnekļu (*Opiliones*)) un plēsīgo blakšu (*Heteroptera*) indivīdu uzskaitē katram kokam. Zirnekļveidīgo klases indivīdu uzskaitē veikta tikai 2002. gadā, jo to sastopamība 2003. gadā bijusi ļoti zema. Dažādu dabisko ienaidnieku grupu ietekmes novērtēšanai 2003. gadā pusei koku ap stumbru tā apakšdaļā uzklāta līme, tādējādi ierobežojot skudru un citu rāpojošu plēsēju nokļūšanu pie zāglapsenes kāpuriem/olām. Papildus izvēlēti koki divu visizplatītāko dabisko kaitēkļu grupu (skudru un zirnekļu) sastopamības vērtēšanai vienā no Zviedrijas stādījumā. Novērojumi veikti līdz 10 priedēm (vitālām, bez redzamiem pārnadžu bojājumiem) katrā parauglaukumā jūnija un augusta sākumā: (1) uzskaitīti zirnekļi un (2) skudru skaits iedalīts piecās kategorijās, sākot no nulles (indivīdu nav) un viens (uz koka viens indivīds) līdz četri (indivīdi sastopami uz visām vainaga daļām). Koku dimensiju un zāglapsenes dabisko ienaidnieku ietekmi uz kāpuru izdzīvošanu, abos gados mērīts koku caurmērs.

**Kontrolēta dendrofāgo kukaiņu invāzija** veikta arī Riihimäki et al. (2005) pētījumā. Līdzīgi kā iepriekš aprakstītais, arī šis pētījums veikts **tajā pašā eksperimentālajā stādījumā**, kura dizains aprakstīts dizains aprakstīts pie Vehviläinen, Koricheva (2006) un Milligan, Koricheva (2013) pētījumu metodikas apskata. Šajā pētījumā iekļauti parauglaukumi ar trim audžu veidiem: (1) bērza-melnalkšņa, (2) bērza-priedes un (3)

bērza-egļu mistraudzes. Katrs parauglaukumu veids ierīkots divos atkārtojumos divos meža masīvos. Katrā mistraudzē 24 bērzi (seši koki katrā atkārtojumā) izvēlēti vismaz 5 m attālumā no parauglaukuma malas. Kārklu bālganā lapsprīžmeša (*Epirrita autumnata* (Borkhausen)) kāpuri pirmajā attīstības stadijā tika turēti laboratorijā uz izplaucētām bērza lapām +4 °C temperatūrā līdz bērzu lapu plaukšanai stādījumā. Kāpuri pārvietoti dabiskos apstākļos, kur tie drīz pārgājuši otrajā attīstības stadijā. Tad (6., 7. maijs) atkarībā no bērza dimensijām tie novietoti pa pieciem vai desmit kāpuriem uz viena koka; kopumā katrā audzes veidā izvietoti 180 kāpuri. Aptuveni divas reizes nedēļā uz katra koka uzskaitīti kāpuri un noteikta to attīstības stadija. Abos gados bezspārnu dabisko ienaidnieku piekļuve kāpuriem ierobežota vieniem un tiem pašiem kokiem ar līmi apziežot stumbra apakšdaļu. Kāpuru uzskaites laikā, ja iespējams, noteikts to nāves cēlonis. Aptuveni kūniņas stadijas vidū veikta “pazudušo” kāpuru aizstāšana ar laboratorijā turētiem kāpuriem trešajā stadijā; kopumā aizstāts 219 kāpurs. Aizstātie kāpuri novietoti iespējami attālu no sākotnēji novietotajiem, lai nodrošinātu to atšķiršanu tālākā pētījuma gaitā. Kad kāpuri atradās piektās (pēdējās) attīstības stadijas vidū, tie no kokiem noņemti un pārvietoti uz laboratoriju. Lai noteiktu parazitā esamību, kāpuriem ļauts veidot kūniņas. Kūniņas svērtas, un tām noteikts dzimums. Nākamajā gadā (2003.) tāds pats kāpuru skaits novietots un tiem pašiem kokiem (12., 14. maijs), šoreiz vairums kāpuru bija pirmajā attīstības stadijā. Šajā gadā “pazudušo” kāpuru aizstāšana veikta reti. Piektās attīstības stadijas vidū kāpuri no kokiem noņemti; tad koks kratīts, lai tajos esošie posmkāji sakristu uz brezenta, kas noklāts zem tā. Vēlāk tie glabāti etanola šķīdumā, un tiem noteikta piederība ģimenei. Jūnija vidū pie katra eksperimentā izmantotā bērza 4 cm dziļumā ieraktas trīs kūniņas; atzīmēta to atrašanās vieta. Septembra sākumā kūniņas atraktas, un laboratorijā noteikta to parazitā vai citu dabisko ienaidnieku radīto bojājumu esamība.

Dendrofāgo kukaiņu radītos bojājumus **ainavas līmenī** iespējams vērtēt **pēc to masveida savairošanās gadījumiem**. Viens no šādiem pētījumiem veikts Somijā pēc 1997.-2001. gadā pieredzētās līdz šim plašākās (500 000 ha) dokumentētās parastās priedes zāglapsenes (*Diprion pini* L.) masveida savairošanās (Somviele et al., 2004). Pētījuma mērķis bija novērtēt saistību starp zāglapsenes radīto bojājumu intensitāti un audzes struktūru, augsnes kvalitāti divos sekojošos gados (1999.-2000.). Četros masveida savairošanās skartos meža masīvos kopumā izvēlētas 205 audzes 710,2 ha platībā. Dati ievākti 2000. gada septembrī, nosakot 11 parametrus, kas raksturo bojājumu intensitāti un audzes struktūru. Audzes bojājumu intensitāte iedalīta trīs kategorijās: defoliācija mazāk par 25%, 25-50% un vairāk par 50% no to platības. Starp meža masīvu raksturojošiem parametriem iekļauti arī tādi, kas vispārīgi raksturo sugu sastāvu: (1) audžu, kur dominē cita (galvenokārt egles vai bērzs nevis priede) koku suga, īpatsvars; un (2) priedes koksnes krājas īpatsvars.

Mērķa sugu mirstība, atkarībā no audzes sastāva, analizēta **pēc masveida tinēju (Tortricidae) dzimtas *Choristoneura fumiferana* (Clem.) dendrofāgā kukaiņa savairošanās** 1972.-1984. gadam Kanādā, Kvebekas provincē (Bouchard et al., 2005). Pētījumā iekļauta **3 600 km<sup>2</sup> liela platība**, kurā galvenokārt dominē balzāma baltegle (*Abies balsamifera* L.), dzeltenais bērzs (*Betula alleghaniensis* Britton), papīra bērzs (*B. papyrifera* Marsh.), rietumu tūja (*Thuja occidentalis* L.), melnā egle (*Picea mariana* Mill.), Kanādas egle (*P. glauca* Moench.), sarkanā kļava un (*Acer rubrum* L.) un cukura kļava (*A. saccharum* Marsh.). Pētījumā audzes iedalītas trīs grupās: (1) mistrotas lapu koku, (2) mistrotas boreālo sugu un (3) balzāma baltegles dominējošās audzes. Audžu dinamika vērtēta ar dendrohronoloģijas metodēm un datiem, kas iegūti ilglaicīgajos parauglaukumos. Audžu sugu sastāvs un struktūra noteikts ilglaicīgajos parauglaukumos (katrs 400 m<sup>2</sup>), kas ierīkoti 1972. gadā, un atkārtoti uzmērīti 1979. un 1996. gadā. Katrā parauglaukumā uzmērīts koku caurmērs pa sugām; koki ar caurmēru < 9 cm nav ņemti vērā. Uzmērīti 22, 14 un 27 parauglaukumi attiecīgi boreālo sugu mistraudzēs, lapu koku mistraudzēs un balzāma baltegles dominējošās audzēs. No šiem datiem iegūta informācija par koku mirstību, audzes biezumu un šķērslaukumu. Lai novērtētu mērķa sugu radiālā pieauguma dinamiku pēc *C. fumiferana* radītajiem bojājumiem, ņemti pieauguma urbumi dzīvām Kanādas eglēm aptuveni 5 km<sup>2</sup> platībā: attiecīgi boreālo sugu mistraudzēs, lapu koku mistraudzēs un balzāma baltegles dominējošās audzēs veikti 16, 21 un 25 urbumi. Urbto koku atlase veikta pēc nejaušības principa, attālums starp tiem vismaz 30 m. Katram no šiem kokiem 25 m rādiusā noteikts koku sugu sastāvs un kritalu sastopamība. Audzes veids noteikts pēc 1965. gadā veiktiem aerofoto. Katram kokam veikti divi urbumi 1 m augstumā. Laboratorijā šie urbumi attiecīgi sagatavoti un veikti gadskārtu platuma mērījumi. Tālākā analizē tie iedalīti trīs grupās: pirms masveida savairošanās (1965.-1973.), tās laikā (1974.-1984.) un pēc masveida savairošanās (1985.-2001.). Masveida savairošanās laika posms pieņemts ar dažu gadu nobīdi, jo augšanas samazināšanās sākas dažus gadus pēc defoliācijas. Šiem periodiem salīdzināts šķērslaukuma pieaugums starp dažāda veida audzēm. 2002. gadā abu veidu mistraudzēs vērtēta to atjaunošanās; balzāma baltegles dominējošās audzēs vainaga zudums pārsniedza 75%, tādēļ tajās atvērumu attīstības dinamika nav vērtēta. Mistraudzēs ierīkoti transekti, to izvietošanai izmantojot reģiona mežaudžu kartes un aerofoto attēlus. Tie ierīkoti vietās, kur vismaz 150 gadus nav bijuši ugunsgrēki un veikta mežistrāde, nav sastopamas pioniersugas. Katra transekta garums 400 m, tie izvietoti vismaz 10 attālumā no cita veida (pētījumā neiekļautiem) mežaudžu veidiem un vietām, kur veikta mežistrāde; attālums starp transektiem 0,5-75 km. Kopumā mērījumi veikti uz 17 transektiem, kas sastāda 2 000 m boreālajās mistraudzēs un 3 500 m lapu koku mistraudzēs. Uz katra transekta ik pēc 0,5 m

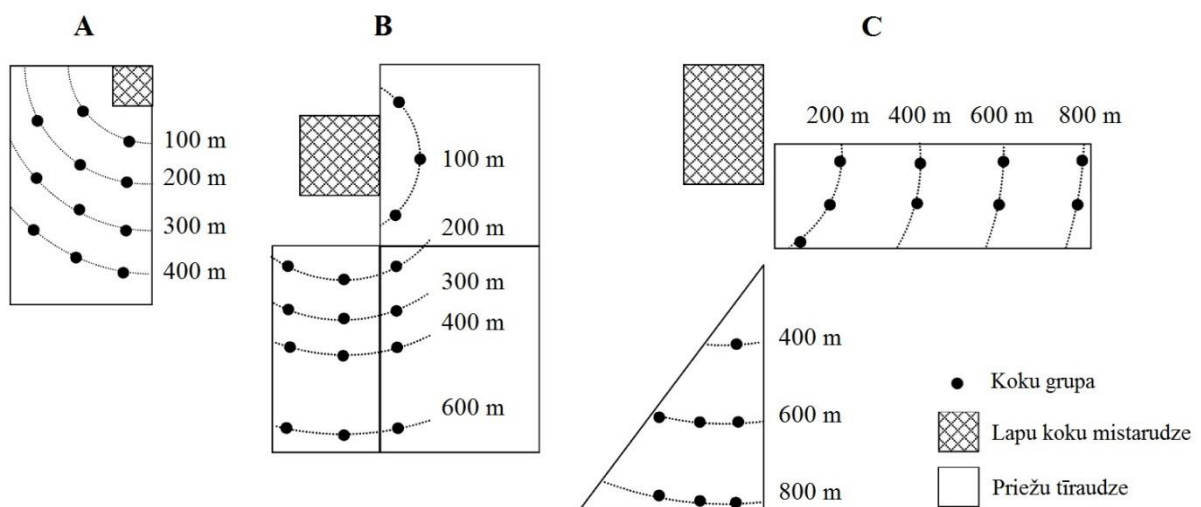
noteiktas visas vainagu klāju veidojošās sugas, kuru vainags šķērsoja transekta vertikālo projekciju, un to caurmērs; šajos mērījumos koki ar caurmēru  $< 7$  cm nav ņemti vērā. Ik pēc 40 m uz transektiem izvietoti 5 m gari un 4 m plati parauglaukumi, kur pa sugām uzskaitīti paaugas koki (caurmērs krūšaugstumā 1,1-7,0 cm) un noteikts to caurmērs, kā arī vainagu klāju veidojošie koki un to caurmērs. Kopumā uzmērīti 700 šādi parauglaukumi lapu koku mistraudzēs un 400 parauglaukumi boreālo sugu mistraudzēs.

Dendrofāgo kukaiņu *C. fumiferana* radīto bojājumu vērtēšanai **pēc masveida savairošanās ainavas līmenī** Cappuccino et al. (1998) izvēlējušies intensīvi apsaimniekotas balzāma baltegles audzes (1) **skujkoku meža masīvā** un (2) **lapu koku meža masīvā**, kā arī (3) **skujkoku audzes uz salām ezera vidū**. Pētījums veikts Kanādā, Kvebekas provincē meža masīvā ap Duparquet ezeru un tā salām. Pirms pētījuma veikšanas pēdējā *C. fumiferana* masveida savairošanās bijusi 1970.-1987. gadam, datu ievākšana sāka 1994. gada maijā. Lapu koku meža masīvs atjaunojies pēc plaša ugunsgrēka, un tajā dominē pioniersugas. Tajā izvēlētas četras balzāma balteglu audzes, kuru platība 0,25-2,0 ha. Katrā no šīm audzēm ierīkots parauglaukums 16 × 16 m platībā balteglu mirstības novērtēšanai, izvēlētas piecas pieaugušas baltegles kāpuru blīvuma novērtēšanai un 1-3 m augstas paaugas baltegles kāpuru un kūniņu mirstības vērtēšanai. Četri šādi parauglaukumi ierīkoti arī skujkoku meža masīvā, un pa vienam parauglaukumam uz 10 salām (piecas ezera līcī un piecas tā centrā). Attālums starp parauglaukumu grupām aptuveni 1 km. Katrā parauglaukumā 9-10 gadus (1994. gada vasarā) pēc maksimālās balteglu mirstības, ko radījusi *C. fumiferana* masveida savairošanās, veikta visu dzīvo un nokaltušo balzāma balteglu (caurmērs  $> 5$  cm) uzskaitē. Lai noskaidrotu balteglu vecuma atšķirības dažāda veida audzēs, katrā parauglaukumā ņemti 4-7 nejauši izvēlēti koku urbumi. Kāpuru blīvuma noteikšana veikta 1994. gada 11.-15. jūnijā. Katrā parauglaukumā pieciem pieaugušiem kokiem 14 m augstumā nogriezti aptuveni 50 cm gari zari. Tie ievietoti auduma maisā un pārvietoti uz laboratoriju, kur veikta kāpuru uzskaitē. Šī metode izrādījusies laikietilpīga – aptuveni 250 cilvēkstundās iespējams atrast 10 kāpurus. Tādēļ nākamajā gadā (1995.) *C. fumiferana* sastopamības raksturošanai starp dažāda veida audzēm izvēlēts pieaugušo īpatņu vidējais skaits. No 3. jūlija līdz 5. augustam katrā parauglaukumā izvietoti trīs feromonu slazdi (izmantots *C. fumiferana* feromons). Tie iekārti baltegles zaros aptuveni 6 m augstumā. Katrā slazdā atradās 4 × 6 cm liela plāksne ar insekticīdu (dihlofoss 19,2%), pieaugušo tēviņu nogalināšanai. Katra veida audzē vērtēta kūniņu (1994. gads) un kāpuru (1995. gads) parazītu sastopamība. Lai iegūtu kūniņas, ko pārvietot uz parauglaukumiem, 88 kāpuri audzēti plastmasas kastēs, kur katru otro dienu tiem ielikta svaigas baltegles skuja. Neilgi pirms kāpuru pāriešanas kūniņu stadijā tie ievietoti plastmasas maisā (tilpums 2 l) ar aptuveni 30 cm garu baltegles zaru. Analogi dabiskiem



apstākļiem, kāpuri kūniņu piestiprinājuši pie zara. Šie zari katrā parauglaukumā piestiprināti uz diviem kokiem. Pēc piecām dienām tie pārvietoti uz laboratoriju parazitisma pārbaudei. Lai novērtētu kāpuru parazitismu, katrā parauglaukumā aptuveni vienu nedēļu pirms pumpuru plaukšanas (15. maijā) uz astoņiem kokiem izvietoti laboratorijā audzēti kāpuri. Pārvietošanas brīdī tie atradās otrās attīstības stadijas diapauzē uz marles, kam piestiprināta lipīga lenta (parafilma). Kāpuru piestiprināšanai pie koka izgriezti nelieli taisnstūrveida marles gabali, uz kuriem atradās 10-30 kāpuri, un tie piestiprināti pie zariem ar saspraudi. Trīs reizēs (6., 19. un 25. jūnijā), katrā aptuveni trešā daļa kāpuru nogādāta atpakaļ uz laboratoriju; vairums kāpuru šajā laikā sasnieguši attiecīgi trešo, ceturto un piekto attīstības stadiju. Laboratorijā turpināta kāpuru audzēšana, un tie ievietoti atsevišķās nelielās pudelītēs, kas ievietota smiltīs.

Informāciju par **ainavas mēroga mistrojuma (dažādu sugu vienvecuma tīraudzes)** pozitīvo ietekmi uz dendrofāgo kukaiņu radīto bojājumu intensitāti sniedz arī Jactel et al. (2002) Francijā veiktais pētījums. Sviļņa *Dioryctria sylvestrella* (Ratzeburg) radītie bojājumi piejūras priežu *P. pinaster* tīraudzēm analizēti **atkarībā no attāluma līdz lapu koku audzēm (vide dabiskajiem ienaidniekiem)**. Vispirms novērtēta sviļņa invāzija vienas audzes ietvaros. Izvēlēta 1,6 ha liela 12 gadus veca piejūras priežu jaunaudze – audzes biezums 1250 koki ha<sup>-1</sup> (4 × 2 m), vidējais caurmērs 6,5 ± 0,04 mm. 1996. gadā kopumā 1968 kokiem uzņēmēts caurmērs krūšaugstumā, noteikta atrašanās vieta (x un y koordinātes audzē) un sviļņu radīto bojājumu sastopamība uz koka (ir/nav). Bojājumi identificēti vizuāli – tiem raksturīgs iesārts, sarecējis sveķojums. Bojāto koku telpiskajam izvietojumam veikta variogrāfija jeb struktūras analīze (Cressie, 1991; Wackernagel 1995). Nākamā gada (1997. gadā) vasarā veikta sviļņa radīto bojājumu telpiskā analīze, atkarībā no attāluma līdz lapu koku audzei. Trīs meža masīvos katrā ierīkoti 12-16 sistemātiski izvēlētas koku grupas (katrā 91 koks) aptuveni 24 × 24 m platībā (5.33. attēls).



5.33 attēls. Parauglaukumu izvietojuma shēma trīs (A, B, C) meža masīvos (Jactel et al., 2002).

Katrā meža masīvā 100, 200, 300, 400, 600 un 800 m attālumā no lapu koku audzes uzmērītas trīs līdz piecas koku grupas; attālums starp koku grupām vismaz 50 m, attālums no audzes malas vismaz 100 m. Kopumā uzmērītas 40 koku grupas, 3640 koki. Katram kokam mērīts caurmērs krūšaugstumā un noteikta iepriekšējā gada sviļņu radīto bojājumu sastopamība. Lai novērtētu sviļņa dabisko ienaidnieku (parazītu) sastopamību, visos trīs meža masīvos 1998. gadā veikta piejūras priežu ievainošana. Katrā koku grupā izvēlēti pieci koki vismaz 50 m attālumā viens no otra un 200 m attālumā no lapu koku audzes. Tiem viegli sasniedzamā augstumā radītas vairākas dziļas brūces mizā, tādejādi koki pakļauti lielākai sviļņu invāzijai. 1999. gada vasarā veikta visu ievainoto koku vērtēšana, nosakot divu sviļņa parazītu, *Macrocentrus sylvestrellae* Achterberg un *Venturia robusta* Ceballos (abas sugas pieder plēvspārņu kārtai *Hymenoptera*) sastopamība. 1999. gada vasarā veikta arī sviļņa radīto bojājumu telpiskā analīze atkarībā no tā, vai piejūras priežu audze robežojas ar lapu koku vai skuju koku audzi. Jau izvēlētajos un vēl vienā papildus atlasītā meža masīvā izvēlēts viens pāris ar piejūras priežu audzēm, kam ir līdzīgs vecums, biezums un augšanas apstākļi. Katrā no šiem pāriem viena audze robežojās ar lapu koku audzi, bet otra (kontrolē) atradās vismaz 1 km attālumā no tai tuvākās lapu koku audzes. Katrā audzē ierīkots parauglaukums  $200 \times 500$  m (10 ha) platībā. Viena 200 m garā mala novietota gar lapu koku vai gar kontroles audzi. Katrā taisnstūrveida parauglaukumā izvēlētas astoņas koku grupas, katrā 66 koki – sešas rindas ar 11 kokiem katrā (aptuveni  $20 \times 20$  m platībā). Divas šādās grupas, katra vismaz 100 m attālumā no otras un 50 m attālumā no meža malas, izvietotas 100, 200, 300 un 400 m attālumā no lapu koku audzes. Kopumā 4224 kokiem uzmērīts caurmērs un noteikta sviļņu sastopamība (ir/nav).

Līdzīgi kā ar citiem biotiskajiem faktoriem, arī dendrofāgo kukaiņu radīto bojājumu varbūtības noteikšanai izveidoti **modeļi**. Piemēram, tāds ir izveidots egļu astoņzobu mizgrauža *Ips typographus* (L.) invāzijas varbūtības prognozēšanai egļu audzēs Harca kalnu masīvā Vācijā (Overbeck, Schmidt, 2012), atkarībā no dažādiem audžu un augšanas apstākļu parametriem. Modelis izveidots, balstoties uz empīriskajiem datiem par audžu struktūru, sugu sastāvu raksturojot ar egļu īpatsvaru (noteikts pēc taksācijas datiem) audzē.

Stādījumu dizains mistrojuma ietekmes pētījumos

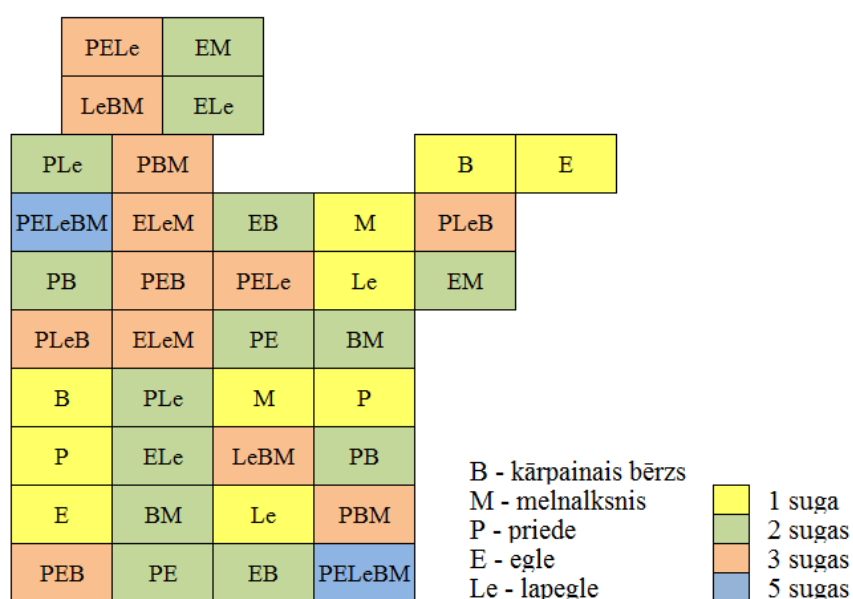
Somijas dienvidrietumu daļā izveidotā eksperimentālā stādījumā ar dažāda sugu sastāva mistraudzēm veikta virkne pētījumu, salīdzinot ekoloģiskos procesus, tai skaitā noturību pret biotiskajiem faktoriem, mistraudzēs, salīdzinot ar šo pašu sugu tīraudzēm (Ampoorter et al.,

2014; Kaitaniemi et al., 2007; Milligan, Koricheva, 2013; Riihimäki et al. 2005; Riihimäki et al. 2006; Vehviläinen et al., 2007; Vehviläinen et al., 2008; Vehviläinen, Koricheva, 2006). Tas ir viens no vecākajiem šāda veida stādījumiem pasaulē (Ampoorter et al., 2014), un viens no retajiem, kas ierīkots boreālajos mežos (Verheyen et al., 2016).

Tas izveidots 1999. gada pavasarī trīs skujkoku (dominē 40-60 gadus vecas egļu audzes) meža masīvos 13-17 km attālumā viens no otra. Visi stādījumi ierīkoti 1998.-1999. gada ziemā veiktas kailcirtes platībā (1,5–2,0 ha). Katrā stādījumā izvietoti 38 parauglaukumi (20 × 20 m). Izvēlētas piecas vietējas izcelsmes un viena introducēta suga: priede, egļu, kārpainais bērzs, melnalksnis un introducētā Sibīrijas lapegle (5.34 attēls). Parauglaukumos sugu sastāvs izvēlēts tā, lai pārstāvētu:

- 1) katras sugas tīraudzi (n = 5);
- 2) divu (50:50) sugu mītraudzes (n = 7);
- 3) trīs (33:33:33) sugu mītraudzes (n = 6);
- 4) piecu (20:20:20:20:20) sugu mītraudzi (n = 1).

Parauglaukumu sugu sastāvs ietver skujkoku tīraudzēs, skujkoku–lapu koku mītraudzes un lapu koku tīraudzēs. Izmantoti 2-gadīgi (egļu) un 1-gadīgi (visas citas sugas) stādi. Katrā parauglaukumā veidotas 13 rindas ar 13 kokiem, attālums starp tiem 1,5 × 1,5 m. Katra veida parauglaukums stādījumā ierīkots divos atkārtojumos. Dažādo sugu īpatsvars parauglaukumā vienāds, bet to izvietojums izvēlēts pēc nejaušības principa. 2000. gadā veikta stādījuma papildināšana, kuras laikā aizstāti visi nokaltušie koki. Tāda veikta arī 2001. gadā, aizstājot kokus tikai tajos parauglaukumos, kur saglabāšanās bija < 90%.

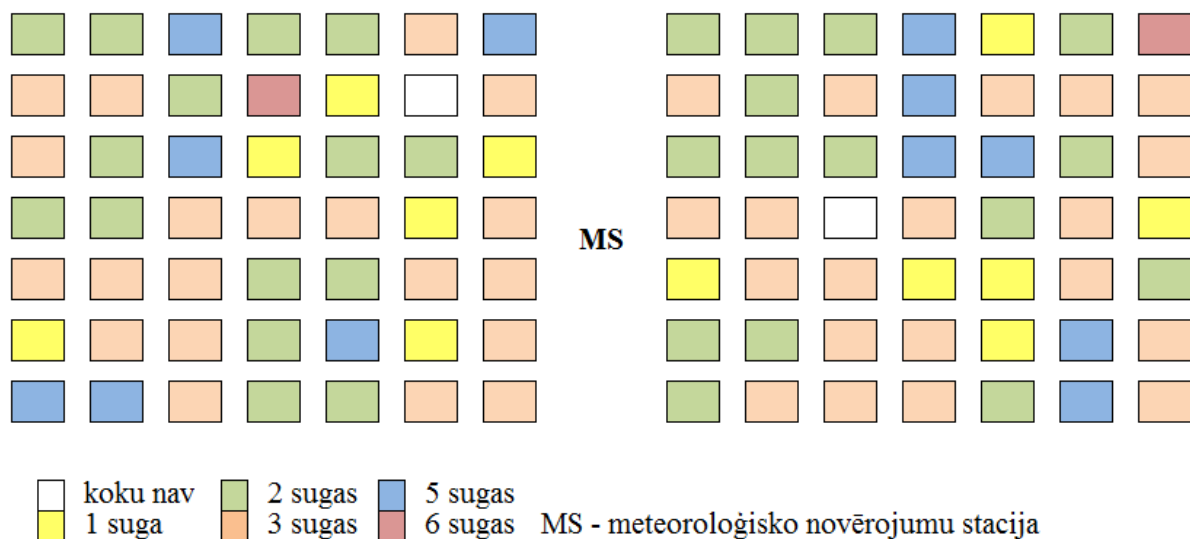


5.34 attēls. Viena stādījuma shēma. Ar burtiem un krāsām norādīts atšķirīga sugu sastāva parauglaukumu izvietojums (Milligan, Koricheva, 2013; Scherer-Lorenzen et al., 2005).

Līdzīgs eksperimentāls stādījums ierīkots 2005. gadā Vācijas austrumu daļā (51°23'N, 13°15'E) (Alalouni et al., 2014; Hantsch et al., 2014). Tas veidots līdzenā, atklātā laukā uz lauksaimniecības zemes, stādot dažāda sugu sastāva un īpatsvara mistraudzes no sešām vietējās izcelsmes sugām. Dižskābardis, osis, egle, priede, klinšu ozols un liepa stādīti 49 veidu parauglaukumos ar atšķirīgu sugu daudzveidību:

- 1) katras sugas tīraudze (n = 6);
- 2) visas iespējamās divu (n = 15) sugu mistraudzes;
- 3) visas iespējamās trīs (n = 20) sugu mistraudzes;
- 4) visas iespējamās piecu (n = 6) sugu mistraudzes;
- 5) viena sešu sugu mistraudze (n = 1);
- 6) kā arī viens parauglaukums atstāts bez kokiem (n = 1).

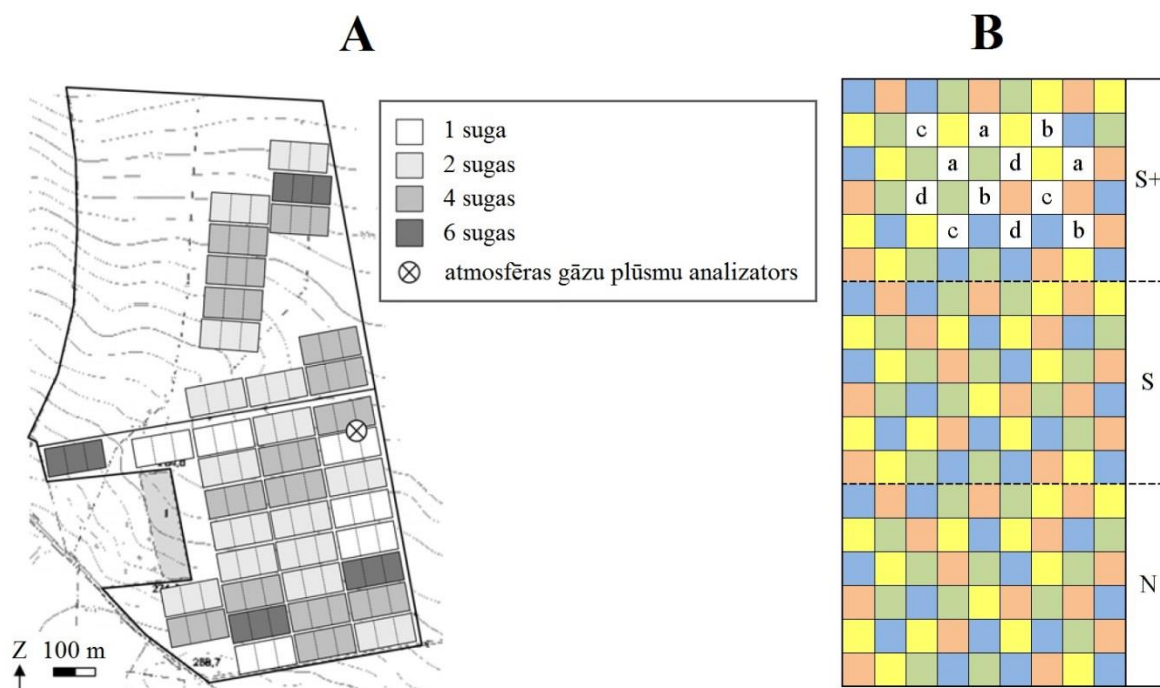
Katrs audžu veids stādīts divos atkārtojumos (5.35. att.); kopumā izveidoti 98 parauglaukumi 25 m<sup>2</sup> platībā (5 × 5 m), katrā 30 koki. Parauglaukumā koki stādīti piecās rindās ar attālumu 1 × 0,8 m; sugu telpiskais izvietojums izvēlēts nejauši. Pirmajos četros gados veikta agrotehniskā kopšana un veģetācijas ierobežošana ar herbicīdu (Roundup); pirmos divus veikta stādījuma (izkritušo koku) papildināšana.



5.35. attēls. Eksperimentālā stādījuma dizains (Hantsch et al., 2014).

Savukārt līdz šim plašākais stādījums mistraudžu pētījumiem ierīkots 2000. gadā, arī Vācijā (Hantsch et al., 2013; Scherer-Lorenzen et al. 2005; Scherer-Lorenzen et al., 2007). Tas ierīkots trīs vietās uz atšķirīgām augsnēm (viena skāba, divas kaļķainas), kopumā aptverot aptuveni 80 ha lielu platību. Sugu sastāvs izvēlēts tā, lai (1) pārstāvētu dažāda sugu skaita mistraudzes (BIOTREE-SPECIES) un lai (2) mistraudzes, kuru sastāvā ir četras sugas,

nodrošinātu atšķirīgu “funkcionālo daudzveidību” (BIOTREEFD). BIOTREE-SPECIES stādījumā plānots salīdzināt arī (1) neapsaimniekotu, (2) pašreiz valdošās apsaimniekošanas ietekmi uz audžu dinamiku, kā arī (3) novērtēt retu vai paaugas koku sugu ietekmi uz ekosistēmas darbību (5.36 att. A). Parauglaukumā sugas stādītas grupās 64 m<sup>2</sup> platībā un to telpiskais izvietojums izvēlēts nejauši (5.36. attēls B).



5.36. attēls. A – viena BIOTREE stādījuma shēma. B – četru sugu mistraudzes parauglaukuma shēmas piemērs. Dažādas krāsas norāda sugu izvietojumu; S+ – veikta saimnieciskā darbība, papildus stādītas dažādas paaugas sugas (a, b, c, d); S – veikta saimnieciskā darbība; N – saimnieciskā darbība nav veikta (Scherer-Lorenzen et al. 2005).

Savukārt BIOTREEFD stādījumā veidotas dažādas četru sugu mistraudzes. Šajās audzēs iekļautajām koku sugām ir atšķirīgas ekoloģiskās funkcijas. Kopumā aprēķinātas 1 820 iespējamās četru sugu mistraudzes (16 sugas) ar atšķirīgu ekoloģisko funkciju kombinācijām (Petchey, Gaston (2002) metodika). Aprēķinos iekļautas deviņas ekoloģiskās funkcijas, kas norāda uz sugu resursu izmantošanas un barības vielu aprites ciklu līdzību. No visām iespējamajām kombinācijām izvēlētas 6 veidu mistraudzes katrā no četrām kategorijām: “ļoti zema funkcionālā atšķirība” (t.i., mistrojums no funkcionāli līdzīgām sugām), “zema”, “augsta” un “ļoti augsta” (t.i., mistrojums no funkcionāli atšķirīgām sugām).

Turpmākajiem empīriskajiem pētījumiem, katrā etapā saskaņojot ar pētījuma pasūtītāju, lietderīgi izvēlēties kādu no jau aprobētajiem eksperimentu dizainiem, nodrošinot datu savstarpējo salīdzināmību un rezultātu plašākas interpretācijas iespējas. Plašākas pētījumu

bāzes ieguvei mistrojuma veidošana paredzama kā papildus darbs nelielās MPS jaunaudžu kopšanu platību daļās.

Nākamajā pētījuma etapā (2016. gadā) lietderīgi analizēt ievākto datu kopu no: a) pārnadžu bojājumu monitoringa (vad. pētn. J. Ozoliņš) un dendrofāgo kukaiņu monitoringa (vad. pētn. A. Šmits), kā arī informācijas kopu par zināmiem, intensīviem bojājumiem – piemēram, egļu bruņuts, astoņzobu mizgrauzis– novērtējot bojājumu apjomu un to telpiskās sakarības, ņemot vērā mežaudžu (meža inventarizācijas) datus, kā arī, pēc vienošanās, LVM cirsmu (t.sk. BKC) plānošanas un sortimentu ražošanas rezultātus, kā arī saskaņot precīzu 2017. gadā ierīkojamo eksperimentālo stādījumu shēmu, paredzot šos stādījumus ierīkot tajās pat platībās, kur reto un introducēto koku sugu stādījumi, iegūto rezultātu salīdzināšanai plašāku secinājumu izdarīšanai.



## 6. Klimata ietekme uz dendrofāgajiem kukaiņiem: pētījumi kontrolētos apstākļos.

Nodaļā saskaņā ar šī pārskata perioda darba uzdevumiem aprakstīts pētījums, kas veikts ar vienu dendrofāgo kukaiņu sugu (ozolu mūķene) un turpmāko pētījumu metodika.

Ozolu mūķenes *Lymantria dispar* pamatareāls ir Dienvideiropa, bet tā izplatījusies arī Tālajos Austrumos un Ziemeļamerikā. Ziemeļamerikā masu savairošanos novēroja pagājušā gadsimta septiņdesmito gadu vidū dabisko ienaidnieku trūkuma dēļ (Davidson et al., 1999; Dixon, Foltz, 1985). Mūsdienās Eiropā tiek atlatoti vairāki tūkstoši hektāru kokaudžu katru gadu; vislielākās masu savairošanās platības reģistrētas Polijā, Vācijā un Nīderlandē (Solter, Hajek, 2009). *L. dispar* kāpuri rada būtiskus zaudējumus mežsaimniecībai un mežu ekosistēmām, jo atlapo lielas mežu platības (6.1. att.), t.sk. arī jaunaudzes; augstākā koku mirstība konstatēta sausuma periodos (Dixon, Foltz, 1985; Боголюбов, Кравченко, 2002).



6.1. attēls. *L. dispar* atlatotās meža platības Ziemeļamerikā (avots:

[http://en.wikipedia.org/wiki/File:Gypsy\\_Moth\\_Defoliation\\_Snow\\_Shoe\\_PA.jpg](http://en.wikipedia.org/wiki/File:Gypsy_Moth_Defoliation_Snow_Shoe_PA.jpg)).

Koku izdzīvošana defoliācijas laikā ir individuāla un atkarīga no konkrētās koku sugas. Koki pēc defoliācijas var iet bojā jau nākamajā gadā, vai arī tos var bojāt fitofāgu un ksilofāgu sugas, kuras barojas uz defoliācijas rezultātā novājinātiem kokiem, piemēram, ragastes (Боро́бьев, 1985; Мамаев, 1977). *L. dispar* kāpuri barojas ar vairāk nekā 500 koku un krūmu sugām, tomēr priekšroku dod ozoliem, bērziem, kļāvām un ābelēm. To klātbūtne un īpatsvars

savairošanās reģionā var noteikt uzliesmojuma eskalācijas apjomus (Barbosa et al., 2012; Elkinton, Liebhold, 1990).

*L. dispar* bioloģiskajai kontrolei izmanto dabiskos ienaidniekus, piemēram, koki tiek apsmidzināti ar nematožu *Steinernema carpocapsae* olām, kas izšķīdinātas ūdenī (Barbosa et al., 2012). Izsmidzināšanai lieto arī patogēnus – nukleopoliedrozes vīrusu (NPV) un *Bacillus turginensis kurstaki* kopā ar *Bacillus cereus* (Myers et al., 2000), kā arī entomofāgās sēnes *Entomophaga maimaiga* sporas (Smitley et al., 1998). Veicot kaitēkļu monitoringu, lai noskaidrotu *L. dispar* masveida savairošanos pēc izšķīlušos kāpuru skaita, uz koku stumbriem uzliek līmes jostas. Šo metodi var izmantot arī nelielu populāciju ierobežošanā (Thorpe et al., 1995). Tāpat sagaidāmo masu savairošanos iespējams aptuveni prognozēt pēc *L. dispar* olu dējumu izmēra, vai – precīzāk – pēc olu skaita tajos (Elkinton, Liebhold, 1990; Peterson et al., 2007).

*L. dispar* populācijas auglību nosaka olu skaits dējumos, dējumu izmēri un sastopamība uz saimniekaugiem (Elkinton, Liebhold, 1990). *L. dispar* mātīte kopumā izdēj vidēji 250-600 olu; citos literatūras avotos minēts, ka to skaits pārsniedz tūkstoti, tomēr trūkst informācijas par *L. dispar* mātīšu potenciālo auglību (Villemant, Ramzi, 1996; Боголюбов, Кравченко, 2002). Populācijas stāvoklis un iekšugas konkurence var būtiski ietekmēt izdēto olu masu un dzeltenuma īpatsvaru tajās (Cook et al., 1994; Koshio, 1996; Tisdale, Sappington, 2001). Nelabvēlīgos klimatiskos apstākļos *L. dispar* olas spējīgas izturēt vidēji sešu nedēļu ilgu diapauzi pēc parastā šķīšanās laika (Bell, 1996).

Pateicoties kāpuru pašaizsardzības mehānismiem, tiem neuzbrūk daudzas putnu un plēsīgo kukaiņu sugas. Ja nav alternatīvu barības avotu, zvirbuļveidīgie tomēr uzbrūk *L. dispar* kāpuriem, atbrīvojot tos no matiņiem (Brown, Cameron, 1982; Elkinton, Liebhold, 1990). *L. dispar* kāpuri pašaizsardzībai arī sekretē pirolidonīlu un pirodilu saturošus alkoloīdus (Deml, 2003), kā arī uzturas lapotņu zemākajās daļās. Ja kāpuru blīvums dabā ir salīdzinoši augsts, tad dabisko ienaidnieku ietekme palielinās, un mirstība ir augstāka (Elkinton, Liebhold, 1990).

Ar tauriņa olām barojas skudras, medniekblaktis, dažas parazītiskās ērces (Brown, Cameron 1982). *L. dispar* olas izmanto dažas parazītiskas lapsenes: *Ooencyrtus kuvanae* (Calcoidea), *Dibrachys cavus* (Calcoidea), *Pediobius sp.* (Eulophidae), kā arī daži Braconidae dzimtas pārstāvji (Brown, Cameron, 1982; Hoch, Schopf, 2001). Būtisku *L. dispar* kāpuru mirstību veicina parazīti - muša *Parasetigena silvestris* (Tachinidae), jātnieciņš *Phobocampe disparis* (Ichneumonidae) (Zolubas, 2001), un entomofāgā sēne *Entomophaga maimaiga* (Pilarska et al., 2006). *P. silvestris* visbūtiskāk ietekmē *L. dispar* mirstību Eiropā tieši pēc masu savairošanās (Elkinton, Liebhold, 1990; Zolubas, 2001). Ziemeļamerikas *L. dispar*



populācijas būtiski samazina peles *Peromyscus leucopus*, kas barojas ar tauriņa kūniņām (Elkinton, Liebhold, 1990). Trūkst informācijas par līdzīgu sīko zīdītāju ietekmi uz *L. dispar* Eiropā. *L. dispar* pieaugušo tauriņu mirstību būtiski palielina putni – zvirbuļveidīgie un dzeguzes *Cuculus canoris* (Brown, Cameron, 1982).

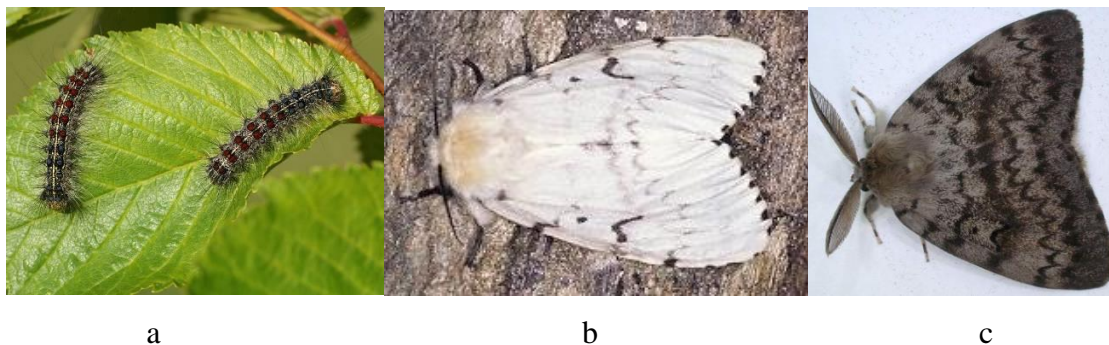
Plēsēju ietekme palielinās, kad *L. dispar* populācijas līmenis ir zems, bet parazītu ietekme – kad populācijas līmenis ir augsts (masu savairošanās gadījumos). To izskaidro salīdzinoši lielāka parazītisko organismu spēja atrast savu saimniekorganismu nekā plēsēju spēja atrast medījumu (Danchin et al., 2008; Elkinton, Liebhold, 1990). Dabisko ienaidnieku ietekme atšķiras ne tikai pie dažādiem populācijas stāvokļiem, bet arī konkrētu *L. dispar* attīstības stadiju ietvaros (Brown, Cameron, 1982; Zolubas, 2001). Piemēram, kāpuru mirstību pirmspēdējā attīstības stadijā palielina parazīti un nukleopoliedrozes vīruss, bet pēdējā attīstības stadijā kāpuru mirstību būtiskāk ietekmē plēsēji (Elkinton, Liebhold, 1990; Reilly, Hajek, 2008). Noskaidrots, ka pret nukleopoliedrozes vīrusu lielāka jutība ir tiem *L. dispar* kāpuriem, kas barojas ar sekundārās izvēles augiem. Augu rezistence, palielināts augu sekundāro metabolītu apjoms arī palielina kāpuru jutību pret nukleopoliedrozes vīrusu, sekmējot to mirstību (Cory, Hoover, 2006; Elkinton, Liebhold, 1990; Narang et al., 2001).

Tauriņa populāciju attīstību un izplatīšanos labvēlīgi ietekmē relatīvi siltas un mitras ziemas (temperatūras un mitruma rādītāji virs vidējiem) (Estay et al., 2008; Kiritani, 1998; Yamamura, Worner, Gevrey, 2006), jo tad veiksmīgāk pārziemo olas, un nākošā pavasarī ir vairāk izšķīlušos kāpuru (Allard et al., 2003; Kurota, 2004; Sharov et al., 1999; Simberloff, 2000).

*L. dispar* nodarīto postījumu apjomu noteicošais klimatiskais faktors ir karstas, sausas vasaras (meteoroloģiskie rādītāji par vismaz 10% pārsniedz vidējos) (Davidson et al., 1999; Elkinton, Liebhold, 1990). Šādos apstākļos palielinās defoliēto koku apjoms, jo dabā ir maz nesaistīto ūdens resursu, un lapas bieži kļūst par vienīgo ūdens avotu *L. dispar* kāpuriem (Estay et al., 2008; Sharov et al., 1999).

Augsta olu un kāpuru izdzīvošana novērojama pēc agriem rudeniem, apvienojumā ar salīdzinoši relatīvi ziemām (Brown, Cameron, 1982; Elkinton, Liebhold, 1990; Zolubas, 2001). Neizšķīlušos olu īpatsvars palielinās, ja salīdzinoši vēlāk iestājas pavasaris (Berryman, 1996; Sharov et al., 1999). Bieza sniega sega (40 cm un vairāk) sekmē olu izdzīvošanu pie stumbru pamatnes (Berryman, 1996; Elkinton, Liebhold, 1990; Sharov et al., 1999; Smitley et al., 1998). Ziemas sals (-25 °C) ir viens no būtiskākajiem klimatiskajiem faktoriem, kas nosaka olu mirstību ziemošanas periodā. Jo ilgāk saglabājas šāda temperatūra, jo augstāka ir olu mirstība (Tong et al., 2000).

Pētījuma mērķis bija noskaidrot, kā iespējamās veģetācijas perioda izmaiņas nākotnē var ietekmēt dažādu Latvijai nozīmīgu dendrofāgo kukaiņu sugu mirstību un to parazitisma sekmes, simulējot atšķirīgu klimatisko apstākļu un ar to saistīto barības avota kvalitātes izmaiņu ietekmi kontrolētos laboratorijas apstākļos, pētījumā izmantojot ozolu mūķeni kā modeļorganismu (6.2. att.).



6.2. attēls. Ozolu mūķene: (a) kāpuri, (b) pieaugusi mātīte, (c) pieaudzis tēviņš (foto: I. Siliņš).

Attiecīgā dendrofāga izvēles pamatā ir vairāki apsvērumi:

- 1) samērā plašs izplatības areāls;
- 2) ievērojami ekstensīvi masu uzliesmojumi pasaulē pēdējo 100 gadu laikā un būtiski uzliesmojumi Latvijā pēdējos gados – 2008. g. Liepājas apkārtnē (aptuveni 45 ha) un 2011. g. Bērzcima apkārtnē, Engures ezera dabas parkā (vairāk kā 80 ha);
- 3) karantīnas sugas statuss vairākās valstīs;
- 4) universāls mežu kaitēklis ar augstu polifāģijas pakāpi – barojas ar vairāk kā 500 lapu koku un krūmu sugām (dabā novērots – arī ar lakstaugiem, sīkkrūmiem – vistenēm, mellenēm u.c.);
- 5) *L. dispar* savairošanās ir cikliska un to ir iespējams prognozēt;
- 6) *L. dispar* olu uzturēšana un kāpuru audzēšana nebrīvē ir salīdzinoši vienkārša.

Eksperimenta dizains balstās uz hipotēzi, ka var pastāvēt novēlota ziemojošo kukaiņu un to saimniekauga reakcija uz pēkšņām sezonālām izmaiņām. Turklāt tiek pieļauts, ka abi vienā barības ķēdē esošie organismi ir spējīgi atšķirīgi pielāgoties šīm izmaiņām. Domājams, ka reaģējot uz siltāka laika iestāšanos, augu lapu plaukšana notiek vēlāk nekā ziemojošo kukaiņu preimago aktivizēšanās barošanās uzsākšanai. Daudzas dendrofāgu sugas ilgstoša nepietiekama barības pieejamība var novājināt, un padarīt dendrofāgus vieglāk pieejamus parazītoīdiem.

Pētījumā izvirzīti sekojoši darba uzdevumi (iekavās - izpildes laiks):

- 1) Savairošanās reģionu atlase pēc to populācijas stāvokļa (ekscsesijas/recesijas), balstoties uz iepriekšējo pētījumu rezultātiem (07.01.-15.01.2015.);
- 2) Dējumu ieguve to aktīvās ziemošanas laikā (16.01.-17.02.2015);
- 3) Dējumu un saimniekaugu zaru sagatavošana inkubācijas procesam (18.02.-06.03.2015.);
- 4) Dējumu inkubācija speciāli sagatavotos klimata režīmos (09.03.-24.04.2015.);
- 5) Dējumu šķildināšana un insektāriju sagatavošana kāpuru audzēšanai (16.03.-02.04.2015.);
- 6) Zaru plaucēšana kāpuru audzēšanai insektārijos (09.03.-26.05.2015.);
- 7) Izšķīlušos tauriņa kāpuru audzēšana un svēršana insektārijos uz saimniekaugu zariem (23.03.-26.05.2015.);
- 8) Insektāriju modificēšana uzturēšanai lauka apstākļos (26.05.-28.05.2015.);
- 9) Insektāriju izvietošana tauriņa savairošanās reģionos (01.06.-02.06.2015.);
- 10) Insektārijos nokļuvušo kukaiņu (t.i., parazītoīdu) ievākšana un noteikšana (08.06.-03.07.2015.);
- 11) Insektāriju aizvākšana (06.07.-07.07.2015.) un rezultātu analīze.

## Metodika

### Dējumu inkubācija

Pētījumam iegūti 60 olu dējumi (6.3. att.) divos reģionos ar atšķirīgu *L. dispar* populācijas stāvokli – Liepājas un Bērzciera apkaimē, tauriņa aktīvās ziemošanas laikā 2015. g. janvārī – februārī.

*L. dispar* olas ievietotas Petrī platēs uz mitra filtrpapīra, ievietojot tās LVMI “Silava” klimata kamerās (SELECTA (ražotājvalsts - Spānija), ar gaismas spuldzēm SYLVANIA, *cool white*, 60 w, F48T12/CW/HO - kopā sešām uz kameru ar 4,05 lumēnu izejošo gaismu no katras) un inkubētas (6.4. att.) atšķirīgos režīmos (atsaucoties uz Ulda Bethera klimata izmaiņu scenārijiem Latvijai, 2012. g.):

- 1) Scenārijs 1 - nozīmīgu klimata izmaiņu scenārijs tālai nākotnei (2071.–2100.g); tam atbilstoša veģetācijas perioda simulācija: 12°C diena (14h gaismas cikls), 9°C nakts (10h tumsas cikls);
- 2) Scenārijs 2 - nozīmīgu klimata izmaiņu scenārijs tuvai nākotnei (2021.–2050.g.); tam atbilstoša veģetācijas perioda simulācija: 9°C diena (14h gaismas cikls), 6°C nakts (10h tumsas cikls);

- 3) Scenārijs 3 (kontrolē) - mūsdienu klimata veģetācijas perioda simulācija: 7°C diena (14h gaismas cikls), 4°C nakts (10h tumsas cikls).



6.3. attēls. *L. dispar* dējumi uz parastās priedes stumbra Engures ezera dabas parkā (foto: I. Siliņš).



6.4. attēls. LVMI “Silava” klimata kameras un to programbloki (a); *L. dispar* olu inkubēšana (b) (foto: I. Siliņš).

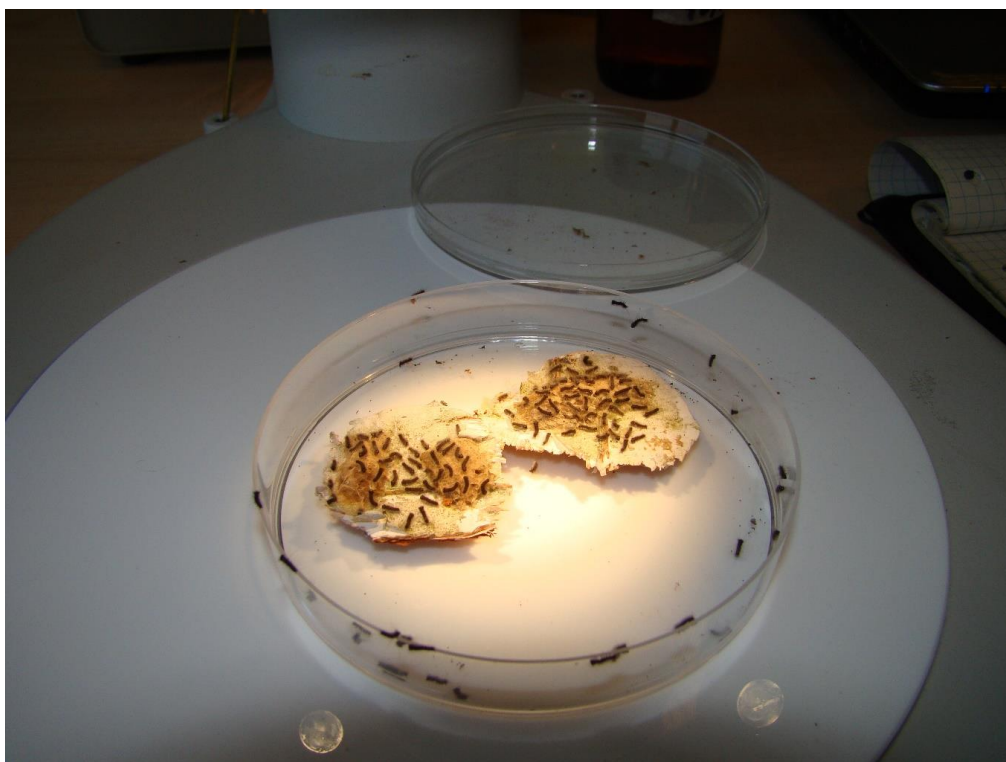
Relatīvais gaisa mitrums visām simulācijām tiek uzstādīts vienāds – 65%, tāpat ilgums ir nemainīgs – 45 dienas. Mūsdienu klimata simulācijas perioda programmā ik pēc piecām dienām temperatūra (dienas un nakts) tika paaugstināta par 3°C turpmāko nākamo piecu dienu garumā – ik pēc piecām dienām starpā, ņemot vērā Latvijai raksturīgo vidējo temperatūru krasu svārstību rādītājus, un, lai nodrošinātu ticamākas, dabiskiem apstākļiem vairāk



pietuvinātas laikapstākļu simulācijas. Nozīmīgu izmaiņu veģetācijas perioda simulācijās tika pieņemts – 5 °C kāpums piecu dienu garumā, ik pēc piecām dienām.

Katra simulācija izstrādāta, ņemot vērā temperatūru datus aprīlī mūsdienu situācijā un to izmaiņas scenārijos. Simulāciju izstrādei aprīlī pieņem kā atskaites laika periodu, jo tieši šajā mēnesī Latvijā parasti tiek reģistrēts fenoloģiskā pavasara sākums un lapu pumpuru plaukšana (Bethers, 2012).

Vienas simulācijas ietvaros tika inkubēti 30 *L. dispar* olu dējumi (15 no Liepājas un 15 no Bērziema apkārtnes), ievietojot tos ledusskapī 2-3°C temperatūrā, uz mitra filtrpapīra Petrī platēs (6.5. att.).



6.5. attēls. Kāpuru šķildināšana pirms audzēšanas eksperimenta sagatavotos insektārijos  
(foto: I. Siliņš).

Klimata kamerās ievietoti arī ūdens trauki ar atšķirīgu saimniekaugu vidēji 40 cm gariem zariem (ozols, bērzs – pa 10 zariem no katras saimniekauga sugas) lapu plaukšanas novērojumiem. Neizplaukušie zari ievietoti klimata kamerās vienlaicīgi ar tauriņu dējumiem. Lapu izplaukšana novērtēt vizuāli skalā no 0% (neatvērušies pumpuri) līdz 100% (pilnībā izplaukusi lapa).

#### Kāpuru audzēšanas eksperiments

Badošanās ietekmes izpētei nepieciešamo kāpuru iegūšanai olas no dējumiem šķildinātas vienādos apstākļos: 20 °C temperatūrā, vidējais relatīvais gaisa mitrums 60-65%,

pa 3 dējumiem katrā Petrī platē – kopumā 15 dējumu no Liepājas un 15 dējumu no Bērziema. Izšķīlušies kāpuri badināti (tikai nodrošinot ūdeni) noteiktu dienu skaitu. Kad kāpuri sasnieguši bada izturības robežu – tie ievietoti speciāli konstruētos insektārijos (6.6.att.) ar dažāda plaukuma koku zariem (bērzs, ozols).

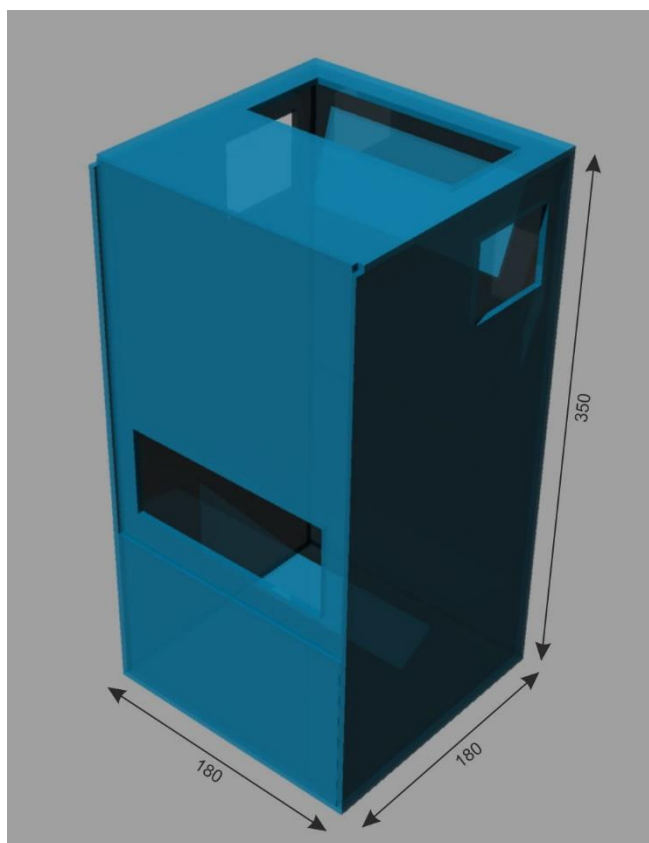
Insektāriju raksturojums (6.6., 6.7.att.):

sienas – caurspīdīgs ultravioletā starojuma un mitruma izturīgs poliakrila karbonāts;

sienu biezums – 5 mm;

gabarīti – garums 180 mm, platums 180 mm, augstums 350 mm;

sienās izgrieztas ventilācijas atveres – priekšā, sānos, augšā, kas pārvilkas ar UV izturīgu neilona audumu ( $228\text{ cm}^2$  uz insektāriju); gaisa atvērumi audumā ne lielāki par 0,3 mm. Neilona audums hermētiski ielīmēts atverēs ar uzkarsētu silikonu.



6.6. attēls. LVMI “Silava” iepirkuma 2014/7/ML/ERAF izgatavoto insektāriju vizuālais 3D makets (mērvienības milimetros).



6.7. attēls. *L. dispar* audzēšana nebrīvē uz dažāda plaukuma ozolu un bērzu zariem (foto: I. Siliņš).

Katra insektārija iekšpusē apakšdaļā pie sienām blīvi ievietots 6 cm biezs porolona materiāls, kurā ar skalpeli iegrieztas rievas; tajās iesprausti saimniekaugu zari (6.7. att.). Porolons kā sīkporains materiāls ļauj saimniekaugu zarus apgādāt ar vajadzīgo ūdeni, to samitrinot, bet vienlaikus neļaujot tauriņa kāpuriem nejauši noslīkt.

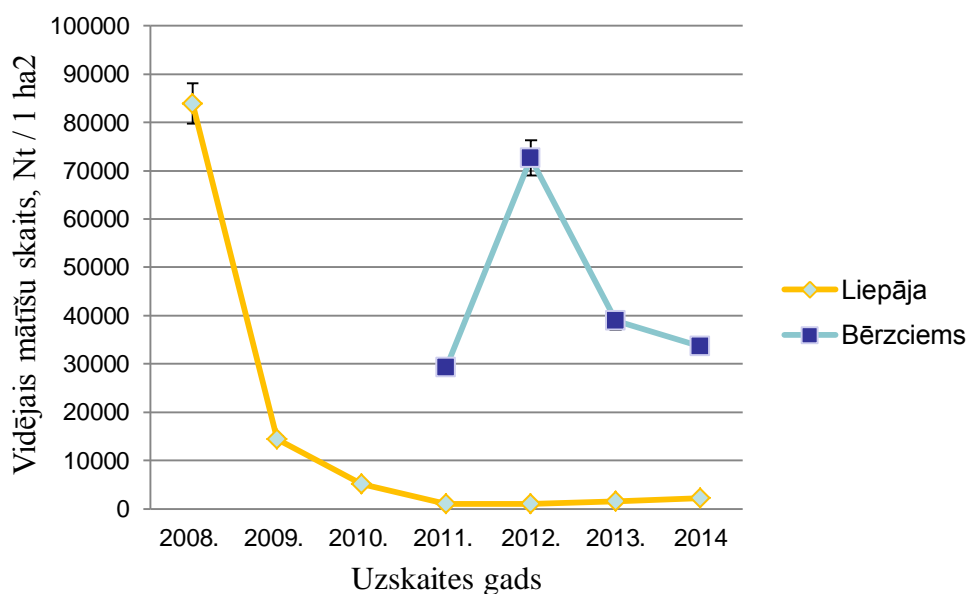
Pētījumam izmantoti 16 šādi insektāriji ar katrā no tiem ievietotiem 25 tauriņa kāpuriem un divu veidu plaukuma zariem (6.8. att.):

- 1) ar daļēji izplaukušiem vai neizplaukušiem pumpuriem – 0-33% no pilnībā izplaukušas lapas; apzīmējums “1”;
- 2) ar daļēji vai pilnībā izplaukušām lapām – 33-100% no pilnībā izplaukušas lapas; apzīmējums “2”.

Tādējādi pētījumā izmantoti 8 insektāriji ar *L. dispar* kāpuriem, iegūtiem no olu dējumiem Liepājas apkārtnē, no kuriem 4 ir ar daļēji izplaukušu pumpuru zariem (2 ar ozola zariem, 2 ar bērza zariem) un 4 – ar daļēji vai pilnībā izplaukušu lapu zariem (2 ar ozola zariem, 2 ar bērza zariem). Līdzīgi ierīkoti pārējie 8 insektāriji ar *L. dispar* kāpuriem, iegūtiem no olu dējumiem Bērziema apkārtnē. Uzskaitēs veikta kāpuru svēršana, prioritāri

izvēloties lielākos kāpurus, bet nosakot attīstību (ņemot vērā galvas kapsulas izmēru) – kāpuriem ar vēlākajām stadijām un uzskaitot visas kūniņas. Uzskaitēs kāpura viena attīstības stadija jeb apvalka maiņa tiek apzīmēta ar “L”, piemēram, ar “L3” tiek apzīmēts trešās attīstības stadijas kāpurs, kuram jau ir bijušas trīs apvalka maiņas. Vienā uzskaitē tika iegūti parametri no 20 *L. dispar* preimago īpatņiem katrā insektārijā. Uzskaitītie īpatņi tika nodalīti atsevišķi, lai izvairītos no nejaušas atkārtotas uzskaites. Lai izvairītos no nejaušu faktoru ietekmes, kas saistīta ar agrīno L1 - L2 stadiju *L. dispar* kāpuru mirstību, pielāgojoties dzīvei jaunos apstākļos (insektārijos). Līdzīgu pētījumu pieredze liecina, ka šī mirstība agrīnajās stadijās var sasniegt ~25% (Hajek, 1989; Stoyenoff et al., 1994); šajā pētījumā tas sastāda vidēji 5 kāpurus uz audzēšanas trauku, kas arī apzināti tika “ignorēti” uzskaitēs. Kopumā veiktas 18 uzskaites (pa divām nedēļā), kuru laikā nosvērti kāpuri visos insektārijos. Kāpuri svērti līdz 5. attīstības stadijai.

Tika pieļauts, ka kāpuri, kas inkubēti no Bērziema apkārtnē iegūtajiem dējumiem, var uzrādīt sliktākas izdzīvošanas sekmes salīdzinājumā ar Liepājā iegūtiem dējumiem, jo Bērziema populācija ir ar nesenu masu savairošanos (uzliesmojums beidzies 2013.g.). Pasaules praksē pētījumi pierāda, ka tauriņu populācijās, kur notiek masu uzliesmojumi, ir augsta iekšsugas konkurence – nepietiekamo barības rezervju dēļ tauriņu pieaugušie īpatņi ir salīdzinoši neliela izmēra, un mātīšu izdētās olas satur mazāk olu dzeltenuma, salīdzinot ar mātītēm no populācijām, kurās nav ekscēzijas fāzes (6.9. att.).



6.9. attēls. *L. dispar* mātīšu skaita atšķirības savairošanās reģionos  
(I. Siliņa 2014. g. personīgie dati).



Kāpuri svērti ar svariem Precisa XB 220 A (ražotājvalsts – Zviedrija), kuru precizitāte nav zemāka par 0,0001 g. Tiek aprēķināts to masas pieaugums un analizētas savstarpējās atšķirības (6.10. att.).



6.10. attēls. *L. dispar* kāpurs Petrī traukā, novietots uz svariem (foto: I. Siliņš).

#### Parazitoīdu ķeršana

Parazītisko organismu ieguvei izmantota pasīvās ķeršanas metode. Laikā, kad katrā insektārijā kāpuri pārsnieguši 4. attīstības stadijas robežu, insektāriju sānu sienās vienā rindā (ne tuvāk par 2 cm viens no otra) izurbti caurumi 5 mm diametrā, pa pieciem katrā insektārijā (6.11. att.). Caurumos iesprausti atbilstoša izmēra plastikāta salmiņi 5 cm dziļumā. Šādi ievietoti salmiņi ļauj attiecīga izmēra kukainim iekļūt insektārija iekšpusē, vienlaikus apgrūtinot tā izkļūšanu.

Četri insektāriji ar atšķirīgu sugu un plaukuma zariem (bērzs 0-33% un 33-100%; ozols 0-33% un 33-100%) eksponēti lauka apstākļos Engurē, un četri – Liepājā. Kāpuri, audzēti no vienā reģionā iegūtiem dējumiem, tika eksponēti tajā pašā reģionā. Eksponēšanas vietas – meža kvartāli savairošanās reģionos – tika izvēlētas nejauši, t.i., izlozētas. Izlozētajos mežu kvartālos insektārijus novietoja pēc šādiem kritērijiem:

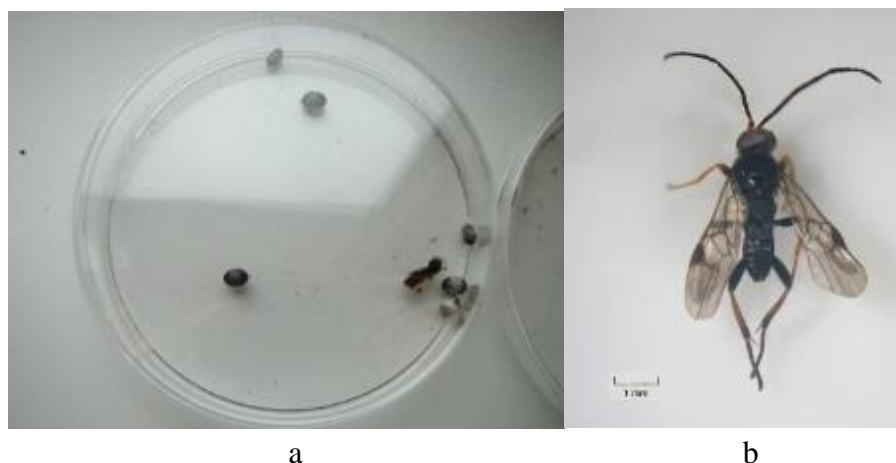
- 1) lai tie būtu pēc iespējas tālāk no antropogēnās ietekmes;
- 2) lai tie būtu tuvāk savairošanās epicentram un sugai piemērotiem apstākļiem;
- 3) lai attālums starp insektāriju grupām nebūtu mazāks par izlozētā kvartāla īsākās malas garumu.

Insektāriji tika novietoti uz zemes, zem tiem izklājot plastikāta plēvi. Lai izvairītos no nokrišņu ietekmes, plastikāta plēve tika arī uzklāta uz insektāriju augšējo sienu ventilācijas

atverēm, neapklātas atstājot tikai sānu sienas. Katra insektāriju grupa tika pārklāta ar zaļu, caurlaidīgu (atveres 1- 1,5 cm), maskējošu sietu (6.11. att.).



6.11. attēls. Modificēto insektāriju vizuālais izskats un to eksponēšana lauka apstākļos (foto: I. Siliņš).



6.12. attēls. Parazitoīdu pagaidu uzglabāšana un noteikšana; (a) Petrī plate ar *Phobocampe uncinata* lapsenes kūniņām, (b) parazitiskā lapsene *Glyptapanteles liparidis* (foto: I. Siliņš)

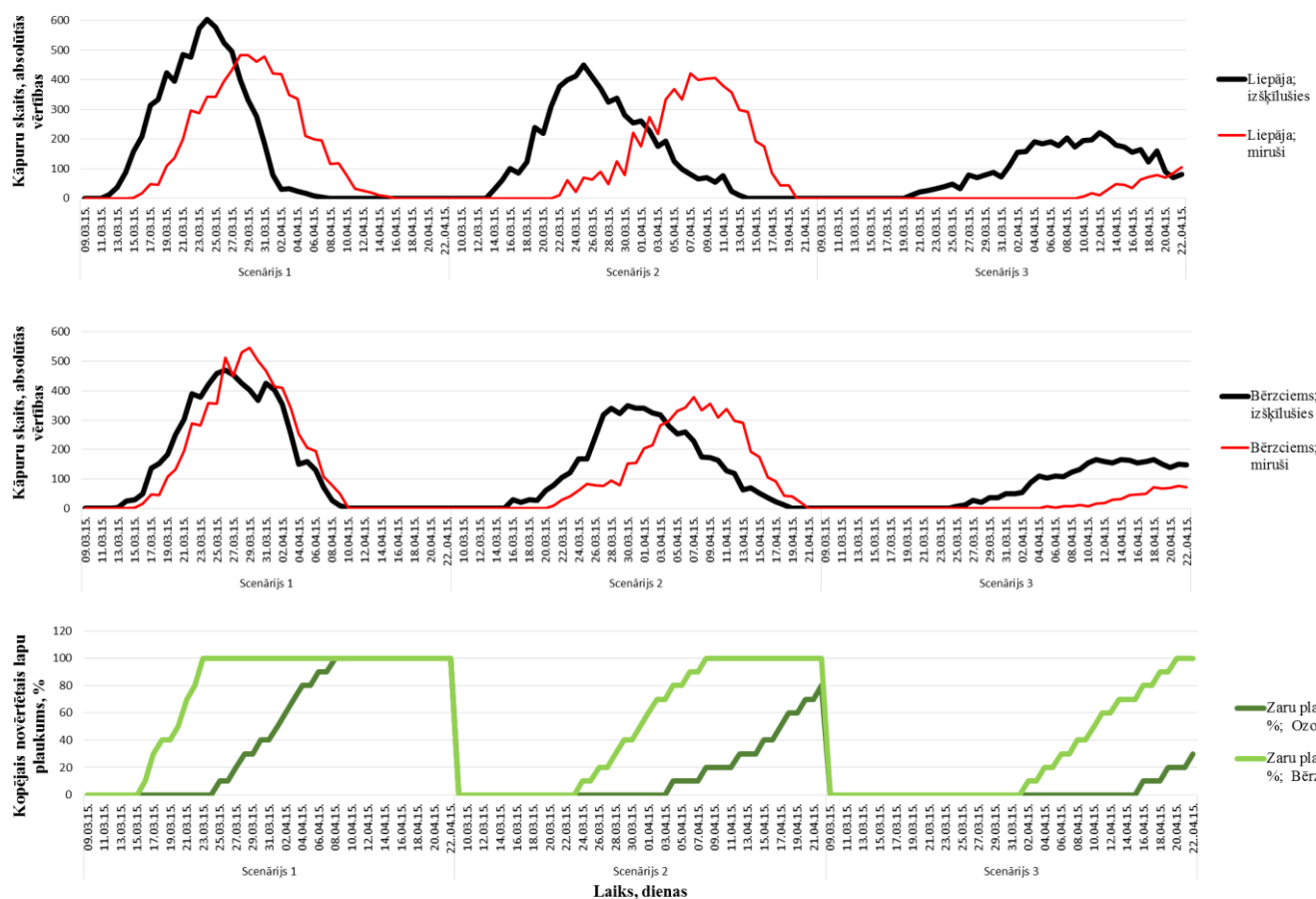
Laukā atstātie insektāriji tika apsekoti vienu mēnesi divas reizes nedēļā. Insektārijos iekļuvušie kukaiņi tika savākti Petrī platēs. Parazitoīdu kūniņas tika uzglabātas 20°C temperatūrā, pie vidējā relatīvā gaisa mitruma 60-65%. vidēji 8-10 dienas līdz pieaugušo īpatņu šķilšanās brīdim (6.12. att.). Noķertie un izšķīlušies pieaugušie kukaiņi tika 4% dietilētera spirta šķīdumā un vēlāk 11 reizi palielinājumā, izmantojot binokulāru Nikon SMZ 1500 (ražotājvalsts – Japāna), noteikta kukaiņu taksonomiskā piederība pēc to morfoloģijas (Chew et al., 2013; Lukašova, Vrana, 2014; Quicke, 2015), bet pieauguši parazitisko lapseņu tēviņi – pēc ārējo dzimumorgānu uzbūves (6.12. att.) (Quicke, 2015).

## **Rezultāti**

Inkubējot *L. dispar* olas klimata kamerās, novērota vidēji 5 reizes augstāka izšķīlušos kāpuru mirstība Scenārijos 1 un 2 nekā Scenārijā 3 (6.13. att.), kas pēc uzstādītajiem klimata parametriem ir līdzīgs mūsdienu klimata apstākļiem aprīlī. Turklāt, kāpuru šķilšanās visu scenāriju ietvaros no Bērziemā iegūtiem dējumiem ir bijusi par vidēji divām dienām ilgāka, pagarinot kopējo šķilšanās laiku par vidēji 5 – 15%, salīdzinot ar kāpuru šķilšanos Liepājā iegūtos dējumos. Turklāt pirmie mirušie kāpuri Bērziemā iegūtos dējumos novēroti par vidēji divām dienām agrāk. Tas norāda, ka kāpuriem Liepājā iegūtos dējumos ir lielāks šķilšanās temps, kas bija vidēji par 37,6 kāpuriem vairāk nekā Bērziemā iegūtos dējumos katras uzskaites laikā.

*L. dispar* kāpuri, kas iegūti no dējumiem Bērziemā, uzrādīja par vidēji 30% mazāku ķermeņa masas pieaugu L1-L3 attīstības stadijās, salīdzinot ar Liepājā iegūtajiem. Paaugstinātas iekšējās konkurences un samazinātas plēsēju ietekmes (“bottom-down” efekta) rezultātā, samazināti masas pieaugumi agrīnajās preimago attīstības stadijās ir tipiska

pēcsavairošanās pazīme daudzām kukaiņu sugām (Barbosa et al., 2012). Tauriņa pieaugušām mātītēm populācijās, kurās nesen notikusi masveida savairošanās, dējumos ir raksturīgs samazināts olu dzeltenuma apjoms, kas var būtiski samazināt pēcnācēju izdzīvošanas sekmes. Šāds pielāgojums sugām, kurām olu depozijs ir determinēts, radies, lai kompensētu jau tā augsto īpatņu mirstību populācijā ar resursu vienlīdzīgu sadali starp pēcnācējiem (Price, 1997; Ciesla, 2011; Barbosa et al., 2012). Tomēr šī eksperimenta gaitā dējumu olu masa netika noteikta.



6.13. attēls. *L. dispar* šķilšanās, mirstība un saimniekaugu plaukšanas sekmes katras klimata simulācijas ietvaros.

Novērtējot saimniekaugu (bērzs, ozols) lapu plaukšanas dinamiku, redzams, ka Scenārijā 1 bērza lapu plaukšana notiek gandrīz vienlaikus ar pirmo *L. dispar* kāpuru nobeigšanos (6.13. att.). Turklāt redzams, ka abās nākotnes klimata simulācijās ne tikai par vidēji 2,5 reizēm ir augstāks izšķīlušos kāpuru skaits, bet to mirstība ir vidēji par 4,3 reizēm augstāka, salīdzinot ar kontroles simulāciju (Scenārijs 3). Viens no izskaidrojumiem varētu būt arī paša mākslīgā klimata režīma īpatnības, kā rezultātā paaugstināta temperatūra paaugstina gan kukaiņu metabolismu (tas arī sekmē ātrāku šķilšanos), gan transpirācijas



procesus. Izšķīlušies kāpuri Scenārijos 1 un 2 ir salīdzinoši kustīgāki, tāpēc aktīvāk zaudē ne tikai organisma ūdeni (kas, lai gan tiek mākslīgi nodrošināts, tomēr var radīt papildus stresu), bet arī enerģiju. Tātad *L. dispar* masu uzliesmojumi nākotnē pēc 55–85 gadiem varētu samazināties. Tomēr nav izslēgts, ka, saimniekaugiem pielāgojoties klimata izmaiņām, varētu mainīties arī lapu plaukšanas fenoloģija, atvieglojot barības pieejamību *L. dispar* kāpuriem agrā pavasarī nākotnē.

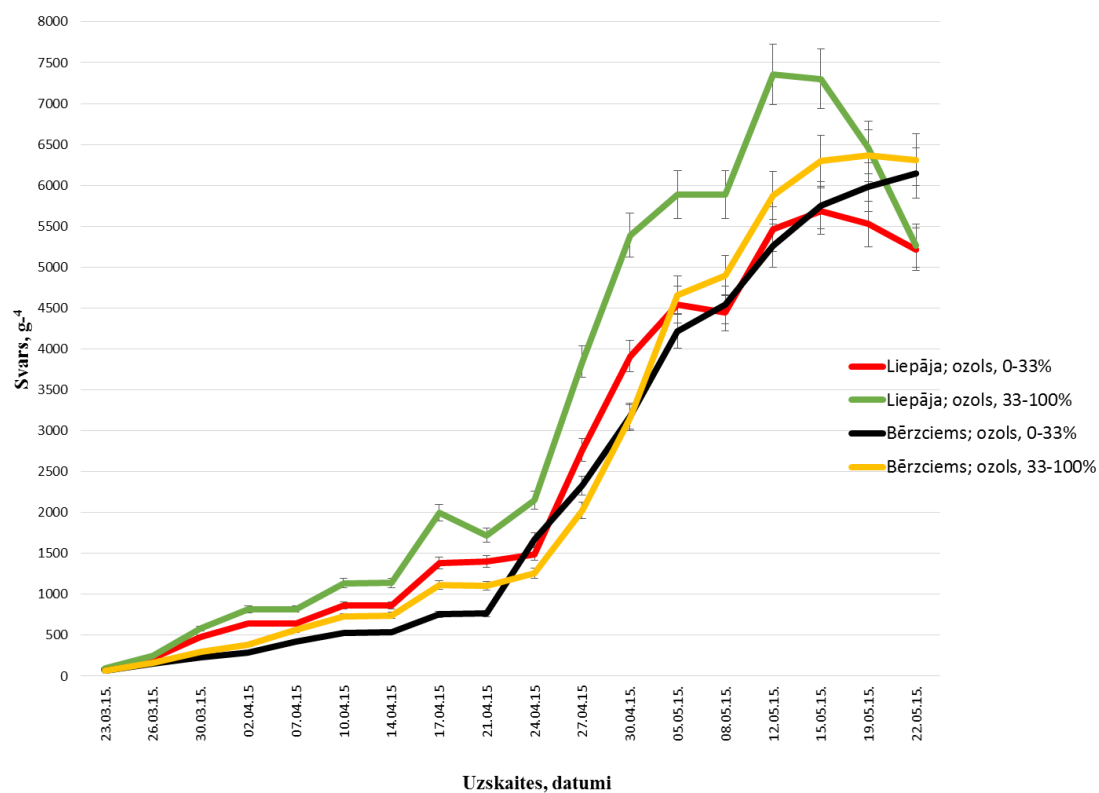
Lai gan pētījumā gaisa mitrums tiek uzturēts relatīvi konstants, paaugstināta gaisa temperatūra dabiskos apstākļos palielina gaisa relatīvo mitrumu. Paaugstinātā temperatūrā molekulu kustība gaisā notiek straujāk, tātad labāk izplatās smarža. Turklāt paaugstināts mitrums veicina šo molekulu receptoro uztveri. Tā kā kukaiņu olas ir porainas, un caur šīm porām notiek gāzu apmaiņa (elpošana), pastāv teorija, ka tauriņu olas spējīgas “saost” saimniekauga lapu plaukšanas sākuma brīdi (Masler et al., 1991; Price, 1997; Sanford et al., 2014). Taču eksperimenta rezultātos tas neatspoguļojas, jo visu simulāciju ietvaros kāpuru šķīlšanās notikusi pirms saimniekauga plaukšanas. Ozolu zaru plaukšana, salīdzinot ar kāpuru mirstības sākuma dienu, notiek vēlāk – Scenārijā 1 par 9 dienām, Scenārijā 2 par 12,5 dienām, bet Scenārijā 3 par 13,3 dienām. Turklāt, ozola lapu plaukšana arī reģistrēto maksimumu sasniedz vēlāk, salīdzinot ar *L. dispar* kāpuru mirstības maksimumu – ozola lapas sasniedz plaukšanas maksimumu, kad dējumos jau ir gājuši bojā vairāk kā 80% izšķīlušos kāpuru. Ņemot vērā, ka eksperiments ir laikā ierobežots, ozola lapas Scenāriju 2 un 3 ietvaros pilnībā neuzplaukst. No citu autoru pētījumiem zināms, ka *L. dispar* kāpuri agrā pavasarī biežāk barojas ar bērziem, apsēm un alkšņiem, jo arī dabā ozols ir starp koku sugām, kas uzplaukst salīdzinoši vēlu (Ciesla, 2011; Hajek, 1989). Tomēr tādām saimniekaugu sugām kā ozols un bērzs, *L. dispar* savairojoties, ir liela nozīme, jo tieši šo augu sugas nodrošina kvalitatīvāko barības bāzi šī tauriņa kāpuriem sensitīvās attīstības stadijās (L1-L3) (Barbosa et al., 2012). Eksperimenta laikā novērots, ka kāpuru maksimālais vidējais izdzīvošanas laiks apstākļos bez barības bija sekojošs:  $8 \pm 2$  ( $\pm$  standartnovirze) dienas Scenārijā 1,  $10,5 \pm 1,6$  dienas Scenārijā 2,  $11,3 \pm 1,1$  dienas Scenārijā 3. Citu autoru pētījumi pierādījuši, ka dabā izšķīlies *L. dispar* kāpurs uz viena saimniekauga, meklējot barību, pavada 4-6 dienas, pēc tam parasti balonē (Stoyenoff et al., 1994; Barbosa et al., 2012). Pieņemot kāpuru izdzīvošanas dienu skaitu par 100% un ņemot vērā piecas dienas, kas tiek pavadītas uz saimniekauga barības meklējumos, kāpuru izdzīvošana, uzsākot balonēšanu, samazinās par 45% Scenārijā 3, par 48% Scenārijā 2 un par 63% Scenārijā 1. Balonējot kāpuri ir vairāk pakļauti plēsonības un nejaušu apstākļu ietekmei. Tas nozīmē, ka reālās izdzīvošanas sekmes dabā ir vēl mazākas, uzsākot balonēšanu. Pieaugot kāpuru balonēšanas apjomiem, nozīmīgi samazinās īpatņu blīvums (vējš

nozīmīgi izklīdē balonējošos kāpurus, pat ja piemērots barības avots atrodas salīdzinoši tuvu) un tādējādi samazinās masu savairošanās risks (Barbosa et al., 2012; Ciesla, 2011).

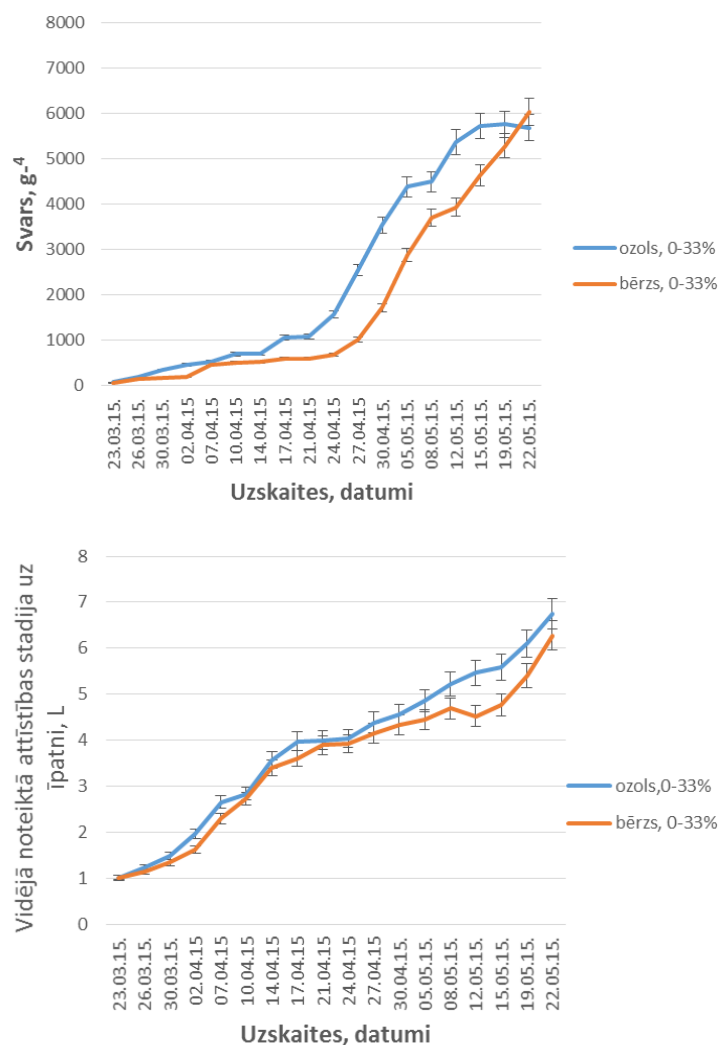
Lielākas izdzīvošanas izredzes *L. dispar* kāpuriem ir, izšķīloties uz bērza Scenārijos 2 un 3, jo to šķīlšanās dinamika visciešāk korelē ar bērza plaukšanas dinamiku šo scenāriju ietvaros ( $r = 0,56$ , kamēr ar ozola plaukšanu  $r = -0,19$ ). Vidējā starpība šo scenāriju ietvaros starp ozola plaukšanu un kāpuru šķīlšanos ir 18,3 dienas, bet starp bērza plaukšanu un kāpuru šķīlšanos – 9 dienas. Kāpuru mirstības dinamikas korelācija ar bērza plaukšanu arī ir cieša ( $r = 0,65$ ). Pat pieņemot, ka kāpuri, šķīloties uz bērza, tuvāko 5–35 gadu perspektīvā būs spējīgi salīdzinoši normāli attīstīties, jāņem vērā, ka dabā lietus un vēja ietekmē kāpuri grupējas “spoguļos” pie saimniekauga stumbra, lapotnes apakšā, un kļūst mazkustīgi, pārstājot baroties (Barbosa et al., 2012). Piemēram, divas nedēļas ilgas lietavas aprīļa vidū Scenārija 2 ietvaros var izraisīt pat vairāk kā 90% *L. dispar* kāpuru mirstību.

Audzēšanas eksperimentā *L. dispar* kāpuru masa (6.14. att.) no pirmās attīstības stadijas līdz kūniņai variēja robežās no 0,039 g līdz 0,798 g.

Visi tauriņa kāpuri uzrādījuši par vidēji 14,5% zemāku ķermeņa masas pieaugumu, barojoties ar nepilnīgi izplaukušām saimniekaugu lapām (0-33%) līdz L4 stadijai (vidēji līdz 13. uzskaitēi). Tam var būt sekojoši iemesli. Tanīnu koncentrācija plaukstošās lapās var būt lielāka nekā pilnīgi izplaukušās augu lapās (Ciesla, 2011; Wjanberg, Colazza, 2013). Turklāt agrīno attīstības stadiju kāpuru žokļi ir pārāk mazi, lai izgrauztos cauri tikko plaukstošu pumpuru seglapām (Barbosa et al., 2012; Hajek, 1989). Neatkarīgi no attīstības stadijas un lapu plaukuma pakāpes, kopumā *L. dispar* kāpuri, barojoties uz ozola, bija vidēji par 21% smagāki (rēķinot vidējo masas starpību uzmērīšanas reizēs), salīdzinot ar kāpuriem uz bērza (6.15., 6.16. att.), atšķirības starp ozolu un bērzu bija statistiski būtiskas ( $p < 0,001$ ) gan 0-33% izplaukušu lapu, gan 33-100% izplaukušu lapu gadījumā.



6.14. attēls. Vidējās kāpura ķermeņa masas dinamika, barojoties ar ozola un bērza dažāda plaukuma zariem (grafikā norādītas standartklūdas).

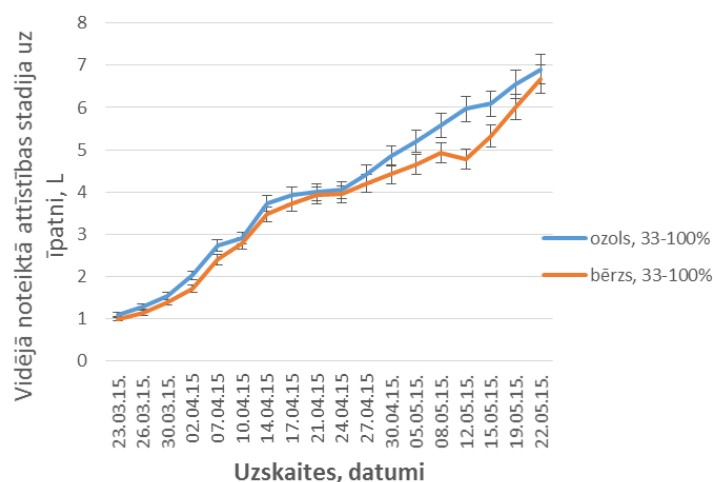
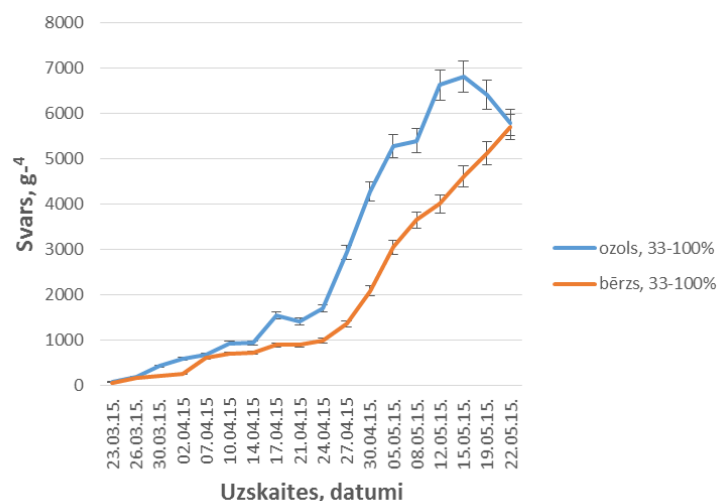


6.15. attēls. Kāpuru ķermeņa masas dinamika, barojoties ar 0–33% plaukuma ozola un bērza zariem, un attiecīga attīstības dinamika (grafikos norādītas standartklūdas).

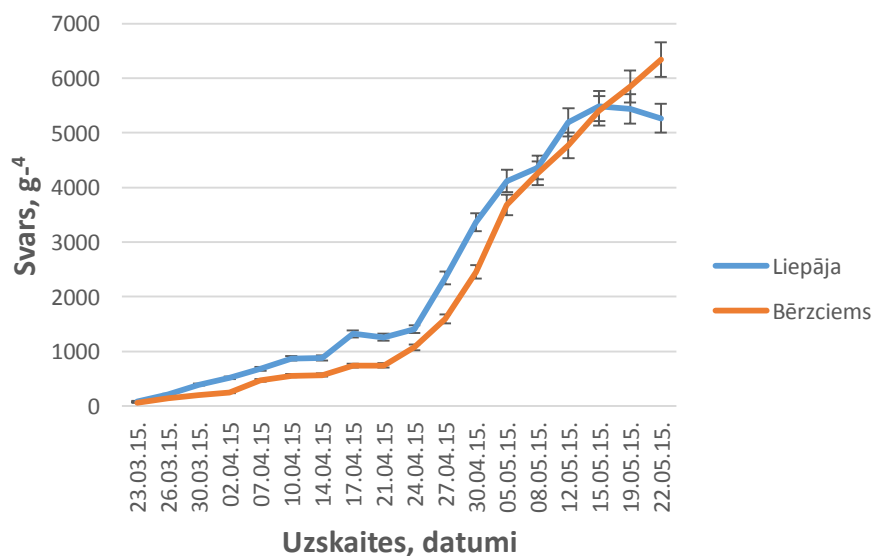
Ozols ir šīs tauriņu sugas pirmais (pēc izvēles) saimniekaugs primāro saimniekaugu vidū. Arī citu autoru pētījumos ir apstiprinājies, ka *L. dispar* kāpuriem ir vislabākās augšanas sekmes tieši uz ozola lapām (Hajek, 1989; Elkinton, Liebhold, 1990). Turklāt, būtiskas ir ķermeņa masas atšķirības starp *L. dispar*, barojoties ar 0-33% un 33-100% plaukumu lapām (15.att.). Kāpuriem, kas barojušies uz 33-100% plaukuma lapām, bija par 10% augstāka vidējā attīstības stadija.

Salīdzinot masu kāpuriem ar atšķirīgu savairošanās reģionu (6.17., 6.18. att.), konstatēta statistiski būtiska atšķirība ( $P = 0,044$ ). Kāpuri, kas iegūti no dējumiem Liepājā, vidēji par 10% vairāk pieņēmušies svarā vienas uzskaites ietvaros. Sākot ar 15. uzskaiti, kāpuriem no Liepājas masa samazinās.

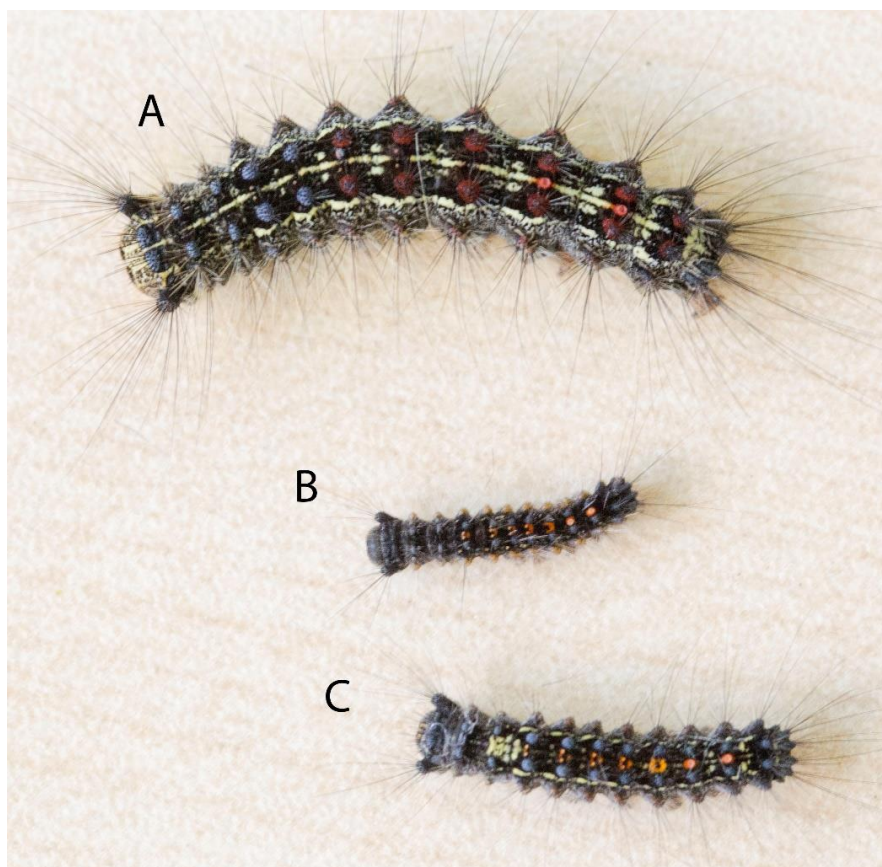




6.16. attēls. Kāpuru ķermeņa masas dinamika, barojoties ar 33–100% plaukuma ozola un bērza zariem, un attiecīga attīstības dinamika (grafikos norādītas standartklūdas).



6.17. attēls. Kāpuru masas dinamikas saistība ar to izcelsmi (grafikā norādītas standartklūdas).

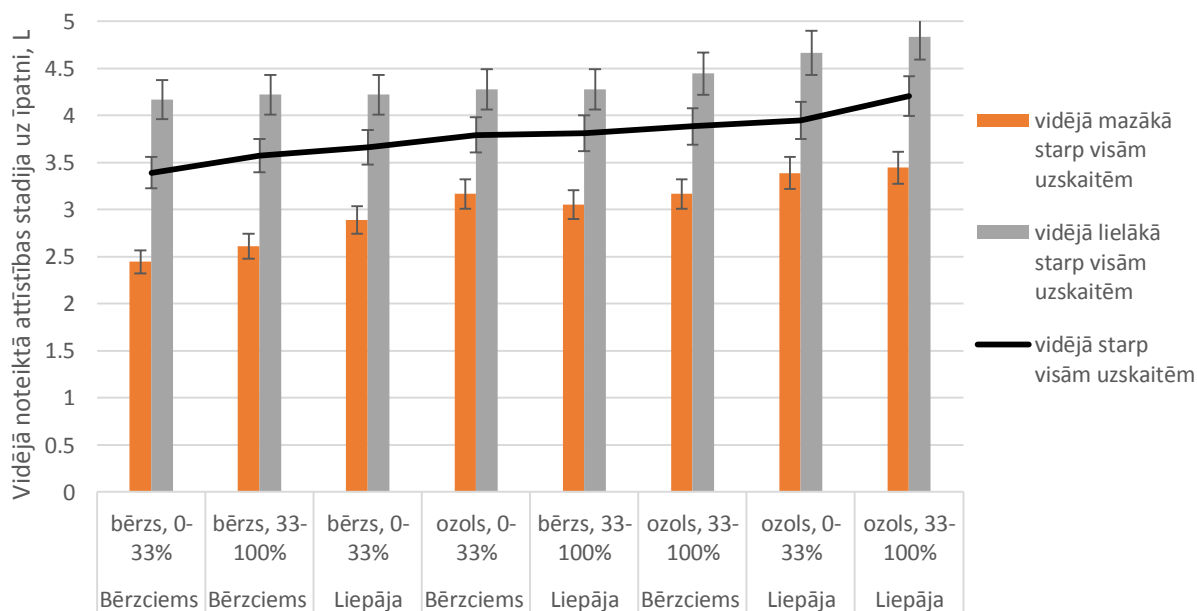


6.18. attēls. Vizuālās atšķirības starp *L. dispar* kāpuriem (ar atšķirīgu izcelsmi, saimniekauga sugu un saimniekauga plaukuma pakāpi) vienā un tajā pašā eksperimenta laikā. Kāpuri: A - Liepāja, ozols, 33-100%; B – Bērziems, bērzs, 0-33%; C – Liepāja, bērzs, 0-33%.

Šī samazinājuma iemesls ir tādu kāpuru īpatsvara palielināšanās, kas uzsākuši iekūņošanos. Kūniņas stadijā tauriņš var zaudēt 7-11% no ķermeņa ūdens (Ciesla, 2011; Price, 1997). Lielāks attīstības un iekūņošanās ātrums konstatēts ne tikai īpatņiem no Liepājas (vidēji par 4 uzskaitēm; no 1. līdz 7. uzskaitē 8% pārsvars un no 10. līdz 18. uzskaitē 11,7% pārsvars), bet arī īpatņiem, kas barojušies uz ozola (vidēji 11% pārsvars). Lai gan audzēšanas eksperimenta beigās visu pētīto kāpuru masa ir līdzīga, jāatzīmē, ka iepriekšminētās atšķirības starp kāpuriem uz dažāda plaukuma saimniekaugu zariem, kā arī starp kāpuriem ar dažādu izcelsmi, kas konstatētas starp uzskaitēm, no tauriņa bioloģijas viedokļa ir svarīgas. Kāpuri ar samazinātu uzkrāto enerģijas rezervju apjomu dabā ir vairāk pakļauti plēsonības riskam, sliktāk pārvar ar vēju un nokrišņiem saistītos bada periodus un sausumu (kam par iemeslu ir arī salīdzinoši mazāks ar barību uzņemtā ūdens depoziāts organismā) – it sevišķi laikā no L1 līdz L4 stadijām, kas audzēšanas eksperimentā ilgst vidēji līdz 10.-11. uzskaitē (Ciesla, 2011; Lukašova, Vrana, 2014; Price, 1997).

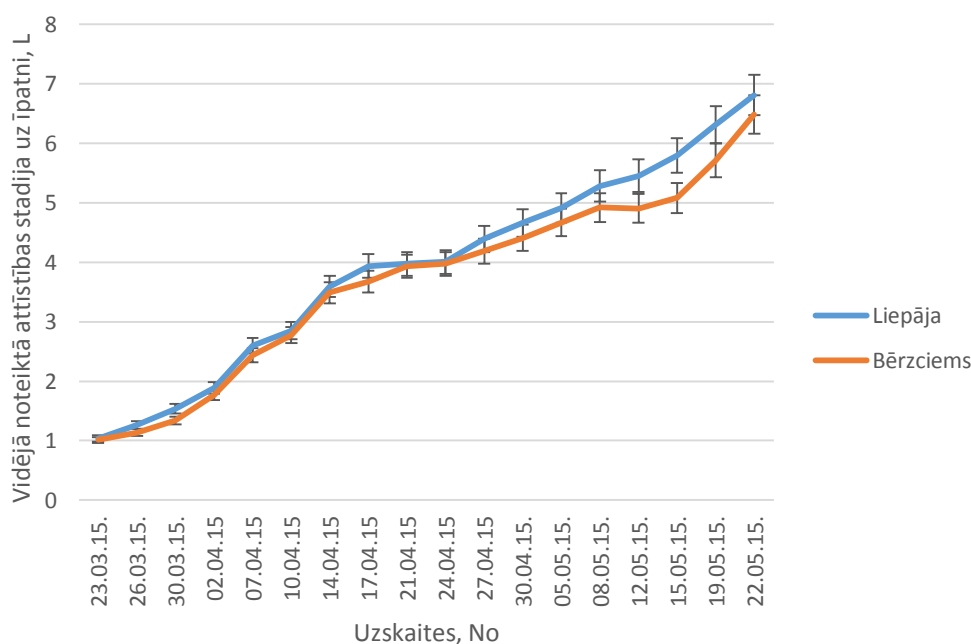
Līdzīgi kā masas pieaugums, arī attīstība pēc stadijām (6.19. att.) kāpuriem notikusi straujāk uz 33-100% plaukuma lapām – vidēji par 10% vairāk pietuvojoties nākamajai

apvalkmaiņai, novērtējot vidējās attīstības stadijas uz vienu kāpuru visās uzskaitēs. Iespējams, ka uzņemto barības rezervju īpatsvars (barošanās) tieši proporcionāli nosaka attīstības ātrumu (t.i., apvalka maiņas), jo pāriešana katrā nākamajā attīstības stadijā ir energoietilpīgs process (Price, 1997).



6.19. attēls. *L. dispar* noteiktās vidējās attīstības stadijas atšķirī saimniekauga un izcelsmes visās uzskaitēs (grafikā norādot standartklūdas).

Lai gan, izvērtējot vidējo attīstības stadiju atšķirības (kur dati neatbilst normālajam sadalījumam) starp savairošanās reģioniem un atšķirīga plaukuma saimniekaugu lapām (6.19., 6.20. att.), būtiskas atšķirības netika konstatētas ( $p < 0,05$ ), tomēr jāatzīmē tendence, ka agrāk sasnieguši pēdējās attīstības stadijas (t.i., lielāks augšanas ātrums) ir kāpuri ar Liepājas izcelsmi, kā arī tie, kas barojušies ar 33-100% plaukuma lapām. Tā kā kāpuru attīstība (apvalka maiņas) ir cieši saistīta ar ķermeņa masu (t.i., barības uzņemšanas sekmēm), tad šīs tendences apstiprina kāpuru masas mērījumi.



6.20. attēls. Attīstības dinamika *L. dispar* kāpuriem ar atšķirīgu izcelsmi (grafikā norādītas standartklūdas).

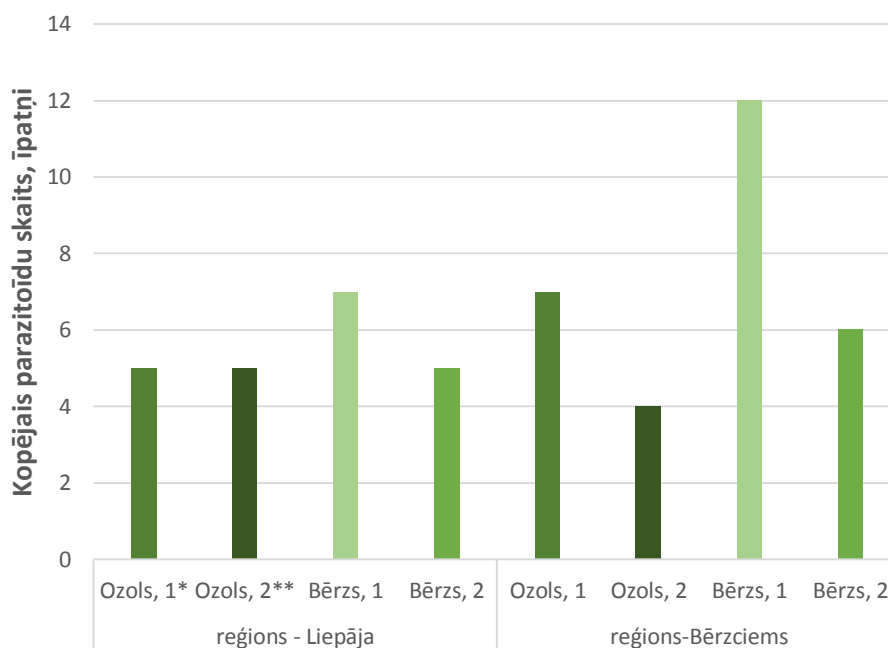
Eksponējot *L. dispar* audzēšanas traukus dabā, tika novērotas noķerto parazītoīdu taksonomiskā sastāva atšķirības (6.1. tab., 6.21. att.).

6.1. tabula. Noķerto parazītoīdu sugas insektāriju ekspozīcijas laikā lauka apstākļos

Uzskaites, No	Atkārtojumi No	reģions - Liepāja				reģions-Bērziems			
		Ozols, 1	Ozols, 2	Bērzs, 1	Bērzs, 2	Ozols, 1	Ozols, 2	Bērzs, 1	Bērzs, 2
1	1	<i>Phobocampe</i> spp.		<i>Glyptapanteles liparidis</i>		<i>Phobocampe uncinata</i>	<i>Cotesia melanoscela</i>	<i>Glyptapanteles liparidis</i>	
	2		<i>Cotesia melanoscela</i>		<i>Glyptapanteles liparidis</i>			<i>Cotesia melanoscela</i>	<i>Cotesia melanoscela</i>
2	1	<i>Glyptapanteles liparidis</i>		<i>Glyptapanteles liparidis</i>		<i>Cotesia melanoscela</i>	<i>Glyptapanteles liparidis</i>		<i>Glyptapanteles liparidis</i>
	2		<i>Phobocampe uncinata</i>					<i>Cotesia melanoscela</i>	<i>Phobocampe uncinata</i>
3	1			<i>Cotesia melanoscela</i>	<i>Phobocampe uncinata</i>			<i>Glyptapanteles liparidis</i>	
	2	<i>Cotesia melanoscela</i>			<i>Glyptapanteles liparidis</i>	<i>Cotesia melanoscela</i>			<i>Cotesia melanoscela</i>
4	1					<i>Cotesia melanoscela</i>		<i>Cotesia melanoscela</i>	
	2			<i>Glyptapanteles liparidis</i>					
5	1			<i>Glyptapanteles liparidis</i>				<i>Cotesia melanoscela</i>	
	2							<i>Phobocampe uncinata</i>	
6	1	<i>Lymantrichneumon disparis</i>		<i>Cotesia</i> spp.					<i>Cotesia melanoscela</i>
	2		<i>Hyposoter</i> spp.						
7	1	<i>Compsilura concinna</i>	<i>Blepharipa pratensis</i>				<i>Parasetigena silvestris</i>		
	2								
8	1			<i>Compsilura</i> spp.	<i>Blepharipa pratensis</i>	<i>Parasetigena silvestris</i>			
	2		<i>Parasetigena silvestris</i>					<i>Parasetigena silvestris</i>	

Pēc īpatņu skaita Bērziemā dominēja bivoltīna (suga, kam raksturīgas divas paaudzes sezonā) lapsene *Cotesia melanoscela* (pavisam 12 īpatņu, kamēr Liepājā 4). *C. melanoscela* ir bieži sastopama suga *L. dispar* populācijās ar strauju lejupslīdes fāzi – t.i., pēcsavairošanās stāvoklī. Ir novērots, ka šī lapsene izraisa lielāko mirstību L2 stadijas *L. dispar* kāpuriem – to mirstību dabā palielinot līdz 20% (Hoch et al., 2001). Bērziemā tika noķerts salīdzinoši liels daudzums *Phobocampe uncinata* (pavisam 4, Liepājā – 2) lapsenes īpatņu. *P. uncinata* ir

specifisks tieši *L. dispar* kāpuriem (Hoch et al., 2011; Lukašova, Vrana, 2014). Arī šīs sugas parazītoīdi savairojas populācijās ar nesenu masveida savairošanos.



6.21. attēls. Noķerto parazītoīdu skaits insektārijos atkarībā no *L. dispar* izcelsmes, saimniekaugiem un to plaukuma pakāpes.

Parazītiskās lapsenes *Glyptapantheles liparidis* (6.22. att.) lielāks īpatsvars savukārt novērots Liepājā – pavisam 9 iegūti īpatņi (Bērziemā – 6). Šī ir bivoltīna Braconidae dzimtas lapsene, kas visbiežāk parazitē uz L2 stadijas ozolu mūķenes kāpuriem un parasti novērota populācijās ar stabilu zemu *L. dispar* īpatņu blīvumu (Hoch et al., 2011; Lukašova, Vrana, 2014). Liepājas reģionā tika noķerts viens pieaudzis *Lymantrichneumon disparis* tēviņš no Ichneumonidae – jātnieciņu – dzimtas. Šie parazītoīdi *L. dispar* populācijas stāvokļa noteikšanai biežāk izmantota kā “atslēgas” suga, jo tās īpatņi parazitē specifiski tikai uz *L. dispar* tēviņu kūniņām stabilās ilgstošās tauriņa populācijās (Ciesla, 2011; Lukašova, Vrana, 2014).

Lielāks parazītisko lapseņu skaits novērots insektārijos ar 0-33% plaukuma lapām salīdzinājumā ar 33-100% plaukuma lapām. Arī dabā šīs lapsenes parasti parazitē uz *L. dispar* agrīno L2-L3 stadiju kāpuriem, t.i., pēc ķermeņa izmēriem mazākiem īpatņiem (Price, 1997; Wjanberg, Collaza, 2013), un šajā pētījumā mazāks kāpuru masas pieaugums konstatēts tieši uz 0-33% plaukuma primāro saimniekaugu lapām. Pat vēlīno attīstības stadiju kāpuri šajos insektārijos bija uzskatāmi mazāka izmēra, salīdzinot ar tādu pašu attīstības stadiju kāpuriem insektārijos ar 33-100% plaukuma lapām. Mazāks Braconidae dzimtas lapseņu īpatsvars novērots Liepājā, iespējams, tāpēc ka šīs dzimtas pamatā ir ģenerālistu sugas (polifāgi) – šo



parazitoīdu preimago īpatņi pārziemo citu tauriņu sugu ziemojošos kāpuros (Wjanberg, Collaza, 2013).

Kā bija sagaidāms, lielākais Tachinidae parazitisko divspārņu (mušu) īpatsvars tika novērots lauka pētījuma beigās. Bērzciemā tika novērota tikai *Parasetigena silvestris* muša un iegūti tās pupāriji. Šīs sugas parazitiskās mušas sastopamas pārsvarā *L. dispar* populācijās ar pēcsavairošanās fāzi, kā arī *L. dispar* savairošanās laikā tās nodrošina līdz 50% lielu tauriņa kūniņu mirstību (Lukašova, Vrana, 2014). Arī Liepājā tika iegūti *P. silvestris* īpatņi, kā arī *Blepharipa pratensis* parazitisko mušu pupāriji. Abas sugas tipiski raksturīgas *L. dispar* populācijām savairošanās stāvoklī (Lukašova, Vrana, 2014). Liepājā tika iegūti *Compsilura concinna* pupāriji un vēlāk izšķildināti laboratorijā. *C. concinna* ir ģenerālistu suga, kuras preimago stadijas ziemo daudzu citu sugu tauriņu kūniņās (Lukašova, Vrana, 2014).



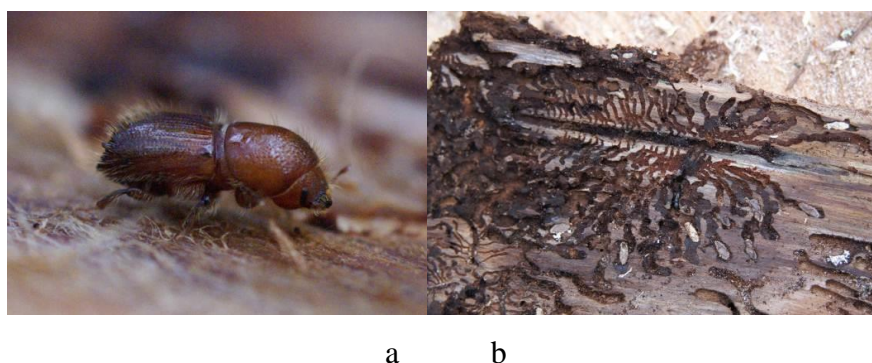
6.22. attēls. *Glyptapanteles liparidis* tukšās un neizšķīlušās kūniņas uz bērza stumbra 2015. g. jūlija vidū Liepājā (foto: I. Siliņš).

Tachinidae dzimtas mušas parasti parazitē *L. dispar* preimago pēdējās stadijās. Interesanti, ka mušas preimago fizioloģiskā attīstība ir atkarīga no saimnieka, un var noslēgties tikai, tauriņam sasniedzot kūniņas stadiju. Turpretī parazitisko lapseņu kāpuri nav saimnieka atkarīgi, un spēj attīstību noslēgt pirms tauriņa iekūņošanās. Šādā parazitoīdu konkurences modelī, bivoltīnās lapsenes spēj iziet vēl vienu attīstības ciklu viena parazitiskā divspārņa attīstības cikla laikā (Lukašova, Vrana, 2014; Wjanberg, Collaza, 2013).

Lai gan par 23% vairāk parazītoīdu tikai noķerts Bērziemā, tomēr lielāks to sugu skaits novērots Liepājā (pavisam 11, kamēr Bērziemā tikai 4). Iespējams, ka *L. dispar* populācija Liepājā ir salīdzinoši vecāka. Dažas parazītoīdu sugas saimnieka savairošanās laikā kļūst dominantas, neatstājot brīvas ekoloģiskās nišas pēc prasībām analogām sugām (Lukašova, Vrana, 2014; Wjanberg, Collaza, 2013). Turklāt noskaidrots, ka salīdzinoši vairāk parazītoīdu īpatņu noķerts insektārijos ar 0-33% plaukuma lapām, t.i., pie kāpuriem ar relatīvi mazākiem ķermeņa izmēriem, no kuriem tikai 19% parazītisko lapseņu novērots, šķīloties no kāpuriem attīstības stadijā, kas mazāka par L5. Kā jau minēts, parazītiskās lapsenes prioritāri parazitē uz L2-L3 stadiju tauriņu kāpuriem, retāk uz L4 (novērots vidēji 1 no 30 gadījumu) (Wjanberg, Collaza, 2013). Tomēr mūsu pētījumā noskaidrojies, ka vairākums parazītisko lapseņu izvēlējas parazitēt insektārijos ar 0-33% plaukuma zariem tieši uz pēdējo attīstības stadiju kāpuriem. Iespējams apstrīdēt eksperimenta dizainu, apgalvojot, ka lauka pētījuma etaps noticis tad, kad *L. dispar* kāpuri audzēšanas traukos pamatā sasnieguši jau L4 un vecākas stadijas, kā arī kūniņu stadijas posmu. Tomēr nevar apgalvot, ka mūsu eksperiments kādā veidā varēja ietekmēt parazītoīdu izvēles iespējas dabā. Jo laikā, kad audzēšanas trauki ar laboratorijā audzētiem *L. dispar* kāpuriem tika novietoti lauka pētījumam, dabā sastopamie tauriņa kāpuri bija vidēji par 2-3 attīstības stadijām “jaunāki”. Turklāt parazītiskās lapsenes, meklējot saimniekorganismu, izmanto vizuālos marķierus un ir spējīgas precīzi noteikt kāpuru izmērus, bet pēc smaržas – to sugu (Wjanberg et al., 2007). Šis novērojums noved mūs pie, iespējams līdz šim, zinātnei pirmo reizi izvirzītas hipotēzes, ka dabā *L. dispar* parazītoīdām lapsenēm tauriņu kāpuru izmērs nav noteicošais faktors, un parazītēšanas process notiek tāpēc, ka attiecīgai lapsenes sugai konkrētajā laikā ir paaugstināta aktivitāte vai pārošanās periods. Sekojoši, lapseņu parazītisms uz *L. dispar* kāpuru agrīnām attīstības stadijām nav obligāta bioloģiska vajadzība, ko ir grūti novērtēt ar tradicionālām ekoloģisko pētījumu metodēm. Tātad lielāka loma parazītoīdo lapseņu attīstībai, visticamāk, ir saimnieka pieejamībai attiecīgajā laikā. To apliecina parazītoīdu aktivitāte dabā, kas tika novērota vēl ilgi pēc eksperimenta beigām, kamēr vien attiecīgajos reģionos bija pieejami *L. dispar* kāpuri. Iespējams, lapsenes izvēlējas lielākus kāpurus, jo tajos ir mazāks stresa hormona daudzums (labāku augšanas apstākļu dēļ) un salīdzinoši mazāka tanīnu un terpēnu (augu “indes”, kuras tie izstrādā defoliatora nomācšanai, ietekmējot tā barošanās ātrumu) savienojumu koncentrācija attiecībā pret ķermeņa kopējo masu. Šo vielu ietekme var ievērojami traucēt arī optimālu parazītoīda kāpuru attīstību saimniekā, pat neskatoties uz to, ka augi defoliatora savairošanās laikā mēdz izdalīt parazītoīdu agregācijas savienojumus (šādi “saucot palīgā” defoliatora dabiskos ienaidniekus) (Wjanberg et al., 2007).

Turpmāko pētījuma etapu mērķis ir novērtēt prognozēto veģetācijas perioda izmaiņu iespējamo ietekmi uz Latvijai nozīmīgu dendrofāgo kukaiņu un to plēsēju sugu attīstību, simulējot atšķirīgu klimatisko apstākļu ietekmi kontrolētos laboratorijas apstākļos. Izvirzīta hipotēze, ka augstāka gaisa temperatūra pavasarī veicina dendrofāgu pēcnācēju attīstības sekmes, kā arī palielina šo sugu radīto koksnes bojājumu apmēru. Novērojumi citās valstīs liecina, ka vēja ietekme (vējgāzes) visnozīmīgāk palielina mizgraužu masveida savairošanās iespējas, tomēr vairākos pētījumos novērota arī temperatūras ietekme (dati apkopoti iepriekš veiktā analīzē). Vienas sezonas ietvaros tieši pirmās mizgraužu paaudzes attīstības sekmes nosaka veiksmīgu turpmāko paaudžu attīstību, un tādējādi, kopējo savairošanās apmēru. Lai gan tiek pieļauts, ka egļu astoņzobu mizgrauža *Ips typographus* un egļu sešzobu mizgrauža *Ips accuminatus* attīstību sekmē tsauss, silts, kā arī straujš pavasaris ar gaisa temperatūru, kas pārsniedz vidējo, tomēr to pēcnācēju izdzīvošanu var krasī samazināt plēsēji, to aktivitātei konkrētajā temperatūrā pārsniedzot mizgraužu aktivitāti. Šādi pētījumi, modelējot mizgraužu iespējamo attīstību atbilstoši prognozēto klimata pārmaiņu scenārijiem, Latvijā nav veikti; to rezultāti būs nozīmīgi risku novērtēšanā meža apsaimniekošanas plānošanā.

Pasaulē pazīstamas ap 600 mizgraužu sugu. Mizgrauži pārsvarā ir ksilofāgi un barojas ar novājināta koka koksnes vadaudiem, un tikai nedaudzas sugas barojas ar atmirušu koksni. Egļu astoņzobu mizgrauža (6.23. att.) radīto bojājumu apjoms ievērojami pārsniedz ne vien citu mizgraužu, bet arī citu kukaiņu sugu masu uzliesmojumu rezultātā radušos. Ikgadējie zaudējumi *I. typographus* masu uzliesmojumos Eiropā mērāmi miljonos kubikmetru koksnes, bet citur pasaulē – ASV, Krievijā un Kanādā – pat miljardos. Latvijā šī mežu kaitēkļa savairošanās valsts mērogā notikusi pēc 2005. gada janvāra vētras, un ilgusi vairāk kā trīs gadus. Šīs sugas mizgrauzis daudzās valstīs ir pirmās kategorijas karantīnas suga.



6.23. attēls. *Ips typographus* a – vabole; b – kāpuru ejas (galerija) (A. Šmita foto)

Lai gan egļu sešzobu mizgrauža bojājumi ir salīdzinoši mazāki, tomēr saistīti ar egļu astoņzobu mizgrauža masu uzliesmojumiem. *I. typographus* kā primārais kaitēklis novājina kokus, sekmējot egļu sešzobu mizgraužu invāziju. Nozīmīgu uzliesmojumu gadījumā



vērojama abu sugu konkurence; salīdzinoši nelielās populācijās tās bieži sastopamas vienkopus.

Mizgraužu attīstības novērtēšanai paredzēts izmantot paraugkokus. Paraugkoku izvietošanai tiks izvēlētas skuju koku cirsas, kas izstrādātas ne agrāk par 2015. gada novembri. Vienā no tām kā paraugkokus izvēlēsies deviņas dažāda diametra vēja gāztas egles, tās tiks atzarotas un izvietotas iespējami vienādā savstarpējā attālumā 50 metru attālumā no meža sienas. Paraugkoku izvietošana paredzēta, sākoties astoņzobu mizgrauža lidošanai aprīļa sākumā – maijā. Vaboļu pievilināšanai katram egles stumbram tiks piestiprināti sintētiskie agregācijas feromonu dispenseru “Ipsodor W” (ražoti Polijā, “Chemipan” rūpnīcā). Agregācijas feromonam, kas tiek izmantots egļu astoņzobu mizgrauža pievilināšanai, ir sinerģiska iedarbība ar svaigām skuju koku ciršanas atliekām, kuras izdala  $\alpha$ -pinēnu. Galvenās šī sintētiskā agregācijas feromona sastāvdaļas ir 2-metil-3-butēn-2-ols un *cis*-verbenols. Lai noteiktu egles paraugkoku kolonizēšanas dinamiku, tie tiks apsekoti vairākas reizes divu nedēļu ilgā periodā. Kolonizēšanas intensitāte tiks noteikta pēc mizgraužu ieskrējām; tās ir viegli konstatējamas, jo to diametrs ir 2-5 mm un pie tām vai zem tām uzkrājas koksnes milti (6.24.att.). Kad ieskreju daudzums būs sasniedzis vismaz 2-3 ieskrejas uz 40cm<sup>2</sup> mizas, paraugkoki tiks sagarināti 0.8 m nogriežņos un pārvietoti turpmākiem laboratorijas pētījumiem LVMI “Silava” Klimata mājā.



6.24. attēls. Raksturīgi koksnes milti no egļu astoņzobu mizgrauža ieskrejas (foto: A. Šmits)

Katru koksnes paraugu paredzēts vispirms ievietot plastikāta maisā, pēc tam – 1m<sup>3</sup> tilpuma, slēgtos plastmasas konteineros (katrā pa trim) inkubēšanai atšķirīgos apstākļos atbilstoši trim sagaidāmo klimata pārmaiņu scenārijiem:

- 1) Scenārijs 1 - nozīmīgu izmaiņu veģetācijas perioda simulācija tālai nākotnei (2071.-2100.g.), 12 °C diena, 9 °C nakts;
- 2) Scenārijs 2 - nozīmīgu izmaiņu veģetācijas perioda simulācija tuvai nākotnei (2021.-2050.g.), 9 °C diena, 6 °C nakts;
- 3) Scenārijs 3 (kontrolē) - mūsdienu klimata veģetācijas perioda simulācija, 7 °C diena, 4 °C nakts.

Ņemot vērā šobrīd pieejamo infrastruktūru katrs no scenārijiem tiks realizēts citā pētījuma posmā; ja pētījuma laikā būs iespējams papildus aprīkot vēl kādu no Klimata mājas blokiem, pētījumu būs iespējams nozīmīgi paātrināt, paralēli vērtējot vairāku klimata scenāriju ietekmi tādā gadījumā, ņemot vērā laika ietaupījumu, papildus turpmākajos pētījuma posmos tiks saskaņots un veikts vēl kāds ar klimata izmaiņu ietekmes novērtēšanu saistīts praktiskais eksperiments.

Temperatūra tiks paaugstināta par 1 °C katru nedēļu. Visu simulācijas laiku relatīvais gaisa mitrums tiks uzstādīts vienāds – 65%, tāpat ilgums nemainīgs – 45 dienas. Tā kā kāpuri attīstās zem mizas, netiks nodrošināts papildus apgaismojums (fotoperiods). Katras simulācijas ietvaros, klimata mājā tiks ievietoti 15 konteineri: piecos konteineros koksnes paraugi ar nelielu diametru (12-17 cm), piecos konteineros – ar vidēju diametru (18-25 cm), piecos konteineros – ar lielu diametru (> 25 cm un vairāk). Lai salīdzinātu kāpuru attīstību simulācijās (klimata mājā) un reālajos apstākļos dabā, iespējams, papildus 3 konteineri (pa vienam katra lieluma paraugiem) tiks izvietoti pie ēkas ārpusē (ēnainā vietā). Uzskaites tiks veiktas ik pēc 8 dienām. Vienas uzskaites laikā tiks izņemti paraugi no trim konteineriem (ar maza, vidēja, liela diametra paraugiem). Katram koksnes paraugam tiks izgriezti trīs 15x30 cm lieli mizas laukumi, zem kuriem tiks uzskaitītas *I. typographus* un *I. accuminatus* mizgraužu galerijas, noteikti mātes-, meitas- eju garumi un mizgraužu kāpuru attīstības stadijas (apvalkmaiņas), izlidojušo pieaugušo mizgraužu vaboļu skaits (maisā) un noteikti citu, līdzīgu ksilofāgu taksoni, to attīstība, kā arī mizgraužu plēsēju (piemēram, parastā skudruliša *Thanasimus spp.* un īsspārņu Stahylinidae kāpuru) klātbūtne. Galeriju īpatsvars tiks noteikts ar attēla skenēšanu, izgrieztos mizas fragmentus izgludinot un izžāvējot.

Eksperimenta laikā tiks iegūta sekojoša informācija:

- 1) mizgraužu eju atšķirības atkarībā no konkrētā klimata režīma;
- 2) konkurējošo sugu – *I. typographus* un *I. accuminatus* mijiedarbība izmainīta klimata apstākļos;

- 3) mizgraužu attīstības sekmes un dinamika no kāpura līdz kūniņas stadijai;
- 4) citu ksilofāgu klātbūtne, īpatsvars konkrētā klimata režīmā;
- 5) skudrulišu un citu plēsīgo posmkāju īpatsvars un to kāpuru attīstības dinamika, tās novērtējums saistībā ar mizgraužu kāpuru attīstības dinamiku;
- 6) mizgraužu izlidošanas sekmes katra scenārija ietvaros.

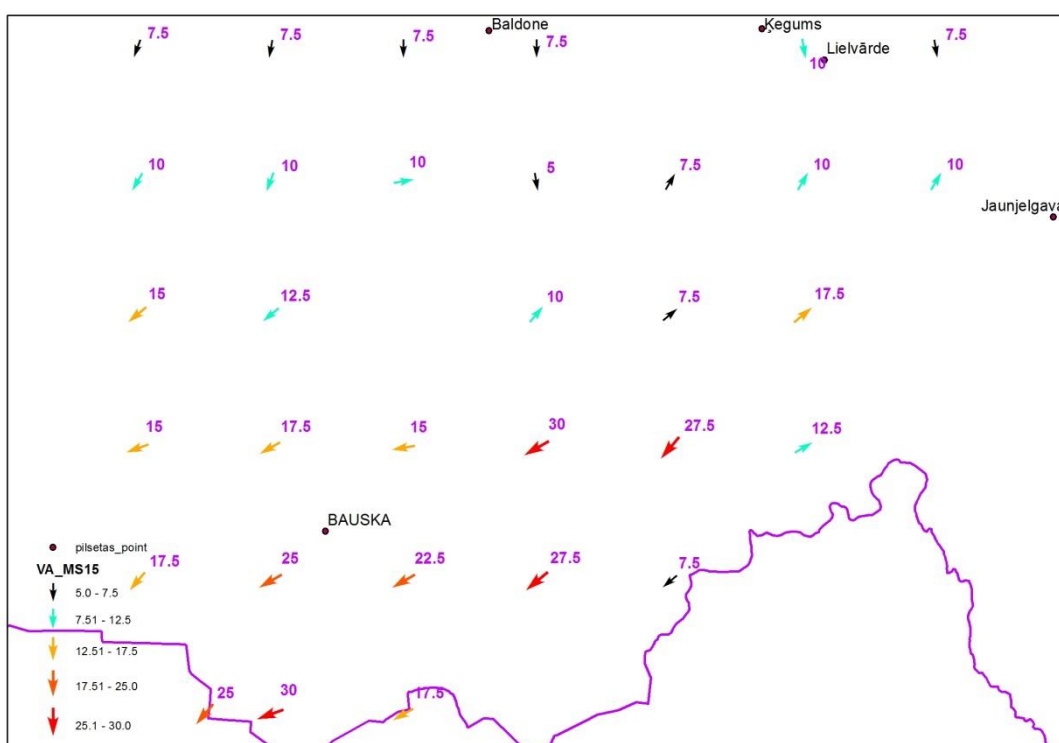
Iespējams, ka mizgraužu attīstību limitējošs faktors ir koka dimensijas, tāpēc sagaidāms, ka citu konkurējošo ksilofāgu sugu attīstība paaugstinātās gaisa temperatūras apstākļos varētu notikt salīdzinoši straujāk, negatīvi ietekmējot mizgraužu attīstību. Turklāt, iespējams, ka mizgraužu plēsēju aktivitāte, paaugstinoties gaisa temperatūrai, var pieaugt straujāk, salīdzinot ar mizgraužiem, jo zināms, ka plēsēji un parazīti ir to organismu grupa, kas visveiksmīgāk pielāgojas temperatūru izmaiņām, un tiem raksturīgi salīdzinoši lieli termopanesamības intervāli.

## 7. Prognozēto un faktisko vētras postījumu salīdzinājums

Prognozēto un faktisko vēja postījumu salīdzinošā analīze veikta divos pētījumu objektos: “Skaistkalne”, vērtējot vasaras perioda negaisa vētras ietekmi un “Slītere”, vērtējot ziemas perioda ciklonu vētras ietekmi.

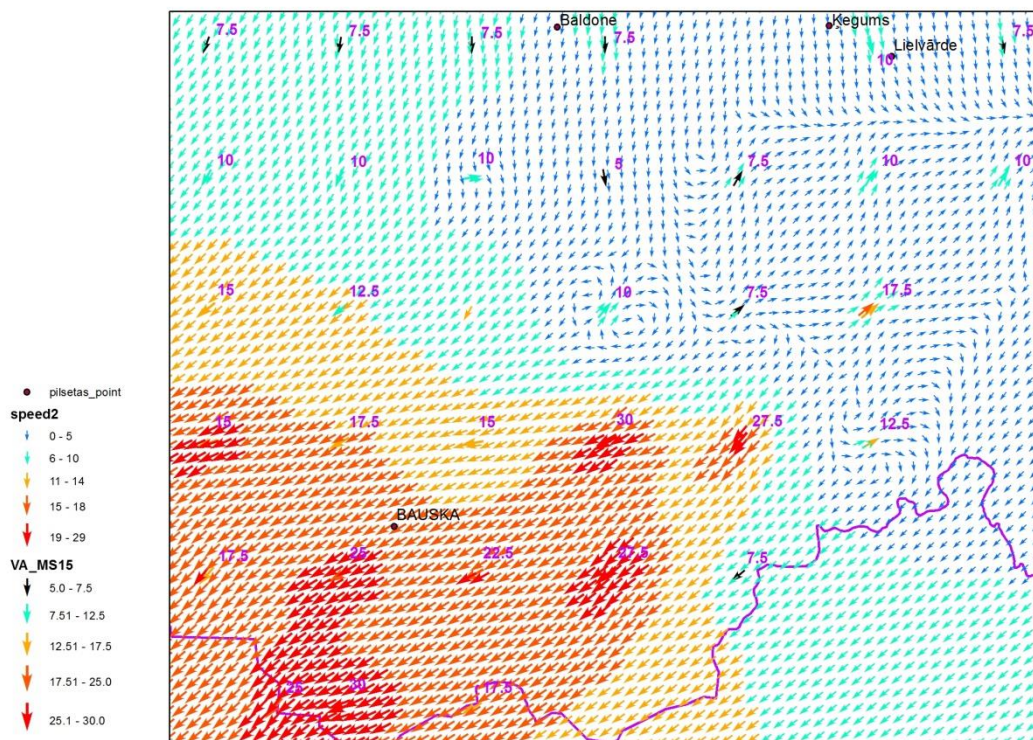
### Skaistkalne 12.08.2015

LVGMC meteoroloģiskais radars 125 km rādiusā no savas atrašanās vietas veic arī vēja novērojumus ik pēc 10 minūtēm, vēja mērījumu režģis ir  $10 \times 10$  km, vēja ātruma precizitāte ir līdz  $2,5 \text{ ms}^{-1}$ , savukārt vēja virziena precizitāte līdz 5 grādiem. Ar meteoroloģiskā radara palīdzību nav iespējams iegūt maksimālo vēja brāzmu ātrumu, tiek mērīts tikai vēja vidējais ātrums. Atbilstoši LVGMA modeļu datiem 2015. g. 12. augusta pēcpusdienā, kad notika vētra (14 un 15 GMT stundas)  $60 \times 70$  km teritorijā, kas ietver analizēto vētras ietekmēto meža masīvu (Olaine – Rembate – Skaistkalne – Rundāle) maksimālie vēja ātrumi un virzieni fiksēti 33 kartes kvadrātos. Katram punktam, kur radars bija veicis novērojumus, tika noteikts stundas maksimālais vēja ātrums un virziens šajā laikā. Informācija pētījuma vajadzībām iegūta no Latvijas valsts meži. Dotās vēja ātruma un virziena vērtības piesaistītas LKS koordinātu tīkla  $5 \times 5$  km karšu lapām (7.1. att.).



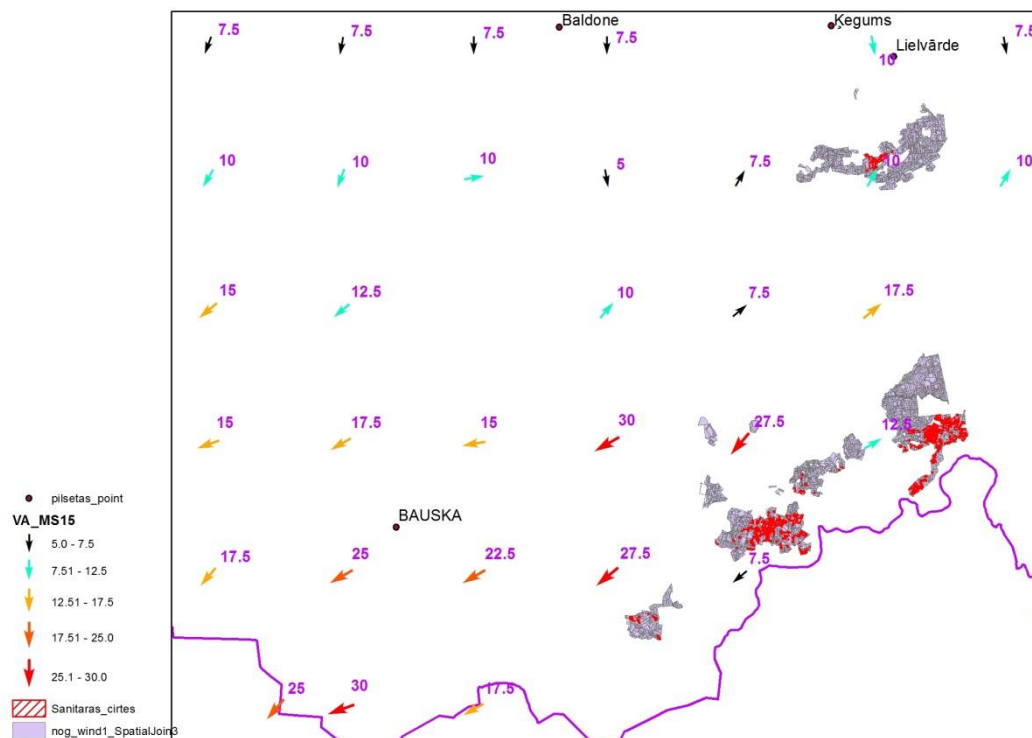
7.1. attēls. Vēja ātrums un virziens 2015. g. 12. augustā atbilstoši LVGMC sagatavotajiem meteoroloģiskā radara datiem.

Vēja ātrums un virziens starp kvadrātiem modelēts (interpolēts), izmantojot datorprogrammu WindNinja 2.5.4., pārrēķinot vēja ātrumu un virzienu katram  $1 \times 1$  km kvadrātam (7.2. attēls). Reljefs ņemts atbilstoši 90 m globālajam tīklam World SRMT (90 m).



7.2. attēls. Modelētais vēja ātrums un virziens 2015. g. 12. augustā, balstoties uz LVGMC meteoroloģiskā radara datiem.

No LVM saņemti analizētā meža masīva audžu taksācijas rādītāji .gdb formātā. Kā atsevišķs slānis ir platības, kurām LVM ir izņēmis sanitāro ciršu apliecinājumus, kas norāda uz to, ka audzes šajā platībā tika bojātas (7.3. attēls).



7.3. attēls. Modelētais vēja ātrums un virziens 2015. g. 12. augustā, analizēto meža masīvu un bojāto audžu izvietojums.

Pēc interpolētajiem datiem katram nogabalam aprēķināts stundas vēja ātrums un virziens, izmantojot ArcGIS rīku Near. Katram nogabalam aprēķināts tā platums, garums un garenass virziens, izmantojot ArcGIS funkciju Minimum Bounding Geometry, izvēlni RECTANGLE\_BY\_WIDTH.

Katram nogabalam visos 8 kardinālajos virzienos (no nogabala centra) noteikts tuvākā nogabala I stāva valdošās koku sugas augstums, blakusesoša nogabala platums un virziens, izmantojot ArcGIS rīku Calculate Adjacent Fields.

Pēc tam aprēķināts katra nogabala platums attiecībā pret stundas spēcīgākā vēja virzienu, pieņemot, ka tā “platums” paralēli vēja virzienam nepārsniedz nogabala “garumu”.

Kritiskais vēja ātrums aprēķināts priedes, egles un bērza audzēm izmantojot modeļus:

1) ForestGale 2.5. Research mode. Ņemot vērā iepriekšējos pētījumos konstatētas modeļu nepilnības, atbilstoši Latvijā konstatētajiem izmainīti kosnes blīvumi, kā arī koku vainagu parametri, kuri pa koku augstuma grupām aprēķināti no Meža statistiskās inventarizācijas datiem;

2) iepriekšējos pētījumos izstrādātos modeļus (skat. projekta iepriekšējā posma pārskatu).

Priedes, egles, bērzu audzēm kritiskais vēja ātrums ( $V_{krit}$ ) noteikts pēc formulas (7.1.):



$$V_{krit} = b1 + b2 * H10 + b3 * (VV_{izcirt}) + b4 * hd^{-1}, \quad (7.1.)$$

kur

VA – vidējais vēja ātrums  $ms^{-1}$ ;

H10 – audzes augstums, m;

VV<sub>izcirt</sub> -izcirtums (0, ja izcirtums nav; 1, ja vēja pusē blakus audzei ir izcirtums);

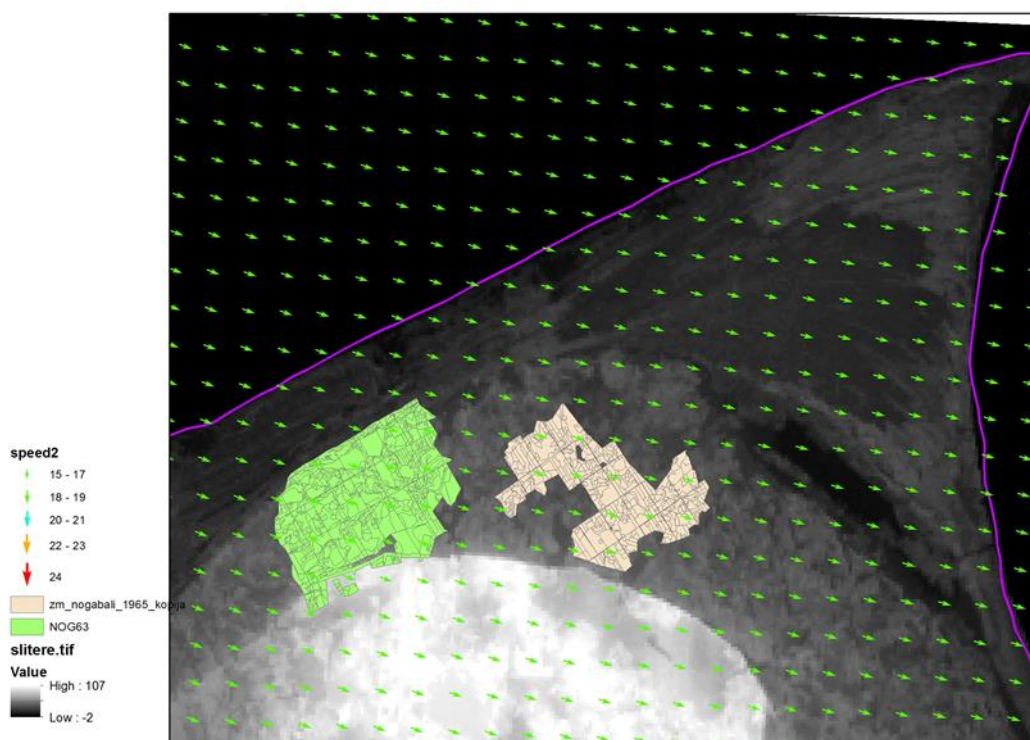
$hd^{-1}$  – vidējā augstuma (m) un vidējā caurmēra (cm) attiecība;

b1, b2, b3, b4 – koeficienti.

Parametri	Koku suga		
	Priede	Egle	Bērzs
Konstante	49,822	44,910	45,060
H10	-,199	-,091	-,121
VV <sub>izcirt</sub>	-9,180	-10,824	-9,955
$hd^{-1}$	-16,550	-17,653	-14,476

### Slītere 02.11.1969

LVĢMC mājas lapā [www.meteo.lv](http://www.meteo.lv) iegūta informācija par stundas vidējo vēja ātrumu un virzienu 1969. g. 1–4. novembrī pētījumu objektam tuvākajās metrostacijās (Kolka, Ventspils, Stende). Maksimālās vēja ātruma vērtības (02.11.1969.) un atbilstošie virzieni izmantoti vēja lauka modelēšanai Ziemeļkurzemē, izmantojot datorprogrammu WindNinja 2.5.4., pārrēķinot vēja ātrumu un virzienu katram  $1 \times 1$  km kvadrātam (7.3. attēls). Reljefs ņemts atbilstoši 90 m globālajam tīklam World SRMT (90 m).



### 7.3. attēls. Modelētais vēja ātrums un virziens 1969. g. 2. novembrī, balstoties uz LVGMC meteoroloģisko staciju datiem.

Audzū bojājumu raksturošanai ieciparoti LVMI "Silava" arhīvā esošie 1965. g. mežaudžu plāni, kā arī ievadīti MS Excel atbilstošo meža masīvu 1965. g. ierīcības materiāli. Kā papildus informācijas avots izmantoti pirms un pēc vētras satelītattēli (CORONA satelīts), kam veikta pārraudzītā klasifikācija un bojāto audžu poligonu manuāla izzīmēšana un salīdzināšana ar pēc-vētras meža inventarizācijas datiem. Audzes šķērslaukumi aprēķināti no audzes krājas, izmantojot valdošās sugas veidaugstumus. Ieciparoto nogabalu dati sakārtoti un aprēķini veikti analogi Skaistkalnes objekta analīzes metodikai.

Konstatēts, ka negaisa laikā vidējais vēja ātrums 10 m augstumā virs zemes virsmas Skaistkalnes objektā analizējamajiem nogabaliem vidēji bija  $7,97 \text{ ms}^{-1}$ , mazākais  $3,9 \text{ ms}^{-1}$ , bet lielākais  $17,5 \text{ ms}^{-1}$ , kamēr citās (blakus esošās) teritorijās vēja ātrums sasniedza pat  $30 \text{ ms}^{-1}$ . Informācijas par maksimālajiem vēja ātrumiem nepilnības problemātiski raksturojamās negaisa vētrās ir galvenais faktors, kas izskaidro konstatēto zemo bojāto audžu prognozēšanas precizitāti: priedei saskaņā ar modeli kā bojātas atzītas tikai 21% no audzēm, kurās veikta (vai plānota) sanitārā cirte, eglei 15%, bērzam 10% (7.1. tab.).

Ciklona vētrā Slīteres objektā vēja ātrums sasniedza  $18,7 \text{ ms}^{-1}$ . Konstatēts, ka šajā gadījumā iespējams samērā labi prognozēt par 17 m augstāku egļu audžu bojājumu (vidējā precizitāte 73%) un par 13 m augstāku lapu koku audžu bojājumus (vidēji 55%), taču ne priežu audžu bojājumus (7.2. tab.). Daļa neprecizitātes saistītas ar nepilnīgu informāciju par vētru, jo ļoti iespējams, ka vēja ātrums brāzmās lokāli bijis lielāks, nekā iespējams noteikt, izmantojot metrostaciju datus. Tāpat abās analizētajos objektos, bet jo īpaši Slīterē, jāņem vērā, ka nozīmīga daļa audžu ir uz kūdras augsnēm (Slīterē gandrīz visas priežu audzes): koki no šādām audzēm nav izmantoti vēja bojājumu prognožu modeļiem izstrādē.



7.1. tabula.

Audžu valdošās sugas bojājuma pakāpe atbilstoši ForestGales modelim

Suga, cirtes kods	Kritiskais vēja ātrums pārsniegts, skaits		Kopā	Kritiskais vēja ātrums pārsniegts, īpatsvars	
	nav	ir		nav	ir
Priede	2021	223	2244	0,90	0,10
0	1763	155	1918	0,92	0,08
30	223	58	281	0,79	0,21
31	35	10	45	0,78	0,22
Egle	810	111	921	0,88	0,12
0	673	86	759	0,89	0,11
30	104	23	127	0,82	0,18
31	33	2	35	0,94	0,06
Bērzs	846	64	910	0,93	0,07
0	730	51	781	0,93	0,07
30	101	12	113	0,89	0,11
31	15	1	16	0,94	0,06
Melnalksnis	186	3	189	0,98	0,02
0	140	3	143	0,98	0,02
30	35		35	1,00	0,00
31	11		11	1,00	0,00
Apse	89	10	99	0,90	0,10
0	78	9	87	0,90	0,10
30	9	1	10	0,90	0,10
31	2		2	1,00	0,00
Kopā	3952	411	4363	0,91	0,09

0 – nav cirte; 30-sanitārā cirte; 31-sanitārā cirte pēc VMD atzinuma

7.2. tabula

Modelētais un faktiskais bojāto audžu skaits pa augstuma grupām Slīteres objektā

Modelētais bojājums	Faktiskais bojājums																				
	Augstuma grupa, m																				
	6			9			12			15			18			21			24		
	0	1	K	0	1	K	0	1	K	0	1	K	0	1	K	0	1	K	0	1	K
Egle				2	6	8	6	4	10	11	8	19	14	24	38	21	62	83	31	96	127
0				1	6	7	1		1		1	1	1		1	8	19	27	5	4	9
1				1		1	5	4	9	11	7	18	13	24	37	13	43	56	26	92	118
Priede	6	6	12	23	12	35	13	15	28	39	14	53	39	27	66	20	17	37	18	20	38
0	6	6	12	23	12	35	13	14	27	34	9	43	39	26	65	20	14	34	17	19	36
1								1	1	5	5	10		1	1		3	3	1	1	2
Lapu koki	3	8	11	18	35	53	23	28	51	22	20	42	27	41	68	23	37	60	14	25	39
0	3	8	11	15	29	44	11	13	24	3	1	4	2		2	1	9	10	6	15	21
1				3	6	9	12	15	27	19	19	38	25	41	66	22	28	50	8	10	18

0-nebojāts; 1-bojāts; K-kopā

## **8. Materiāls epigēnētiskā efekta vērtēšanai un pētījuma rezultātu publicēšana**

Epigēnētiskā efekta novērtēšanai projektā bija plānota sēklu materiāla ieguve kontrolētos apstākļos (paaugstinātā temperatūrā sēklu attīstības laikā). Lai to realizētu, tika izvēlēts viens pētījumu objekts Dundagas novadā, kur iespējams pievadīt elektrību infrastruktūrai divām koku sugām – parastajai eglei un kārpainajam bērzam. Izveidotais aprīkojums sastāvēja no ap zariem (10 katrai koku sugai) izvietotiem sildelementiem, kas nostiprināti uz metāla korpusa tādā veidā, lai starp tiem būtu nelielas spraugas gaismas piekļuvei un zaru galos (konstrukcijas augšējā daļā) atvērumus gaisma piekļuvei. Konstrukcijas iekšpusē izvietots termosensors, kas fiksē temperatūru datu nesējā. Temperatūras režīms uzstādīts reizi nedēļā atbilstoši vidējiem attiecīgā perioda temperatūras datiem, palielinot to konstanti par 3°C. Jau šī gada pirmajā pusē (iepriekšējā pētījuma noslēguma etapā), konstatēts, ka neizdosies iegūt dažādos meteoroloģiskajos apstākļos augu sēklu materiālu. Eglei šajā pavasarī nebija ziedēšanas tādā apmērā, lai būtu iespējams realizēt eksperimentu. To izdevās uzsākt bērzam, taču temperatūras tehniskas kļūmes dēļ bija pārāk augstas un netika iegūtas dzīvotspējīgas sēklas. Ņemot vērā neveiksmes ar izmantoto sistēmu, nākamajos periodos lietderīgāk izmantot jaunuzceltās klimatmājas iespējas, ievievojot kontrolētos apstākļos ziedošu potējumu liela izmēra podā un turot līdz sēklu nobriešanas brīdim, nevis konstruēt sildīšanas sistēmu lauka apstākļos.

Lai nodrošinātu kopējā projekta apjoma izpildi, kā arī projekta rezultātu atpazīstamību, par iegūtajiem rezultātiem sagatavota un žurnālam “Baltic Forestry” iesniegta publikācija (Pielikums).

## **Characteristics influencing propagation of dendrophagous insects in relation to possible climate change scenarios in Baltic region**

### **Abstract**

Insect outbreaks are major cause of loss of financial value of forests both directly – due to reduction of wood quality – and indirectly – due to damages in young stands and consequently their future value. Increase of forest area affected by pests as well as changes of pest distribution areal, linked to climatic changes, has been shown in several studies in Western Europe, however, there is lack of information on potential threats of dendrophagous insect in this respect in Baltic States. Therefore aim our study was to summarize information on possible responses of pest populations in relation to climatic condition in temperate zone.

Data on historic outbreaks of dendrophagous insects were obtained from survey of scientific literature. Information on altogether 44 dendrophagous pest species significant to Baltic region in relation to their specific pathogens and parasitoid-host biology was analysed. Obtained relationships were used as basis for prediction of their impact on forests in future.

Results revealed that dendrophagous insect (especially xylophages and chrysomelids) will be mostly positively affected by rising temperature, mainly due to possibility to form more than one generation per season. In contrasts, their parasitoides might be negatively affected by increased temperature in combination with altered precipitation regime. Therefore bacterial and virus-containing agents will have a major role in limitation of dendrophagous insects. Models predicted that half of reviewed dendrophagous insect species will become significant to forestry during next century in Baltic States.

**Key words:** mass outbreak, invasive species, dendrophagous insects, parasitoids, climate change

## Izmantotā literatūra

- Agestam E., Karlsson M., Nilsson U. (2006). Mixed forests as a part of sustainable forestry in Southern Sweden. *Journal of Sustainable Forestry*, 21(2-3): 101-117.
- Alalouni U., Brandl R., Auge H., Schadler M. (2014). Does insect herbivory on oak depend on the diversity of tree stands? *Basic and Applied Ecology*, 15(8): 685-692.
- Allard G.B., Fortuna S., Lee S.S., Novotny J., Baldini A., Courtinho T. (2003). Global information on outbreaks and impact of major forest insect pests and diseases. *XII World Forestry Congress paper. Canada*.
- Amato M., Lapenna V., Rossi R., Bitella G. (2012). Multi-electrode resistivity imaging. In *Measuring Roots*. Springer Berlin Heidelberg, 189-211.
- Ampoorter E., Baeten L., Koricheva J., Vanhellemont M., Verheyen K. (2014). Do diverse overstoreys induce diverse understoreys? Lessons learnt from an experimental-observational platform in Finland. *Forest Ecology and Management*, 318: 206–215.
- Anon. (1985). Lövröjning med skärmmetoden – Skötsel av granföryngringar med tätt lövsly [Cleaning of broadleaves – Management of Norway spruce regenerations with a dense broadleaved stands]. Skogsvårdsstyrelsen i Kronobergs län. Information sheet, 4 p. (in Swedish).
- Anon. (2014). Skogsstatistik årsbok 2014 [Swedish Statistical Yearbook of Forestry 2014]. Swedish Forest Agency, Sweden, 370 p. (in Swedish).
- Arnebrant K., Ek H., Finlay R.D., Söderström B. (1993). Nitrogen translocation between *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. seedlings inoculated with *Frankia* sp. and *Pinus contorta* Doug. ex Loud seedlings connected by a common ectomycorrhizal mycelium. *The New Phytologist*, 124(2): 231-242.
- Ābolkalns J., Majore M., Stelle V. (1960). Driasa floras atliekas Gaujas ielejas trešās virspalu terases nogulumos. *Latvijas PSR ZA vēstis*, 8.
- Badeck F.W., Bondeau A., Böttcher K., Doktor D., Lucht W., Schaber J., Sitch S. (2004). Responses of spring phenology to climate change. *New Phytologist*, 162(2): 295-309.
- Barbaroux C., Breda N. (2002). Contrasting distribution and seasonal dynamics of carbohydrate reserves in stem wood of adult ring-porous sessile oak and diffuse-porous beech trees. *Tree Physiology*, 22: 1201–1210.
- Barbosa P., Letourneau D.K., Agrawal A.A. (2012). Insect outbreaks revisited. *Blackwell Publishing Ltd*. 459 p.

- Beck W., Sanders T.M.G., Pofahl U. (2013). CLIMTREG: Detecting temporal changes in climate–growth reactions – A computer program using intra-annual daily and yearly moving time intervals of variable width. *Dendrochronologia*, 31: 232–241.
- Beest van F.M., Mysterud A., Loe L.E., Milner J.M. (2010). Forage quantity, quality and depletion as scaledependent mechanisms driving habitat selection of a large browsing herbivore. *Journal of Animal Ecology*, 79: 910–922.
- Bell R.A. (1996). Manipulation of diapause in the gypsy moth, *Lymantria dispar* L., by application of KK-42 and precocious chilling of eggs. *Journal of Insect Physiology* 42(6): 557–563.
- Bergman M., Iason G.R., Hester A.J. (2005). Feeding patterns by roe deer and rabbits on pine, willow and birch in relation to spatial arrangement. *OIKOS*, 109: 513–520.
- Bergqvist G., Bergström R., Edenius L. (2003). Effects of moose (*Alces alces*) rebrowsing on damage development in young stands of Scots pine (*Pinus sylvestris*). *Forest Ecology and Management*, 176(1): 397–403.
- Bergström R., Hjeltord O. (1987). Moose and vegetation interactions in northwestern Europe and Poland. *Swedish Wildlife Research*, 1: 213–228.
- Bergvall U.A., Rautio P., Kesti K., Tuomi, J., Leimar O. (2006). Associational effects of plant defences in relation to withinand between-patch food choice by a mammalian herbivore: neighbour contrast susceptibility and defence. *Oecologia*, 147: 253–260.
- Bernier P.Y., Lamhamedi M.S., Simpson D. (1995). Shoot: Root ratio is of limited use in evaluating the quality of container conifer stock. *Tree Planter's Notes*, 46(3): 102–106.
- Berry J.A., Downton W.J.S. (1982). Environmental regulation of photosynthesis. - Govindjee (eds.). *Photosynthesis*, Vol.2., Development, carbon metabolism, and plant productivity. Academic Press, New York, 263–343.
- Berryman A.A. (1996). What causes population cycles of forest Lepidoptera? *Trends in Ecology & Evolution* 11 (1): 28–32.
- Bethers U. (2012). Nākotnes klimata projekcijas Latvijai. Klimata parametri un indikatori. Latvijas klimatam līdzīgi reģioni pasaulē un Eiropā. *Prezentācijas materiāls*. 29 lpp.
- Binkley D. (2003). Seven decades of stand development in mixed and pure stands of conifers and nitrogen-fixing red alder. *Canadian Journal of Forest Research*, 33: 2274–2279.
- Bogdan S., Šporčić M., Seletković A., Ivanković M. (2009). Biomass production of common alder (*Alnus glutinosa* /L./ Gaertn.) in pure plantations and mixed plantations with willow clones (*Salix* sp.) in Croatia. *Croatian Journal of Forest Engineering*, 30(2): 99–112.

- Bohanek J.R., Groninger J.W. (2005). Productivity of European black alder (*Alnus glutinosa*) interplanted with black walnut (*Juglans nigra*) in Illinois, U.S.A. *Agroforestry Systems*, 64: 99–106.
- Boisvenue C., Running S.W. (2006). Impacts of climate change on natural forest productivity—evidence since the middle of the 20th century. *Global Change Biology*, 12: 862–882.
- Bolte A., Hilbrig L., Grundmann B., Kampf F., Brunet J., Roloff A. (2010). Climate change impacts on stand structure and competitive interactions in a southern Swedish spruce–beech forest. *European Journal of Forest Research*, 129: 261–276.
- Bouchard M., Kneeshaw D., Bergeron Y. (2005). Mortality and stand renewal patterns following the last spruce budworm outbreak in mixed forests of western Quebec. *Forest Ecology and Management*, 204: 297–313.
- Bouillet J.P., Laclau J.P., Gonçalves J.L.M., Voigtlaender M., Gava J.L., Leite F.P., Hakamada R., Mareschal L., Mabiala A., Tardy F., Levillain J., Deleporte P., Epron D., Nouvellon Y. (2013). *Eucalyptus* and *Acacia* tree growth over entire rotation in single- and mixed-species plantations across five sites in Brazil and Congo. *Forest Ecology and Management*, 301: 89–101.
- Branco M., Lettère M., Franco J.C., Binazzi A., Jactel H. (2006). Kairomonal response of predators to three pine bark scale sex pheromone. *Journal of chemical ecology*, 32(7): 1577–1586.
- Braun-Blanquet J. (1964). *Pflanzensoziologie: grundzüge der vegetationskunde*. Springer, Berlin Vienna New York, 865 p.
- Bravo-Oviedo A., Alberdi-Asensio I., Antón C., Barbati A., Barreiro S., Brang P., Corona P.M., Drössler L., Kaynas B.Y., Legay M., Löf M., Mason B., Meliadis J., Manetti M.C., Morneau F., Motiejunaite J., O'Reilly C., Pach M., Ponette Q., Pretzsch H., Short I., Skovsgaard J.P., Souidi Z., Spathelf P., Sterba H., Stojanovic D., Strelcova K., Svoboda M., Valsta L., Verheyen K., Zlatanov T. (2013). Mixed Forest Definition for COST Action FP1206. *EuMIXFOR*, Report 1, 5 pp.
- Briffa K.R., Melvin T.M. (2011). A closer look at regional curve standardization of tree-ring records: justification of the need, a warning of some pitfalls, and suggested improvements in its application. In: Hughes M.K. et al. (eds.), *Dendroclimatology*. Amsterdam, Springer, pp. 113–145.
- Brown A.H.F. (1992). Functioning of mixed-species stands at Gisburn, NW-England. In: Cannell M.G.R., Malcolm D.C., Robertson P.A. (eds.). *The Ecology of Mixed-species Stands of Trees*, Blackwell Scientific Publications, London, UK 125–150.

- Brown M.W., Cameron E.A. (1982). Natural enemies of *Lymantria dispar* (Lep: Lymantriidae) eggs in central Pennsylvania, U.S.A, and review of the world literature on natural enemies of *L. dispar* eggs. *Entomophaga*, 27 (3): 311–322.
- Bruce T. J., Matthes M. C., Napier J. A., Pickett J. A. (2007). Stressful “memories” of plants: evidence and possible mechanisms. *Plant Science*, 173(6): 603-608.
- Burton L. (2012). Introduction to forestry science, 3rd edition. New York, Cengage Learning. 554 p.
- Cameron A.D. (1996). Managing birch woodlands for the production of quality timber. *Forestry*, 69(4): 357-371.
- Cannell M.G.R., Smith R.I. (1983). Thermal time, chill days and prediction of budburst in *Picea sitchensis*. *Journal of applied Ecology*, 20(3): 951-963.
- Cannell M.G.R., Smith R.I. (1986). Climatic warming, spring bud burst and forest damage on trees. *Journal of Applied Ecology*. 23(1): 177–191.
- Cappuccino N., Lavertu D., Bergeron Y., Régnière J. (1998). Spruce budworm impact, abundance and paraistism rate in a patchy landscape. *Oecologia*, 114: 236-242.
- Carrer M., Urbinati C. (2004). Age-dependent tree-ring growth responses to climate in *Larix decidua* and *Pinus cembra*. *Ecology*, 85: 730–740.
- Carrer M., Urbinati C. (2006). Long-term change in the sensitivity of tree-ring growth to climate forcing in *Larix decidua*. *New Phytologist*, 170: 861–872.
- Carter K.K. (1996). Provenance tests as indicators of growth response to climate change in 10 north temperate tree species. *Canadian Journal of Forest Research*, 26(6): 1089-1095.
- Castagneyrol B., Jactel H., Vacher C., Brockerhoff E.G., Koricheva J. (2014). Effects of plant phylogenetic diversity on herbivory depend on herbivore specialization. *Journal of Applied Ecology*, 51: 134–141.
- Cederlund G., Sand H. (1994). Home-range size in relation to age and sex in moose. *Journal of Mammalogy*, 75(4): 1005-1012.
- Chen H.Y.H., Klinka K., Mathey A.H., Wang X., Varga P., Chourmouzis C. (2003). Are mixed-species stands more productive than single-species stands: an empirical test of three forest types in British Columbia and Alberta. *Canadian Journal of Forest Research*, 33: 1227–1237.
- Chen H.Y.H., Klinka K. (2003). Aboveground yield of western hemlock and western red cedar mixed species stands in southern coastal British Columbia. *Forest Ecology and Management*, 184: 55–64.



- Chew P., Chew, T., Chew S. (2013). Brisbane insects and spiders home page. Online classifier - [http://www.brisbaneinsects.com/brisbane\\_tachinids/index.html](http://www.brisbaneinsects.com/brisbane_tachinids/index.html) - apskatīts: 01.09.2015.
- Ciesla W. (2011) Forest entomology. A global perspective. *Blackwell Publishing Ltd*. 416 p.
- Cohen J., Cohen P., West S.G., Aiken L.S. (2013). Applied multiple regression/correlation analysis for the behavioural sciences. Routledge, Lawrence Erlbaum Associates. 736 pp.
- Cook E.R. (1992). A conceptual linear aggregate model for tree rings. In: Cook E.R., Kairiukstis L.A. (eds.), *Methods of dendrochronology: application in the environmental sciences*. Dordrecht, Kluwer Academic Publishers, p. 98–104.
- Cook E.R., Briffa K., Shiyatov S., Mazepa V. (1992). Tree-ring standardization and growth trend estimation. In: Cook E.R., Kairiukstis L.A. (eds.), *Methods of dendrochronology: application in the environmental sciences*. Dordrecht, Kluwer Academic Publishers, pp. 104–123.
- Cook E.R., Holmes R.L. (1986). Guide for computer program ARSTAN. In: Holmes, R.L., Adams, R.K., Fritts, H.C. (Eds.), *Tree-ring chronologies of Western North America: California, eastern Oregon and northern Great Basin*. Tucson, University of Arizona, pp. 50–65.
- Cook E.R., Peters K. (1981). The smoothing spline: a new approach to standardizing forest interior tree-ring width series for dendroclimatic studies. *Tree-Ring Bulletin*, 41: 45–53.
- Cook S.P., Hain F.P., Smith H.R. (1994). Oviposition and pupal survival of gypsy moth (Lepidoptera: Lymantriidae) in Virginia and North Carolina pine-hardwood forests. *Environmental Sciences* 23: 360–366.
- Cory J.S., Hoover K. (2006). Plant-mediated effects in insect-pathogen interactions. *Trends in Ecology & Evolution* 21: 278–286.
- Côté B., Camiré C. (1985). Nitrogen cycling in dense plantings of hybrid poplar and black alder. In: Lalonde M., Camiré C., Dawson J.O. (eds.). *Frankia and actinorhizal plants*, 195–208.
- Cressie N. (1991). *Statistics for Spatial Data*. Wiley, New York, NY. 928 p.
- Danchin E., Giraldeau L.A., Cezilly F. (2008). *Behavioural Ecology*. Oxford press. 874 p.
- Danell K., Bergström R. (1989). Winter browsing by moose on two birch species: impact on food resources. *Oikos*, 54: 11–18.
- Danell K., Edenius L., Lundberg P. (1991). Herbivory and Tree Stand Composition: moose patch use in winter. *Ecology*, 72(4): 1350–1357.

- D'Arrigo R.D., Kaufmann R.K., Davi N., Jacoby G.C., Laskowski C., Myneni R.B., Cherubini P. (2004). Thresholds for warming-induced growth decline at elevational tree line in the Yukon Territory, Canada. *Global Biogeochemical Cycles*, 18(3).
- Daugavietis M. (2008). Perspektīvas lapu koku audzēšanas tehnoloģijas izstrāde meža un nemeža zemēs patērētāju nodrošināšanai ar meža izejvielām. Pārskats par Valsts pētījumu programmas „Lapu koku audzēšanas un racionālas izmantošanas pamatojums, jauni produkti un tehnoloģijas” 5.etapa izpildi. Latvijas Valsts mežzinātnes institūts “Silava”, Latvijas Lauksaimniecības universitāte, Latvijas Valsts koksnes ķīmijas institūts. 40 lpp.
- Davidson C.B., Gottschalk K.W., Johnson J.E. (1999). European gypsy moth (*Lymantria dispar* L.) outbreaks: a review of the literature. United States Department of Agriculture. *General Technical Report*. 15 p.
- Dawson J.O., Dzialowy P.J., Gertner G.Z., Hansen E.A. (1983). Changes in soil nitrogen concentration around *Alnus glutinosa* in a mixed, short-rotation plantation with hybrid *Populus*. *Canadian Journal of Forest Research*, 13(4): 572-576.
- Deml R. (2003). Pyrrolidonyl and pyridyl alkaloids in *Lymantria dispar*. *Z. Naturforsch* 58: 860–866.
- Dhôte, J. F. (2005). Implication of forest diversity in resistance to strong winds. In *Forest diversity and function* (pp. 291-307). Springer Berlin Heidelberg.
- Dixon W.N., Foltz J.L. (1985). The gypsy moth, *Lymantria dispar* (L.) (Lepidoptera: Lymantriidae). *Entomology Circular*, 270: 4 p.
- Dormling I., Gustafsson A., von Wettstein D. (1968). The experimental control of the life cycle in *Picea abies* (L.) Karst. *Silvae Genetica*, 17(23): 44-63.
- Doughty C.E., Goulden M.L. (2008). Are tropical forests near a high temperature threshold?. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences* (2005–2012), 113(G1).
- Drew T.J., Flewelling J.W. (1979). Stand Density Management: an Alternative Approach and Its Application to Douglas-fir Plantations. *Forest Science*, 25(3): 518-532.
- Ekblad A., Huss-Danell K. (1985). Nitrogen fixation by *Alnus incana* and nitrogen transfer from *A. incana* to *Pinus sylvestris* influenced by macronutrients and ectomycorrhiza. *New Phytologist*, 131: 453-459.
- Ekö P.M. (1985). En produktionsmodell för skog i Sverige, baserad på bestånd från riksskogstaxeringens provytor [A growth simulator for Swedish forests, based on data from the national forest survey]. Department of Silviculture, Swedish University of Agricultural Sciences. Report 16, 224 p.

- Elferts D. (2008). Influence of climatic factors on the radial growths of Scots pine *Pinus sylvestris* L. in Western Latvia on dry soils. Riga, University of Latvia, doctoral thesis.
- Elkinton J.S., Liebhold A.M. (1990). Population dynamics of Gypsy moth in North America. *Annual Review of Entomology* 35: 571–596.
- Esper J., Cook E.R., Schweingruber F.H. (2002). Low-frequency signals in long tree-ring chronologies for reconstructing past temperature variability. *Science*, 295: 2250–2253.
- Estay S.A., Lima M., Labra F.A. (2008). Predicting insect pest status under climate change scenarios: combining experimental data and population dynamics modelling. *Journal of Applied Entomology*: 1-9.
- Fahlvik N., Agestam E., Ekö P.M., Lindén M. (2011). Development of single-storied mixtures of Norway spruce and birch in Southern Sweden. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 26(11): 36-45.
- Fahlvik N., Agestam E., Nilsson U., Nyströ K. (2005). Simulating the influence of initial stand structure on the development of young mixtures of Norway spruce and birch. *Forest Ecology and Management*, 213: 297–311.
- Fekedulegn D., Mac Siurtain M.P., Colbert J.J. (1999). Parameter estimation for nonlinear growth models in forestry. *Silva Fennica*, 33: 327–336.
- Felton A., Lindbladh M., Brunet J., Fritz Ö. (2010). Replacing coniferous monocultures with mixed-species production stands: An assessment of the potential benefits for forest biodiversity in northern Europe. *Forest Ecology and Management*, 260: 939–947.
- Fischer R., Lorenz M., Granke O., Mues V., Iost S., van Dobben H., Reinds G.J., de Vries W. (2010). Forest Condition in Europe. 2010 Technical Report of ICP Forests. Institute for World Forestry, Hamburg, Germany.
- Forrester D.I. (2014). The spatial and temporal dynamics of species interactions in mixed-species forests: From pattern to process. *Forest Ecology and Management*, 312: 282–292.
- Forrester D.I., Bauhus J., Cowie A.L., Vanclay J.K. (2006). Mixed-species plantations of Eucalyptus with nitrogen fixing trees: a review. *Forest Ecology and Management*, 233: 211–230.
- Forrester D.I., Smith R.G.B. (2012). Faster growth of *Eucalyptus grandis* and *Eucalyptus pilularis* in mixed-species stands than monocultures. *Forest Ecology and Management*, 286: 81–86.
- Forrester D.I., Vanclay J.K., Forrester R.I. (2011). The balance between facilitation and competition in mixtures of *Eucalyptus* and *Acacia* changes as stands develop. *Oecologia*, 166: 265–272.

- Friedrich J.M., Dawson J.O. (1984). Soil nitrogen concentration and *Juglans nigra* growth in mixed plots with nitrogen fixing *Alnus*, *Elaeagnus*, *Lespedeza*, and *Robinia* species. Canadian Journal of Forest Research, 14: 864-868.
- Fritts H.C. (2001). Tree-rings and Climate. Caldwell, The Blackburn Press. 582 pp.
- Frivold L.H., Frank J. (2002). Growth of mixed birch-coniferous stands in relation to pure coniferous stands at similar sites in South-eastern Norway. Scandinavian Journal of Forest Research, 17(2): 139-149.
- Gabrilavičius R., Danusevičius D. (2003). Eglės genetiniai tyrimai ir selekcija Lietuvoje (Genetics and breeding of Norway spruce in Lithuania): monografija. Vilnius: UAB „Petro ofsetas”, 364p.
- García-Suárez A.M., Butler C.J., Baillie M.G.L. (2009). Climate signal in tree-ring chronologies in a temperate climate: a multi-species approach. Dendrochronologia, 27: 183–198.
- Giesecke T., Hickler T., Kunkel T., Sykes M.T., Bradshaw R.H.W. (2007). Towards an understanding of the Holocene distribution of *Fagus sylvatica* L. Journal of Biogeography, 34: 118–131.
- Griess V.C., Knoke T. (2011). Growth performance, windthrow, and insects: meta-analyses of parameters influencing performance of mixed-species stands in boreal and northern temperate biomes. Canadian Journal of Forest Research, 41:1141–1159.
- Griess V.C., Knoke T. (2013). Bioeconomic modeling of mixed Norway spruce—European beech stands: economic consequences of considering ecological effects. European Journal of Forest Research, 132: 511–522.
- Hajek A.E. (1989). Effects of transferring gypsy moth, *Lymantria dispar*, larvae between artificial diet and *Quercus rubra* foliage. Entomologia Experimentalis et Applicata, 51 (2): 141–148.
- Häkkinen R., Linkosalo T., Hari P. (1998). Effects of dormancy and environmental factors on timing of bud burst in *Betula pendula*. Tree Physiology, 18(10): 707-712.
- Hallman E., Hari P., Räsänen P.K., Smolander H. (1978). Effect of planting shock on the transpiration, photosynthesis, and height increment of Scots pine seedlings. Suomen metsätieteellinen seura.
- Hannerz M., Ekberg I., Norell L. (2003). Variation in chilling requirements for completing bud rest between provenances of Norway spruce. Silvae Genetica, 52(3-4): 161-168.

- Hanninen H., Slaney M., Linder S. (2007). Dormancy release of Norway spruce under climatic warming: testing ecophysiological models of bud burst with a whole-tree chamber experiment. *Tree Physiology*, 27(2): 291-300.
- Hansen E.A., Dawson J.O. (1982). Effect of *Alnus glutinosa* on hybrid *Populus* height growth in a short-rotation intensively cultured plantation. *Forest Science*, 28(1): 49-59.
- Hantsch L., Bien S., Radatz S., Braun U., Auge H., Bruelheide H. (2014). Tree diversity and the role of non-host neighbour tree species in reducing fungal pathogen infestation. *Journal of Ecology*, 102(6): 1673–1687.
- Hantsch L., Braun U., Scherer-Lorenzen M., Bruelheide H. (2013). Species richness and species identity effects on occurrence of foliar fungal pathogens in a tree diversity experiment. *Ecosphere*, 4(7): 1-12.
- Heide O.M. (1993). Day length and thermal time responses of bud burst during dormancy release in some northern deciduous trees. *Physiologia Plantarum*, 88(4): 531–540.
- Heide O.M. (2003). High autumn temperature delays spring bud burst in boreal trees, counterbalancing the effect of climatic warming. *Tree Physiology*, 23(13): 931-936.
- Heitzman E., Nyland R.D. (1991). Cleaning and early crop-tree release in northern hardwood stands: a review. *Northern Journal of Applied Forestry*, 8(3): 111-115.
- Hickler T., Vohland K., Feehan J., Miller P.A., Smith B., Costa L., Giesecke T., Fronzek S., Carter T.R., Cramer W., Kühn 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(1): 50 -63.
- Hjältén J., Danell K. & Lundberg P. (1993) Herbivore avoidance by association: vole and hare utilization of woody plants. *Oikos*, 68: 125-131.
- Hoch G., Schopf A. (2001). Effects of *Glyptapanteles liparidis* (Hym.: Braconidae) parasitism, polydnavirus, and venom on development of microsporidia-infected and uninfected *Lymantria dispar* (Lep.: Lymantriidae) larvae. *Journal of Invertebrate Pathology* 77 (1): 37 -43.
- Hoch G., Zubrik M., Novotny J., Schopf A. (2001). The natural enemy complex of the gypsy moth, *Lymantria dispar* (Lep., Lymantriidae) in different phases of its population dynamics in eastern Austria and Slovakia - a comparative study. *Journal of Applied Entomology*, 125 (5): 217-227.
- Hörnberg S. (2001). The relationship between moose (*Alces alces*) browsing utilisation and the occurrence of different forage species in Sweden. *Forest Ecology and Management*, 149(1): 91-102.

- Hynynen J., Repola J., Mielikäinen K. (2011). The effects of species mixture on the growth and yield of mid-rotation mixed stands of Scots pine and silver birch. *Forest Ecology and Management*, 262: 1174–1183.
- Hytönen J., Saarsalmi A. (2009). Long-term biomass production and nutrient uptake of birch, alder and willow plantations on cut-away peatland. *Biomass and Bioenergy*, 33: 1197–1211.
- Iason G.R., Villalba J.J. (2006). Behavioral strategies of mammal herbivores against plant secondary metabolites: The avoidance– tolerance continuum. *Journal of chemical ecology*, 32(6): 1115–1132.
- IPCC (2014). *Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Geneva, IPCC. 1552 pp.
- Jactel H., Goulard M., Menassieu P., Goujon G. (2002). Habitat diversity in forest plantations reduces infestations of the pine stem borer *Dioryctria sylvestrella*. *Journal of Applied Ecology*, 39: 618–628.
- Jactel H., Menassieu P., Vetillard F., Gaulier A., Samalens J.C., Brockerhoff E.G. (2006). Tree species diversity reduces the invasibility of maritime pine stands by the bast scale, *Matsucoccus feytaudi* (Homoptera: Margarodidae). *Canadian Journal of Forest Research*, 36(2): 314–323.
- Jactel H., Nicoll B.C., Branco M., González-Olabarría J.R., Grodzki W., Långström B., Moreira F., Netherer S., Orazio C., Piou D., Santos H., Schelhaas M.J., Tojic K., Vodde F. (2009). The Influences of forest stand management on biotic and abiotic risks of damage. *Annals of Forest Science*, 66(7): 701.
- Jactel H., Perthuisot N., Menassieu P., Raise G., Burban C. (1996). A sampling design for within-tree larval populations of the Maritime pine bast scale, *Matsucoccus feytaudi* (Homoptera: Margarodidae), and the relationship between larval population estimates and male catch in pheromone traps. *The Canadian Entomologist*, 128(6): 1143–1156.
- Jactel H., Brockerhoff E.G. (2007). Tree diversity reduces herbivory by forest insects. *Ecology Letters*, 10: 835–848.
- Jäkel A., Roth M. (2005). Conversion of single-layered Scots pine monocultures into close-to-nature mixed hardwood forests: effects on parasitoid wasps as pest antagonists. *European Journal of Forest Research*, 123(3): 203–212.
- Jalkanen A. (2001). The probability of moose damage at the stand level in southern Finland. *Silva Fennica*, 35: 159–168.

- Jansons Ā., Krišāns O., Jansons J. (2011). Seasonal height growth dynamics of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). *Mežzinātne*, 23(56): 15-24.
- Jõgiste K. (1998). Productivity of mixed stands of Norway spruce and birch affected by population dynamics: a model analysis. *Ecological Modelling*, 106: 77–91.
- Johansson K. (1992). Effects of initial spacing on the stem and branch properties and graded quality of *Picea abies* (L.) karst. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 7(1-4): 503-514.
- Johansson T. (2000). Biomass equations for determining fractions of common and grey alders growing on abandoned farmland and some practical implications. *Biomass and Bioenergy*, 18: 147-159.
- Johansson T. (2003). Mixed stands in Nordic countries—a challenge for the future. *Biomass and Bioenergy*, 24: 365 – 372.
- Jonsson B. (2001). Volume yield to mid-rotation in pure and mixed sown stands of *Pinus sylvestris* and *Picea abies* in Sweden. *Studia Forestalia Suecica*, 211, 19 p.
- Jump J.A. (1938). A study of forking in red pine. *Phytopathology*, 38, 798-811.
- Jung T., Burgess T.I. (2009). Re-evaluation of *Phytophthora citricola* isolates from multiple woody hosts in Europe and North America reveals a new species, *Phytophthora plurivora* sp. nov. *Persoonia*, 22: 95-110.
- Junttila O., Hänninen H. (2012). The minimum temperature for bud burst in *Betula* depends on the state of dormancy. *Tree Physiology*, 32(3): 337–345.
- Kaitaniemi P., Riihimäki J., Koricheva J., Vehviläinen H. (2007). Experimental evidence for associational resistance against the European pine sawfly in mixed tree stands. *Silva Fennica*, 41(2): 259–268.
- Kapur J.N. (1988). *Mathematical Modelling*. New York, New Age International. 259 pp.
- Karlsson M. (2001). Natural regeneration of broadleaved tree species in southern Sweden—effects of silvicultural treatments and seed dispersal from surrounding stands. PhD thesis, Southern Swedish Forest Research Centre, Swedish University of Agricultural Sciences, Alnarp.
- Karlsson M., Nilsson U., Örlander G. (2002). Natural regeneration in clearcuts: effects of scarification, slash removal and clear-cut age. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 17(2): 131-138.
- Kellomäki S., Wang K. Y., Lemettinen M. (2000). Controlled environment chambers for investigating tree response to elevated CO<sub>2</sub> and temperature under boreal conditions. *Photosynthetica*, 38(1): 69-81.

- Kilpeläinen A., Peltola H., Ryyppö A., Kellomäki S. (2005). Scots pine responses to elevated temperature and carbon dioxide concentration: growth and wood properties. *Tree Physiology*, 25: 75–83.
- Klang F., Ekö P.M. (1999). Tree properties and yield of *Picea abies* planted in shelterwoods. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 14(3): 262-269.
- Knoke T., Seifert T. (2008). Integrating selected ecological effects of mixed European beech–Norway spruce stands in bioeconomic modelling. *Ecological Modelling*, 210: 487–498.
- Knoke T., Stimm B., Ammer C., Moog M. (2005). Mixed forests reconsidered: a forest economics contribution on an ecological concept. *Forest Ecology and Management*, 213: 102–116.
- Knoke T., Ammer C., Stimm B., Mosandl R. (2008). Admixing broadleaved to coniferous tree species: a review on yield, ecological stability and economics. *European Journal of Forest Research*, 127: 89–101.
- Knoke T., Wurm J. (2006). Mixed forests and a flexible harvest policy: a problem for conventional risk analysis? *European Journal of Forest Research*, 125: 303–315
- Kolari P., Lappalainen H.K., Hänninen H., Hari P. (2007). Relationship between temperature and the seasonal course of photosynthesis in Scots pine at northern timberline and in southern boreal zone. *Tellus B*, 59(3): 542-552.
- Koshio C. (1996). Pre-ovipositional behaviour of the female gypsy moth, *Lymantria dispar* L. (Lepidoptera, Lymantriidae). *Applied Entomology and Zoology* 31 (1): 1–10.
- Koski V., Tallqvist R. (1978). Tuloksia monivuotisista kukinnan ja siemensadon määrän mittauksista metsäpuilla [Results of long-time measurements of the quantity of flowering and seed crop of forest trees]. *Folia Forestalia*, 364: 1-60. (in Finnish with English summary).
- Krišāns O., Kalniņš J., Puriņš M., Jansons Ā., 2015. Nokrišņu sadalījuma izmaiņu ietekme uz parastās egles stādu augšanu. *Mežzinātne* 29, 84-98.
- Kurota H. (2004). Overwintering Strategies Depending on High Cold Hardiness in Nondiapause Stages in *Bruchidius dorsalis* (Coleoptera: Bruchidae). *Environmental Entomology* 33 (5): 1163-1168.
- LaMarche V.C., Fritts H. (1972). Tree-rings and sunspot numbers. *Tree-ring Bulletin*, 32: 13–33.
- Laubhann D., Sterba H., Reinds J.G., Vries W.D. (2009). The impact of atmospheric deposition and climate on forest growth in European monitoring plots: An individual tree growth model. *Forest Ecology and Management*, 258: 1751–1761.



- Lauva D., Grīnfelde I., Veinbergs A. (2012). The annual variation of the shallow groundwater levels by diverse climate scenarios in Latvia. BALWOIS. Ohrid, Republic of Macedonia, 28 May, 2 June
- le Maire G., Nouvellon Y., Christina M., Ponzoni F.J., Gonçalves J.L.M., Bouillet J.P., Laclau J.P. (2013). Tree and stand light use efficiencies over a full rotation of single- and mixed-species *Eucalyptus grandis* and *Acacia mangium* plantations. *Forest Ecology and Management*, 288: 31–42.
- Lebourgeois F. (2000). Climatic signals in earlywood, latewood and total ring width of Corsican pine from western France. *Annals of Forest Science*, 57: 155–164.
- Leinonen I. (1996). Dependence of dormancy release on temperature in different origins of *Pinus sylvestris* and *Betula pendula* seedlings. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 11(1-4): 122-128.
- Li C., Junttila O., Ernsten A., Heino P., Palva E.T. (2003). Photoperiodic control of growth, cold acclimation and dormancy development in silver birch (*Betula pendula*) ecotypes. *Physiologia Plantarum*, 117(2): 206-212.
- Liepa I., Mauriņš A., Vimba E. (1991). Ekoloģija un dabas aizsardzība. Autekoloģija. Rīga, Zvaigzne. 101. lpp.
- Lilleleht A. (2011). Analysis of the response of stand volume growth to species composition in Estonian pine dominated mixed forests. In: Pötzelsberg E., Mäkelä A., Mohren G., Palahí M., Tomé M., Hasenauer H. (eds.). *Modelling Forest Ecosystems – Concepts, Data and Application. Proceedings, COST FP0603 Spring School, May 9th – 13th, 2011, Kaprun, Austria*, 89.-94.
- Lindén M. (2003). Increment and yield in mixed stands with Norway spruce in Southern Sweden. PhD thesis, Southern Swedish Forest Research Centre, Swedish University of Agricultural Sciences, Alnarp.
- Lindén M., Agestam E. (2003). Increment and yield in mixed and monoculture stands of *Pinus sylvestris* and *Picea abies* based on an experiment in southern Sweden. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 18: 155–162.
- Lindén M., Vollbrecht G. (2002). Sensitivity of *Picea abies* to butt rot in pure stands and in mixed stands with *Pinus sylvestris* in southern Sweden. *Silva Fennica*, 36(4): 767–778.
- Lindner M., Maroschek M., Netherer S., Kremer A., Barbati A., Garcia-Gonzalo J., Seidl R., Delzon S., Corona P., Kolström M., Lexer M.J., Marchetti M. (2010). Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. *Forest Ecology and Management*, 259(4): 698-709.

- Little C.H.A., Macdonald J.E. (2003). Effects of exogenous gibberellin and auxin on shoot elongation and vegetative bud development in seedlings of *Pinus sylvestris* and *Picea glauca*. *Tree Physiology*, 23(2): 73–83.
- Lukašova K., Vrana J. (2014). Parasitoids of *Lymantria dispar* and their influence on population dynamics in central Europe: a review. *Zpravy Lesnického Výzkumu*, 59 (4): 225-233.
- Mäkelä A., Hari P., Berninger F., Hänninen H., Nikinmaa E. (2004). Acclimation of photosynthetic capacity in Scots pine to the annual cycle of temperature. *Tree Physiology*, 24(4), 369-376.
- Mann M.E., Zhang Z., Hughes M.K., Bradley R.S., Miller S.K., Rutherford S., Ni F. (2008). Proxy-based reconstructions of hemispheric and global surface temperature variations over the past two millennia. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105 (36): 13252-13257.
- Månsson J., Andrén H., Pehrson Å., Berström R. (2007b). Moose browsing and forage availability: a scale-dependent relationship? *Canadian Journal of Zoology*, 85(3): 372-380.
- Månsson J., Kalén C., Kjellander P., Andrén H., Smith H. (2007a). Quantitative estimates of tree species selectivity by moose (*Alces alces*) in a forest landscape. *Scandinavian Journal of Forest Research* 22(5): 407-414.
- Mård H. (1996). The influence of a birch shelter (*Betula spp*) on the growth of young stands of *Picea abies*. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 11: 343-350.
- Masler E.P., Bell R.A., Thyagaraja B.S., Kelly T.J., Borkovec A.B. (1991). Prothoracicotropic hormone — like activity in the embryonated eggs of gypsy moth, *Lymantria dispar* (L.). *Journal of Comparative Physiology*, 161 (1): 37-41.
- Mason W.L., Alía R. (2000). Current and future status Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) forests in Europe. *Invest. Agr.: Sist. Recur. For.: Fuera de Serie* n.o 1-2000, 317-333.
- Matisons R., Brūmelis G. (2012). Influence of climate on tree-ring and earlywood vessel formation in *Quercus robur* in Latvia. *Trees*, 26(4): 1251–1266.
- Matisons R., Elferts D., Brūmelis G. (2012). Changes in climatic signals of English oak tree-ring width and cross-section area of earlywood vessels in Latvia during the period 1900–2009. *Forest Ecology and Management*, 279: 33–44.
- Mattila U., Jalkanen R., Nikula A. (2001). The effects of forest structure and site characteristics on probability of pine twisting rust damage in young Scots pine stands. *Forest Ecology and Management* 142: 89-97.

- McCabe R.A., Labisky R.F. (1959). Leader forking of red and white pines in plantations. *Journal of Forestry*, 57(2): 94-97.
- Mielikäinen K. (1980). Manty-koivusekametsikoiden rakenne ja kehitys [Structure and development of mixed pine/birch stands]. *Communicationes Instituti Forestalis Fenniae*, 99(3): 1-82. (in Finnish with English summary).
- Mielikäinen K. (1985). Koivusekoituksen Vaikutus Kuusikon Rakenteeseen ja kehitykseen [Effect of an admixture of birch on the structure and development of Norway spruce stands]. *Communicationes Instituti Forestalis Fenniae*, 113: 1-79. (in Finnish with English summary).
- Miina J., Pukkala T. (2000). Using numerical optimization for specifying individual-tree competition models. *Forest Science-Washington*, 46(2): 277-283.
- Milligan H.T., Koricheva J. (2013). Effects of tree species richness and composition on moose winter browsing damage and foraging selectivity: an experimental study. *Journal of Animal Ecology*, 82: 739–748.
- Möykkynen T., Pukkala T. (2011). Effect of planting Scots pine around Norway spruce stumps on the spread of *Heterobasidion* coll. *Forest Pathology*, 41(3): 212-220.
- Murray M. B., Cannell M.G.R., Smith R.I. (1989). Date of bud burst of fifteen tree species in Britain following climatic warming. *Journal of Applied Ecology*, 26(2): 693–700.
- Myers J.H., Malakar R., Cory J.S. (2000). Sublethal nucleopolyhedrovirus infection effects on female pupal weight, egg mass size, and vertical transmission in gypsy moth (Lepidoptera: Lymantriidae). *Environmental Entomology* 29 (6): 1268–1272.
- Myking T. (1999). Winter dormancy release and bud burst in *Betula pendula* Roth. and *B. pubescens* Ehrh. ecotypes. *Phyton*, 39(4): 139–146.
- Mysterud A. (1998). The relative roles of body size and feeding type on activity time of temperate ruminants. *Oecologia*, 113: 442–446.
- Narang N., Herard F., Dougherty E.M., Chen K., Vega F.E. (2001). A gypsy moth (*Lymantria dispar*, Lepidoptera: Lymantriidae) multinucleocapsid nuclear polyhedrosis virus from France: comparison with a North American and a Korean strain. *European Journal of Entomology* 98: 189–194.
- Neimane U., Zadina M., Sisenis L., Dzerina, B., Pobiarsens, A. (2015) Influence of lammas shoots on productivity of Norway spruce in Latvia. *Agronomy Research*, 13(2): 354–360.

- Niemistö P. (1995). Influence of initial spacing and row-to-row distance on the crown and branch properties and taper of silver birch (*Betula pendula*). *Scandinavian Journal of Forest Research*, 10(1-4): 235-244.
- Nilsson U., Orlander G., Karlsson M. (2006). Establishing mixed forests in Sweden by combining planting and natural regeneration—Effects of shelterwoods and scarification. *Forest Ecology and Management*, 237: 301–311.
- Norby R., Edwards N., Riggs J., Abner C., Wullschlegel S., Gunderson C. (1997). Temperature-controlled open-top chambers for global change research. *Global Change Biology*, 3(3): 259-267.
- Nouvellon, Y., Laclau J.P., Epron D., le Maire G., Bonnefond J.M., Gonçalves J.L.M., Bouillet J.P. (2012). Production and carbon allocation in monocultures and mixed-species plantations of *Eucalyptus grandis* and *Acacia mangium* in Brazil. *Tree Physiology*, 32: 680–695.
- Oberhuber W., Kofler W., Pfeifer K., Seeber A., Gruber A., Wieser G. (2008). Long-term changes in tree-ring–climate relationships at Mt. Patscherkofel (Tyrol, Austria) since the mid-1980s. *Trees-Structure and Function*, 22: 31–40.
- Ohlemüller R., Gritti E.S., Sykes M.T., Thomas C.D. (2006). Towards European climate risk surfaces: the extent and distribution of analogous and non-analogous climates 1931–2100. *Global ecology and biogeography*, 15(4): 395- 405.
- Oliver C.D., Larson B.C. (1990). *Forest Stand Dynamics*. McGraw-Hill, New York. 467 p.
- Overbeck M., Schmidt M. (2012). Modelling infestation risk of Norway spruce by *Ips typographus* (L.) in the Lower Saxon Harz Mountains (Germany). *Forest Ecology and Management*, 266: 115–125.
- Pallardy S.G. (2008a). *Physiology of woody plants*. Chapter 5: Photosynthesis. Academic Press, San Diego, 454 p.
- Pallardy S.G. (2008b). *Physiology of woody plants*. Chapter 3: Vegetative Growth. Academic Press, San Diego, 454 p.
- Paschke M.W., Dawson J.O., David M.B. (1989). Soil nitrogen mineralization in plantations of *Juglans nigra* interplanted with actinorhizal *Elaeagnus umbellata* or *Alnus glutinosa*. *Plant Soil*, 118: 33–42.
- Pautasso M., Holdenrieder O., Stenlid J. (2005). Susceptibility to fungal pathogens of forests differing in tree diversity. In: Scherer- Lorenzen M., Körner C., Schulze E.-D. (eds.). *Forest diversity and function, temperate and boreal systems, ecological studies* 176: 263–289.

- Paquette A., Messier C. (2011). The effect of biodiversity on tree productivity: from temperate to boreal forests. *Global Ecology and Biogeography*, 20(1): 170–180.
- Peel M.C., Finlayson B.L., McMahon T.A. (2007). Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrology and Earth System Sciences Discussions*, 4(2): 439-473.
- Peri T., Korhonen K., Sairanen A. (1990). Occurrence of *Heterobasidion annosum* in pure and mixed spruce stands in Southern Finland. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 5(1-4): 113-125.
- Petchey O.L., Gaston K.J. (2002). Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecol Lett* 5:402–411.
- Peterson A.T., Williams R., Chen G. (2007). Modeled global invasive potential of Asian gypsy moths, *Lymantria dispar*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 125: 39–44.
- Pilarska D., McManus M., Pilarski P., Georgiev G., Mirchev P., Linde A. (2006). Monitoring the establishment and prevalence of the fungal entomopathogen *Entomophaga maimaiga* in two *Lymantria dispar* L. populations in Bulgaria. *Journal of Pest Science*, 79: 63–67.
- Pretzsch H. (2003). The elasticity of growth in pure and mixed stands of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) and common beech (*Fagus sylvatica* L.). *Journal of Forest Science*, 49(11): 491–501.
- Pretzsch H. (2005). Diversity and Productivity in forests: evidence from long-term experimental plots. SchererLorenzen M., Körner C., Schulze E.D. (eds.). *Forest diversity and function*. Springer, Berlin, Heidelberg, 41–64.
- Pretzsch H., Block J., Dieler J., Dong P.H., Kohnle U., Nagel J., Spellmann H., Zingg A. (2010). Norway spruce and European beech along an ecological gradient. *Annals of Forest Science*, 67: 712.
- Pretzsch H., Schütze G. (2009). Transgressive overyielding in mixed compared with pure stands of Norway spruce and European beech in Central Europe: evidence on stand level and explanation on individual tree level. *European Journal of Forest Research*, 128: 183–204.
- Price P.W. (1997). *Insect ecology*, 3rd edition. *Blackwell Publishing Ltd*. 888 p.
- Pukkala T., Miina J. (1997). A method for stochastic multi-objective optimization of stand management. *Forest Ecology and Management*, 98(2): 189-203.
- Pukkala T., Miina J., Kurttila M., Kolström T. (1997). A spatial yield model for optimizing the thinning regime of mixed stand of *Pinus sylvestris* and *Picea abies*. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 13(1-4): 31-42.

- Pukkala T., Möykkynen T., Thor M., Rönnerberg J., Stenlid J. (2005). Modeling infection and spread of *Heterobasidion annosum* in even-aged Fennoscandian conifer stands. *Canadian Journal of Forest Research*, 35(1): 74-84.
- Pukkala T., Vettenranta J., Kolström T., Miina J. (1994). Productivity of mixed stands of *Pinus sylvestris* and *Picea abies*. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 9: 143-153.
- Quicke D.L.J. (2015). The braconid and ichneumonid parasitoid wasps: biology, systematics, evolution and ecology. *Blackwell Publishing Ltd*. 704 p.
- Rautio P., Kesti K., Bergvall U.A., Tuomi J., Leimar O. (2008). Spatial scales of foraging in fallow deer: Implications for associational effects in plant defences. *Acta Oecologica*, 34(1): 12-20.
- Reilly J.R., Hajek A.E. (2008). Density-dependent resistance of the gypsy moth *Lymantria dispar* to its nucleopolyhedrovirus, and the consequences for population dynamics. *Oecologia*, 154 (4): 691-701.
- Richardson E.A., Seeley S.D., Walker, R.D. (1974). A model for estimating the completion of rest for Red Haven and Elberta peach. *HortScience*, 9, 331–332.
- Riihimäki J., Kaitaniemi P., Koricheva J., Vehviläinen H. (2005). Testing the enemies hypothesis in forest stands: the important role of tree species composition. *Oecologia*, 142: 90-97.
- Riihimäki J., Vehviläinen H., Kaitaniemi P., Koricheva J. (2006). Host tree architecture mediates the effect of predators on herbivore survival. *Ecological Entomology*, 31(3): 227-235.
- Romberger J.A. (1963). Meristems, growth, and development in woody plants: An analytical review of anatomical, physiological, and morphogenic aspects. US Government Printing Office, 1293.
- Root R.B. (1973). Organisation of a plant–arthropod association in simple and diverse habitats: the fauna of collards (*Brassica oleraceae*). *Ecological Monographs*, 43: 94–125.
- Rossi S., Deslauriers A., Gričar J., Seo J.W., Rathgeber C.B., Anfodillo T., Morin H., Levanic T., Oven P., Jalkanen, R. (2008). Critical temperatures for xylogenesis in conifers of cold climates. *Global Ecology and Biogeography*, 17(6): 696-707.
- Rousi M., Heinonen J., (2007). Temperature sum accumulation effects on within-population variation and long-term trends in date of bud burst of European white birch (*Betula pendula*). *Tree Physiology*, 27(7): 1019-1025.
- Russel E.P. (1989). Enemies hypothesis: a review of the effect of vegetational diversity on predatory insects and parasitoids. *Environmental Entomology*, 18: 590–599.

- Sanford J.L., Barski S.A., Seen C.M., Dickens J.C., Shields V.D.C. (2014). Neurophysiological and behavioral responses of gypsy moth larvae to insect repellents: DEET, IR3535, and picaridin. *PLoS ONE* 9(6): e99924. doi:10.1371/journal.pone.0099924
- Santini A., Faccoli M. (2015). Dutch elm disease and elm bark beetles: a century of association. *iForest*, 8: 126-134.
- Sarvas R. (1972). Investigations on the annual cycle of development of forest trees. Active period. *Metsantutkimuslaitoksen Julkaisuja*, 76(3): 110 pp.
- Scherer-Lorenzen M., Potvin C., Koricheva J., Schmid B., Hector A., Bornik Z., Reynolds G., Schulze E.D. (2005). The design of experimental tree plantations for functional biodiversity research. In: Scherer-Lorenzen M., Körner C., Schulze E.D. (eds.). *Forest Diversity and Function*. Springer Berlin Heidelberg, 347-376.
- Scherer-Lorenzen M., Schulze E.D., Don A., Schumacher J., Weller E. (2007). Exploring the functional significance of forest diversity: a new long-term experiment with temperate tree species (BIOTREE). *Perspectives in Plant Ecology. Evolution and Systematics*, 9(2): 53-70.
- Scherer-Lorenzen M., Körner C., Schulze E.D. (2010). The functional significance of forest diversity: a synthesis. In: Scherer-Lorenzen, M., Körner, C., Schulze, E.D. (eds). *Forest diversity and function: Temperate and boreal systems*, 76. Springer, Berlin, Heidelberg, New York, 377-389.
- Schlyter P., Stjernquist I., Bärning L., Jönsson A.M., Nilsson C. (2006). Assessment of the impacts of climate change and weather extremes on boreal forests in northern Europe, focusing on Norway spruce. *Climate Research*, 31: 75–84.
- Schmidtling R.C. (1994). Use of provenance tests to predict response to climate change: loblolly pine and Norway spruce. *Tree physiology*, 14(7-8-9): 805-817.
- Schweingruber F.H. (1992). Dendrochronological information in pointer years and abrupt growth changes. In: Cook E.R., Kairiukstis L.A. (eds.), *Methods of dendrochronology: application in the environmental sciences*. Dordrecht, Kluwer Academic Publishers, pp. 277–284.
- Schweingruber F.H. (1996). *Tree rings and environment—dendroecology*. Berlin, Paul Haupt Verlag. 609 pp.
- Seo J.W., Eckstein D., Jalkanen R., Rickebusch S., Schmitt U. (2008). Estimating the onset of cambial activity in Scots pine in northern Finland by means of the heat-sum approach. *Tree Physiology*, 28(1): 105-112.

- Setiawan N.N., Vanhellemont M., Baeten L., Dillen M., Verheyen K. (2014). The effects of local neighbourhood diversity on pest and disease damage of trees in a young experimental forest. *Forest Ecology and Management*, 334: 1–9.
- Sharov A.A., Pijanowski B.C., Liebhold A.M., Gage S.H. (1999). What affects the rate of gypsy moth (Lepidoptera: Lymantriidae) spread: winter temperature or forest susceptibility? *Agricultural and Forest Entomology*, 1: 37–45.
- Simberloff D. (2000). Global climate change and introduced species in United States forests. *The Science of Total Environment. Knoxville*: 253–261.
- Smitley D., Andresen J., Priest R., Mech R., McCullough D. (1998). Winter mortality of gypsy moth (Lepidoptera: Lymantriidae) eggs in Michigan. *Environmental Entomology*, 27 (3): 700–708.
- Søgaard G., Fløistad I.S., Granhus A., Hanssen K.H., Kvaalen H., Skrøppa T., Steffenrem A. (2011). Lammas shoots in spruce - occurrence, genetics and climate. Forest management and silviculture in the north - balancing future needs, Book of abstracts for the conference.
- Sobek S., Scherber C., Steffan-Dewenter I., Tscharntke T. (2009). Sapling herbivory, invertebrate herbivores and predators across a natural tree diversity gradient in Germany's largest connected deciduous forest. *Oecologia*, 160: 279–288.
- Sokal R.R., Rohlf F.J. (1995). *Biometry*, third ed. New York, Freeman and Company. 887 pp.
- Solter L.F., Hajek A.E. (2009). Control of gypsy moth, *Lymantria dispar*, in North America since 1878. *Progress in Biological Control*, 6 (4): 181–212.
- Somviele de B., Lyytikäinen-Saarenmaa P., Niemela P. (2004). Sawfly (Hym., Diprionidae) outbreaks on Scots pine: effect of stand structure, site quality and relative tree position on defoliation intensity. *Forest Ecology and Management*, 194: 305–317.
- Spiecker H. (2003). Silvicultural management in maintaining biodiversity and resistance of forests in Europe—temperate zone. *Journal of Environmental Management*, 67: 55–65.
- Stoyenoff J.L., Witter J.A., Montgomery M.E., Chilcote C.A. (1994). Effects of host switching on gypsy moth (*Lymantria dispar* (L.)) under field conditions. *Oecologia*, 97 (2): 143–157.
- Straigyte L., Baliuckas V. (2015) Spread intensity and invasiveness of sycamore maple (*Acer pseudoplatanus* L.) in Lithuanian forests. *iForest – Biogeosciences and Forestry*, 8: 693–699.
- Stueve K.M., Perry C.H., Nelson M.D., Healey S.P., Hill A.D., Moisen G.G., Cohen W.B., Gormanson D.D., Huang C. (2011). Ecological importance of intermediate windstorms rivals large, infrequent disturbances in the northern Great Lakes. *Ecosphere*, 2(1): 1–21.



- Tahvanainen J.O., Root R.B. (1972). The influence of vegetational diversity on the population ecology of a specialized herbivore, *Phyllotreta cruciferae* (Coleoptera: Chrysomelidae). *Oecologia*, 10: 321–346.
- Tamminen P. (1985). Butt-rot in Norway spruce in southern Finland. Finnish Forest Research Institute. 52 p.
- Telewski F. W., Swanson R. T., Strain B. R., Burns J. M. (1999). Wood properties and ring width responses to long-term atmospheric CO<sub>2</sub> enrichment in field-grown loblolly pine (*Pinus taeda* L.). *Plant, Cell and Environment*, 22: 213–219.
- Telfer E.S. (1981). Browse inventories: techniques and evaluation. In: Miller F.L., Gunn A., Hieb S.R. (eds). *Proceedings of the symposium on census and inventory methods for population and habitats*. Forest, Wildlife and Range Experiment Station, University of Idaho, Moscow, Idaho, USA, 67-82.
- Tham Å. (1988). Yield prediction after heavy thinning of birch in mixed stands of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) and birch (*Betula pendula* Roth and *Betula pubescens* Ehrh.). Report 33, Swedish University of Agricultural Sciences, Department of Forest Yield Research, 36 p.
- Tham Å. (1994). Crop plans and yield predictions for Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) and birch (*Betula pendula* Roth & *Betula pubescens* Ehrh.) mixtures. *Studia Forestalia Suecica*, 195: 1-21.
- Thelin G., Rosengren U., Callesen I., Ingerslev M. (2002). The nutrient status of Norway spruce in pure and in mixed-species stands. *Forest Ecology and Management*, 160: 115–125.
- Thor M., Arlinger J.D., Stenlid J. (2006). *Heterobasidion annosum* root rot in *Picea abies*: Modelling economic outcomes of stump treatment in Scandinavian coniferous forests. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 21: 414-423.
- Thor M., Ståhl G., Stenlid J. (2005). Modelling root rot incidence in Sweden using tree, site and stand variables. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 20(2): 165-176.
- Thorpe K.W., Tatman K.M., Sellers P., Webb R.E., Ridgway R.L. (1995). Management of gypsy moths using sticky trunk barriers and larval removal. *Journal of Arboriculture*, 21 (2): 69–76.
- Tisdale R.A., Sappington T.W. (2001). Realized and potential fecundity, egg fertility, and longevity of laboratory-reared female beet armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) under different adult diet regimes. *Annual Entomology*, 94 (3): 415–419.

- Tjoelker M.G., Oleksyn J., Reich P.B. (1998). Seedlings of five boreal tree species differ in acclimation of net photosynthesis to elevated CO<sub>2</sub> and temperature. *Tree physiology*, 18(11): 715-726.
- Tong L., Chun-xiang H., Guo-cai Z., Zhan-shan H., Lian-jie Z., Jing-mei W., Jin-hua Z. (2000). Life circle and bionomics of *Lymantria dispar* L. *Journal of Forestry Research* 11 (4): 255–258.
- Urban J., Bednářová E., Plichta R., Gryc V., Vavrčík H., Hacura J., Kučera J. (2014). Links between phenology and ecophysiology in a European beech forest. *iForest-Biogeosciences and Forestry*, 8: 438-447.
- Väisänen H., Kellomäki S., Oker-Blom P., Valtonen E. (1989). Structural development of *Pinus sylvestris* stands with varying initial density: A preliminary model for quality of sawn timber as affected by silvicultural measures. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 4(1-4): 223-238.
- Valinger E., Fridman J. (2011). Factors affecting the probability of windthrow at stand level as a result of Gudrun winter storm in southern Sweden. *Forest Ecology and Management*, 262(3): 398–403.
- Valkonen S., Ruuska J. (2003). Effect of *Betula pendula* admixture on tree growth and branch diameter in young *Pinus sylvestris* stands in Southern Finland. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 18(5): 416-426.
- Vegis A. (1964) Dormancy in higher plants. *Annual Review of Plant Physiology*, 15(1): 185–224.
- Vehviläinen H., Koricheva J. (2006). Moose and vole browsing patterns in experimentally assembled pure and mixed forest stands. *Ecography*, 29: 497-506.
- Vehviläinen H., Koricheva J., Ruohomäki K. (2007). Tree species diversity influences herbivore abundance and damage: meta-analysis of long-term forest experiments. *Oecologia*, 152(2): 287-298.
- Vehviläinen H., Koricheva J., Ruohomäki K. (2008). Effects of stand tree species composition and diversity on abundance of predatory arthropods. *Oikos*, 117: 935-943.
- Vehviläinen H., Koricheva J., Ruohomäki K., Johansson T., Valkonen S. (2006). Effects of tree stand species composition on insect herbivory of silver birch in boreal forests. *Basic and Applied Ecology*, 7: 1—11.
- Verheyen K., Vanhellefont M., Auge H., Baeten L., Baraloto C., Barsoum N., Bilodeau-Gauthier S., Bruelheide H., Castagneyrol B., Godbold D., Haase J., Hector A., Jactel H., Koricheva J., Loreau M., Mereu S., Messier C., Muys B., Nolet P., Paquette A., Parker J., Perring M., Ponette Q., Potvin C., Reich P., Smith A., Weih M., Scherer-Lorenzen

- M. (2016). Contributions of a global network of tree diversity experiments to sustainable forest plantations. *Ambio*, 45(1): 29-41.
- Villemant C., Ramzi H. (1996). Predators of *Lymantria dispar* (Lep. lymantriidae) egg masses: Spatio-temporal variation of their impact during the 1988–89 pest generation in the mamora cork oak forest (Morocco). *BioControl. Springer Netherlands*, 40: 441–456.
- Wackernagel H. (1995). Multivariate Geostatistics. Springer, Berlin, Germany. 386 p.
- Way D.A., Oren R. (2010). Differential responses to changes in growth temperature between trees from different functional groups and biomes: a review and synthesis of data. *Tree Physiology*, 30(6): 669-688.
- Wjanberg E., Bernstein C., van Alpen J. (2007). Behavioural ecology of insect parasitoids: from theoretical approaches to field applications. *Blackwell Publishing Ltd*. 464 p.
- Wjanberg E., Colazza S. (2013). Chemical ecology of insect parasitoids. *Blackwell Publishing Ltd*. 328 p.
- Worner S.P., Gevrey M. (2006). Modelling global insect pest species assemblages to determine risk of invasion. *Journal of Applied Ecology*, 43: 858–867.
- Yamamura K., Kiritani K. (1998). A simple method to estimate the potential increase in the number of generations under global warming in temperate zones. *Applied Entomology and Zoology* (33): 289-298.
- Zālītis P. (2006). Mežkopības priekšnosacījumi. Rīga, “Et cetera”. 219 lpp.
- Zeng H., Garcia-Gonzalo J., Peltola H., Kellomäki S. (2010). The effect of forest structure on the risk of wind damage at a landscape level in a boreal forest ecosystem. *Annals of Forest Science*, 67: 111-119.
- Zolubas G. (2001). Gypsy moth parasitoids in the declining outbreak in Lithuania. *Journal of Applied Entomology. Blackwell Publishing*, 125 (5): 229–234.
- Боголюбов А.С., Кравченко М.В. (2002). Определитель насекомых-вредителей лесных древесных пород России. *Экосистема. Москва.*  
<http://www.ecosystema.ru/08nature/insects/> - apskatīts: 10.11.2015.
- Воробьев Г.И. (1985). Лесная энциклопедия. Советская энциклопедия. *Москва*. 563 с.
- Мамаев Б.М. (1977). Биология насекомых - разрушителей древесины. *Всесоюзный институт научной и технической информации. серия „Итоги науки и техники - энтомология”*. Москва. т.3. 213 с.

### **Characteristics influencing propagation of dendrophagous insects in relation to possible climate change scenarios in Baltic region**

**Ingars Siliņš\*, Agnis Šmits and Āris Jansons**

*Latvian State Forest Research Institute "Silava" Rigas street 111, Salaspils, LV 2169, Latvia*

*\* Corresponding author – Ingars Siliņš [ingars.silins@gmail.com], +371 26542086*

#### **Introduction**

Mass outbreaks of dendrophagous insects is an integral problem of forestry nowadays which substantially impacts the economy of the state (Schönrogge and Crawley 2000, Stireman et al. 2005, Wilson et al. 2005). Potentially invasive species also cause threat for forest ecosystems and the risk of invasion is increased by the international modern communications (Niemela and Mattson 1996, Menu et al. 2000, Petzoldt 2002, Robinson 2005). Nevertheless, historical data of breeding of dendrophages have helped to find out that frequency of their outbreaks increase in the course of time and they have a close connection with global climate changes (Fleming and Volney 1995, Stireman et al. 2005, Hance et al. 2007, Kollár et al. 2009). First news about excessive outbreaks of pests date back to 18th century but they are still considered to be too negligible regarding the long historical period before (Stireman et al. 2005, Wilson et al. 2005, Hance et al. 2007, Moraal et al. 2010, Westra et al. 2013).

Most of species of scolytid bark beetles, weevils and other wood-boring beetles, leaf miners and moths are typical with clear breeding cycles which repeat periodically in the course of time independent of their area. It has to be pointed out that the cycles of these insects have a definite rest period between outbreaks therefore breedings become provisionally predictable (Brockhoff et al. 2006, IPCC 2007 data, Estay et al. 2008). However, some defoliator species have extensive epizootic outbreaks driven by sudden regional meteorological changes (Berryman 1996; Battisti 2008). Biological relations between delayed responses of parasitoids to propagation of host organisms in connection with specific seasonal conditions are not completely clear (Ford and Shaw 1991, Hill et al. 1999, Ashworth 2001, Allard et al. 2003, Wilson et al. 2005, Schroeder 2008, Kollár et al. 2009).

The aim of this review is to summarize information about possible responses of populations of aggressive pest species in the temperate zone to different climate change scenarios.

## Methods

In order to predict possible outbreaks of most harmful dendrophagous pest species to forests in Latvia information for meta-analysis was selected in two phases:

Firstly, we selected 36 forest pest species with vast and frequent outbreaks and with high ecological compatibility with our forest ecosystems for detailed analyses (see tables 1, 2, 3 – No 1 till 36). All the selected species had cyclic population dynamics and frequent outbreaks in Central and Northern Europe. Non-native quarantine species, which inhabit climatic regions similar to Latvia, were also added to meta-analysis (see tables 1, 2, 3 – No 36 till 44). Specific parasitoids and pathogens of selected pests were analysed in order to predict their impact to dendrophagous pests in climate change scenarios.

Secondly, several climatic criteria were chosen in order to forecast possible pest adaptation to climate of Latvia in accordance with IPCC 2007 and Uldis Bethers' (data for Latvia) scenario.

1. „Heat following” temperature (HFT) in summer during May – September (which is observed as optimum of five months for the development of species of forest insects during the summer period) calculated between average and maximum temperatures in this period (Hance et al. 2007, Lynn 2009, Singh and Satyanarayana 2009, Moretti et al. 2010, Venette and Abrahamson 2010) - 24,4 °C estimated. As HFT is often distributed before summer temperature peaks and frequently dispersed during summer period in Latvia, we considered to use it as an „anchor” predicting scenario of outbreak of insects as most of our selected dendrophagous pests were observed as well adapted to inhabit regions with HFT 24,4 °C. The greater is the positive residual between specific optimal reproductive temperature for the pest or parasitoid and HFT values, the further in time is a possibility of predicted regular outbreaks of pests.
2. Optimal temperatures for reproduction of dendrophagous pests (hosts), parasitoids and pathogens (observed according to internet resources and information in scientific literature - see tables 1, 2, 3).
3. Critical periods of rainfall and drought in summer and endurance of frost in winter of dendrophagous pests (hosts) and parasitoids, which affects at least 50% mortality of both organisms, according to information in literature (see tables 1, 2, 3). It should be added that assessment of impact of critical periods of rainfall and drought in summer was chosen differently (survival of preimaginal stages of pests and imago of their parasitoids) as both organisms are in exact „reverse” developmental stages in the same period in summer (Brockerhoff et al. 2006).

4. Optimal time period for the development of pests (hosts) and parasitoids using the future changes of the main vegetation periods (by using U. Bethers' scenarios).
5. Pest (host) and parasitoid organisms grouped by different invasion risks. We considered to use 3-grade invasion indicators which characterized as „potentially invasive”, „newly invaded” and „native” (or historical) species.

Arrangement of obtained data and statistics applied by using *MS Excel*. Average optimal reproduction temperatures of both reviewed organism groups (pests and parasitoids) were calculated from total values (see tables 1, 2, 3) and compared. Optimal reproduction temperatures for reviewed pathogens were compared with IPCC 2007 temperature increase scenarios. Besides, optimal development times for reproduction of all reviewed organisms was compared with U. Bethers' provided vegetation period change scenarios to find out their biological compatibility with local climate change in future. As well regression analysis between frost endurance, optimal vegetation and critical drought periods of pests and their parasitoids was performed to understand if there are differences to possible adaptation abilities between both organisms.

## Results

Examining the results, a significant difference was found between optimal temperatures for reproduction of dendrophagous pests (hosts) and parasitoids. Most of dendrophagous insects reach maximum number of offspring at average 26.1 °C (Figure 1, A), meanwhile parasitoids – at 22.7 °C (Figure 1, B).

Deduction of HFT from optimal temperatures for reproduction of pests and parasitoids leaded to residuals which indicate necessary increase of temperature for urgent outbreak cases allowing species to reach exceeded ecological capacity. Negative residuals indicate that climatic conditions are already above optimum for breeding and the species is adapting itself to new conditions with possibly reduced number of offspring. Neutral values (0) between HFT and optimal reproduction temperatures correspond with HFT 24.4 °C. Considering 3 IPCC 2007 scenarios (A2, A1B and B1 – see Figure 3), results prove that more than ½ of pest species (in row starting from *A. ambiens*) will be able to excessively breed according to B1 scenario (but species in row to *L. dispar* – in the near future, which according to U. Bethers' scenarios, is year 2021 – 2050) (Figure 2, A).

Relatively more pest species reach critical outbreak limits under A1 and A1B scenarios, as well as under Bethers' temperature increase scenarios (Figures 3 and 4), including species with positive residual 2.5 – 4 °C (Figure 2, A) which is more than 18 significant pest species. In addition, such species as *Fenusa dohrnii*, *Agrilus planipennis*, *Hylobius abietis*, *Agelastica*

*alni* will reach intensity of breeding in more than next 100 years which can be explained by relatively high residual values exceeding 4 °C. Increase of temperatures by 4 °C is also predicted in U. Bethers' significant climate change scenario (which according to U. Bethers, fulfills in year 2071 – 2100) (Figures 3 and 4).

At the same time, most of specific parasitoids are characterised with negative residuals between HFT and optimal reproduction temperatures (average value -1.69 °C) which partly can be explained by their biology. Such parasitoids as small tachinid or braconid wasps are highly active in early spring under relatively low temperatures when hosts are still inactive (Ortolani et al. 2008).

At the moment, vegetation period in Latvia lasts approximately 5.5 – 6 months. According to Bethers' 2012 data, average change scenario in the near future (2021 – 2050) predicts the first frost at the end of October (main growing season 6.5 months), but in the far future (2071 - 2100) – at the beginning of January (main growing season 7.5 months); furthermore, in scenario of significant changes the first frost in the near future can be predicted at the beginning of November (main growing season will reach 8 months) (Bethers 2012). This scenario shows that r-strategist species will multiply their generations in one season in the future. In this situation multiplied generations of pests will increase risk of more frequent outbreaks.

Almost half of the reviewed dendrophagous pest species develop one generation in less than 3 months (Figure 5). This means that these species easily can reach 3 generations according to scenario of significant changes (Bethers 2012). 18% of the reviewed dendrophagous pest species will not increase number of generations in the far future as they already have developing period of 7 – 7.5 months within the framework of one season (Figure 5).

Invasion indicators of parasitoids is simplified combination of their propagation intensity with ability to “follow” the host during host's area change. We estimated similar proportions between invasion categories for pests (hosts) and parasitoids. It probably means that potential of invasion of different pest species is similar with their specific parasitoids (Figure 6).

According to available information, we found that there exists significant difference between optimal reproduction temperatures for pest specific pathogens (Figure 7). Considering IPCC 2007 climate change scenarios probably in A2 scenario there will be an important role for limitation of dendrophagous pests with bacterial and virus-containing agents. For example, most of *Bacillus* spp. optimal reproduction temperatures exceed at an average 11.4 °C of the predicted average temperature of A2 scenario in Europe in the future

(Figure 7). According to literature, *Bacillus* genera minimal reproduction intervals between different species reach 20 °C, while other reviewed pathogens reach at an average 7 – 12 °C (Dunphy and Chadwick 1984). Proportional prevalence of *Bacillus thuringiensis* proves that moths, sawflies, leaf and bark beetles will be directly limited by pathogens (Figure 8). Reproduction of only two pathogens (*Cordyceps militaris* and *Gregarina* spp.) reaches optimum in B1 scenario, but microsporids, *Entomophaga* spp. and some *Bacillus* species – in A1B (therefore dendrophagous moths and sawflies will be directly affected) (Figure 7). Besides, *Heterohabditis downesi* impact on *Hylobius abies* and *Fusarium incarnatum equiseti* impact on *Dryocosmus kuriphilus* can reduce in the future (Figure 7).

Average developmental period of the reviewed pests takes 4.1 months meanwhile development of their parasitoids takes 1.7 months in the main vegetation period (Figure 9). Furthermore, there are no similarities between developmental periods of pests and their specific parasitoids ( $r^2 = 0.0247$ ,  $p = 0.0189$  – no significant connection); there can be pests with long developmental periods with parasitoids which have short periods, and vice versa (Figure 9). It can be explained by parasitoid – host close developmental synchronicity (Dowden 1939, Hudson et al. 2012).

Interesting that specifically parasitoids of leaf beetles (tachinid flies) have the longest developmental period (Figures 9 and 10) and it almost completely occupies the developmental period of the host. Besides, optimal breeding temperatures for tachinids are lower than 25 °C (Hanski 1977, Frouz et al. 2003).

As we found most effective limiting parasitoids are those with 3 times shorter developmental periods in the main vegetation period than their hosts have (McManus and Liebhold 2003). Obtained data prove that 43% of the reviewed specific parasitoids have at least 3 times shorter developmental periods than their hosts (Figures 9 and 10).

Rise of average temperatures in the future will also cause increase of evapotranspiration rate. Due to that, rainfalls will appear more frequently and will be relatively longer than nowadays (IPCC 2007, Bethers 2012). At the moment, average precipitation amount reaches 1.5 – 3 mm/day. According to Bethers' data, average precipitation amount in the future (2021 – 2100) will increase 1.4 mm/day (Figure 11). Rainfalls lead to non-moving behaviour of dendrophagous insects. As daily movements are also related with feeding behaviour, insects usually die of starvation (Morgan 1986, McManus and Liebhold 2003, Andresen 2004, Liberal et al. 2011). Rainfall periods longer than 12.5 days become critical to dendrophagous insects, but longer than 6.6 days – to their parasitoids (Figure 12).

The lowest endurance of rainfall was estimated in parasitoid wasps with small body size (Figure 13).



We estimated that xylophages can endure longest drought periods therefore they can live in case of serious climate change scenarios (Figure 14). Furthermore, endurance of drought decreases in proportionally smaller dendrophagous insects (for example, in mining moths) (Figure 14) with logically smaller water deposit in their body (Giuggiola et al. 2010).

Regression analysis rejected relationship between drought resistance ( $R^2 = 0.0172$ ) for pests (hosts) and parasitoids (Figure 14).

We found that xylophagous pests also better overwinter in extreme cold temperatures (Figure 15). Some eonymphs of sawflies (for example, *Neodiprion sertifer*) can endure frost under  $-40\text{ }^{\circ}\text{C}$  (Figure 15). Also pest species with high frost endurance have proportionally endurable parasitoids (Figure 16).

## Discussion

As we estimated, chrysomelid beetles appear to endure extremely high heat (*A. ambiens* – even over  $30\text{ }^{\circ}\text{C}$ ). Also relatively high optimal reproduction temperatures were estimated for xylophagous pests such as long-horned beetles, bark beetles, weevils, and jewel beetles. This can be explained by available water which is often the single deposit of metabolism in a forest during harsh climatic conditions (Figure 1, A) (Ranius and Janson 2000, Schroeder 2001, Tan et al. 2010). Xylophagous insects are usually distributed in windfalls, clearances and previously burned out areas of forest with high solar radiation which also explains their adaptation to high temperatures (Ozols 1985, Lombardero et al. 2000, Mellec et al. 2011). It is also known that the trees use biological agents which prevent development of preimago of xylophagous pest in the forest (Bakke 1968, Bouge and Duelli 2004). Besides, females of such dendrophagous moth species as those from genera Lymantriidae more intensely release pheromones in the heat conditions and therefore increase a chance of being fertilized (Stefanescu et al. 2003, Dwyer et al. 2004, Petrucco et al. 2006). Extreme heat can serve as a negative factor for many leaf-feeding insect species (Giuggiola et al. 2010). However, different gall wasp and leaf beetle species (for example, *F. dornii* and *A. alni*) are able to endure sustained drought periods (Figure 14) which can be explained with their main distribution range in Southern and Central Europe (Tauber et al. 1986, Meshkova 2009). Nevertheless, we consider that drought in the future can significantly limit dendrophagous moth and leaf beetle species as trees coat their leaves with wax to prevent evapotranspiration (Singh and Choudhary 2003, Grinnan et al. 2013) therefore interfere larval feeding with these leaves.

At the same time, parasitoids have specific mating temperatures – usually in small intervals (Yang et al. 2005, Grillenberger et al. 2009). It is interesting that populations of

parasitoids reach the peak only in the next season after the outbreaks of the pests (hosts) which happen in usually lower average temperatures than in the previous season (Haris 2009, Moiroux et al. 2012). It also explains why such relatively small-sized parasitoids as braconids and teleonids rapidly lose body water in the heat. Considering that most of parasitoids are not able to feed in imago stage they internally reduce a part of their eggs to save energy and water in order to reach the hosts in scarce weather (Moiroux et al. 2012). Although most of universal (generalist) pests are active over 25 °C, foraging of specialist parasitoid species lasts longer (Virtanen et al. 1996, Moiroux et al. 2012). In particular, almost all of our reviewed parasitoid species are specialists.

Differences between optimal reproduction temperatures between both organisms indirectly suggest that pests excessively breed in temperatures inappropriate for their parasitoids (Figure 2, A, B). This theory is widely discussed, but still does not have a clear scientific proof (Tauber et al. 1986, Moiroux et al. 2012).

As most of climate change scenarios suggest that average seasonal temperatures will increase, at the beginning of our study we assumed two scenarios about activity of parasitoids in the future: 1) it will decrease just as the number of offspring; pest populations will be regulated by other limiting factors; 2) it will digress to an earlier time period in spring and a later time period in autumn insignificantly reducing or even saving a number of offspring as well as role of regulation of pest populations (Yanovskii 1977). After all this is discussible as most of xylophagous pests are distributed in various regions from Southern Europe to Northern Eurasia and have longer developmental periods than 5.5 months in the vegetation period just as specific parasitoids. We assume that in climate changes both pest and host organisms will adapt themselves to a certain extension, but every adaptation has limits if exposed to rapid forcing effects (Yang et al. 2005, FAO 2008).

Despite the fact that we found strict scenario suitable separations between different pest-specific pathogen reproduction in specific optimal temperatures, there still exists possibility that the existing pathogens will be replaced by subtropical „analogues” in the future (Dunphy and Chadwick 1984). This is possible only if the pest species will not change distribution regions.

Xylophagous insects have neither high endurance against heat nor against long rainfalls (Figure 12) and drought periods (Figure 14) which is usually explained by the hidden lifestyle of their preimaginal stages (under the bark of the trees, i.e., in a close and protected habitat) (Tauber et al. 1986, Kenis et al. 2004, Giuggiola et al. 2010, Yang et al., 2005). Xylophagous insects also have the highest frost endurance (Figure 15) just as most of their species natively distributed in the northern parts of Palearctic and Nearctic regions, i.e., in taiga and tundra

habitats (Langer and Hance 2000, Bale and Hayward 2010, Fauna Europae 2013 data, Boldsystems 2014 data). Also eggs of nun moth's (Lymantriidae) were noted with high frost endurance as they are physiologically well adapted to prevent forming of ice crystals inside the eggs during extreme freeze temperatures (Denlinger et al. 2005). However, our data prove that the pest species with high frost endurance have proportionally endurable parasitoids (Figure 16). This overwintering adaptation in parasitoids has arisen from long-term host-related co-evolutionary processes which have started in ice age when colder temperatures were more prevalent (Tauber et al. 1986, Bale and Hayward 2010). Therefore according to last century outbreak records, we did not find any evidence of relationship which could probably show that the pest species with high drought endurance have proportionally more endurable parasitoids to dry weather (Figure 14) which indirectly suggests that this adaptation is apparently unformed (in developing process) as global warming occurs comparatively recently.

On the contrary, we found lowest rainfall endurances in small-size parasitoid wasps (Figure 13). It is probably explainable by the size of the wings. Smaller species have relatively small wings which rapidly get wet and heavy in high air humidity thus making flight almost impossible till drying out completely. In this way small-sized flying parasitoids cannot fully reproduce themselves in long rainfalls letting host populations to grow and benefit of this situation (Mechi 1999, Compton 2000). According to obtained data, it is suggested that influence of parasitoids to pest population ecology will become less significant in the far future (after 100 years); role of other influencing organisms as pathogens probably will be more important (Figures 7 and 13). Four times lower drought endurance for 50% of the reviewed parasitoid species in comparison with their hosts (Figure 14) also allows to think that a part of dendrophagous insect species will change their regions of distribution and swap to different parasitoid species (more appropriate in new conditions) by climate change. Thus, the role of specialists or native parasitoids will be lost.

## Conclusion

Based on our study we found that in significant (Bethers 2012) climate change scenario outbreak risks of xylophages and leaf beetles will be significantly increased in the far future which can be explained by their ability to develop preimago in habitats with high solar radiation and relatively high estimated endurances to warm temperatures. Role of parasitoids will not disappear which can be explained by a similar distribution of the host (pest) and the parasitoid organisms in areas with different climatic conditions. We considered that activity of parasitoids related to xylophages will shift to earlier time in spring and later in autumn.

Despite the reduced parasiting activity major role of xylophagous pest population reduction will be held by various contagious agents. The most effective agents estimated are *Bacillus* spp. which will help to significantly control outbreaks of bark beetles, long-horned beetles and leaf beetles in the far future during significant change scenario (Bethers 2012). Thus, they will be possibly often used in forestry.

Due to fact that only 18% of the reviewed pest species have one generation in the main vegetation period, we assumed that they will not raise an outbreak risk in the future. We found also that relatively long drought periods will reduce those pest species which have relatively small body size (i.e., smaller water deposit) and are native to the northern regions. At the same time, dendrophagous pest species with high frost endurance have proportionally enduring parasitoids which can be explained by coevolutionary adaptation of both organisms living in similar climatic conditions. We suggest that virtually analogous drought-related adaptation is still in the process.

### Acknowledgement

The study was carried out in Forest Competence Centre (ERAF) project “Methods and technologies for increasing forest capital value” (No. L-KC-11-0004).

### References

- Allard, G. B., Fortuna, S., Lee, S. S., Novotny, J., Baldini, A. and Courtinho, T.** 2003. Global information on outbreaks and impact of major forest insect pests and diseases. 7. World Forestry Congress paper. Canada, <http://www.fao.org/docrep/article/wfc/xii/1019-b3.htm> (visited 16/04/ 2015)
- Andresen, E.** 2004. Effects of season and vegetation type on community organization of dung beetles in a tropical dry forest. Universidad Nacional Autonoma de Mexico. Scientific review, p. 291–300.
- Ashworth, A. C.** 2001. Perspectives on Beetles and Climate Change. American Association of Petroleum Geologists Studies in Geology #47, Tulsa, Oklahoma. Proceeding Bulletin, 18 pp.
- Bakke, A.** 1968. Ecological studies on bark beetles (Coleoptera: Scolytidae) associated with Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in Norway with particular reference to the influence of temperature. *Meddelser fra Det Norske Skogforsøksvesen* 21: 443-602.
- Bale, J. S. and Hayward, A. L. S.** 2010. Insect overwintering in a changing climate. *The Journal of Experimental Biology* 213: 980.–994.

- Battisti, A.** 2008. Insect populations in relation to environmental change in forests of temperate Europe. In: Paine, T.D. (ed.) *Invasive forest insects, introduced forest trees, and altered ecosystems*. Springer, p. 127–140.
- Berryman, A. A.** 1996. What causes population cycles of forest Lepidoptera? *Trends in Ecology & Evolution* 11(1): 28–32.
- Bethers, U.** 2012. Nākotnes klimata projekcijas Latvijai, klimata parametri un indikatori. Latvijas klimatam līdzīgi reģioni pasaulē un Eiropā. [Future climate projections, climatic parameters and indicators of Latvia. Similar climatic regions to Latvia worldwide and in Europe] Presentation, 29 pp. (in Latvian), <https://www.google.lv/url?sa=t&rct=j&q=&esrc=s&source=web&cd=1&cad=rja&uact=8&ved=0CB8QFjAA&url=http%3A%2F%2Fold.lvm.lv%2Ftools%2Fdownload.php%3Fname%3Dfiles%252Ftext%252FNakotnes%2Bklimats%2BU.%2BBethers.pdf&ei=OWVIVfvmBYejyAOagIHYBw&usg=AFQjCNG3RJ-GOi75T3K3-rDABX70v-j7Pw&bvm=bv.93990622,d.bGQ> (visited 17/03/ 2015)
- Boldsystems.** 2014. <http://www.boldsystems.org/> (visited 04/05/2015)
- Bouget, C. and Duelli, P.** 2004. The effects of windthrow on forest insect communities: a literature review. *Biological Conservation* 118: 281-299.
- Brockerhoff, E. G., Liebhold, A. M. and Jactel, H.** 2006. The ecology of forest insect invasions and advances in their management. *Canadian Journal of Forestry Research* 36: 263–268.
- Compton, S. G.** 2000. The Flight Heights of Chalcid Wasps (Hymenoptera, Chalcidoidea) in a Lowland Bornean Rain Forest: Fig Wasps are the High Fliers. *Biotropica* 32(3): 515 –522.
- Denlinger, D. L., Lee, Jr. R. E., Yocum, G. D. and Kukal, O.** 2005. Role of chilling in the acquisition of cold tolerance and the capacitation to express stress proteins in diapausing pharate larvae of the gypsy moth, *Lymantria dispar*. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology* 21(4): 271–280.
- Dowden, B. P. B.** 1939. *Schizonotus sieboldi*, an important parasite of the imported willow leaf beetle (*Plagiodera versicolora*). *Journal of Agricultural Research* 58(8): 581–592.
- Dunphy, G. B. and Chadwick, J. M.** 1984. Physical factors influencing the growth of protoplasts of *Entomophaga grylli*. *Canadian Journal of Microbiology* 30(11): 1315–1318.
- Dwyer, G., Dushoff, J. and Yee, S. H.** 2004. The combined effects of pathogens and predators on insect outbreaks. *Nature* 430: 341–345.

- Estay, S. A., Lima, M. and Labra, F. A.** 2008. Predicting insect pest status under climate change scenarios: combining experimental data and population dynamics modelling. *Journal of Applied Entomology*: 1-9.
- FAO,** 2008. Climate-related transboundary pests and diseases. Technical background document from the expert consultation. Rome. 59 pp., <ftp://ftp.fao.org/docrep/fao/meeting/013/ai785e.pdf> (visited 20/03/ 2015)
- Fauna Europaea.** 2013. <http://www.faunaeur.org/index.php> (visited 15/05/2015)
- Fleming, R. A. and Volney, W. J. A.** 1995. Effects of climate change on insect defoliator population processes in Canada's boreal forest: Some plausible scenarios. *Water, Air & Soil Pollution* 82(1-2): 445–454.
- Ford, T. H. and Shaw, M. R.** 1991. Host records of some West Palaearctic Tachinidae (Diptera). *Entomologist's Record* 103: 23-38.
- Frouz, J., Matena, J. and Ali, A.** 2003. Survival strategies of chironomids (Diptera: Chironomidae) living in temporary habitats: a review. *European Journal of Entomology* 100: 459–465.
- Giuggiola, A., Kuster, T. M. and Saha, S.** 2010. Drought-induced mortality of Scots pines at the southern limits of its distribution in Europe: causes and consequences. *Journal of Biogeosciences and Forestry* 3: 95–97.
- Grillenberger, B. K., van de Zande, L., Bijlsma, R., Gadau, J. and Buekeboom, L. W.** 2009. Reproductive strategies under multiparasitism in natural populations of the parasitoid wasp *Nasonia* (Hymenoptera). *Journal of Evolutionary Biology* 22: 460–470.
- Grinnan, R., Carter, T. E. and Johnson, M. T. J.** 2013. Effects of drought, temperature, herbivory, and genotype on plant–insect interactions in soybean (*Glycine max*). *Arthropod-Plant Interactions* 7 (2): 201–215.
- Hance, T., Baaren, J., Vernon, P. and Boivin, G.** 2007. Impact of Extreme Temperatures on Parasitoids in a Climate Change Perspective. *Annual Review of Entomology* 52: 107–126.
- Hanski, I.** 1977. Biogeography and ecology of carrion flies in the Canary Islands. *Annales Entomologici Fennici* 43(4): 101–107.
- Haris, A.** 2009. Sawflies of the Zselic Hills, SW Hungary (Hymenoptera: Symphyta). *Natura Somogyiensis* 15: 127-158.
- Hill, J.K., Thomas, C.D. and Huntley, B.** 1999. Climate and habitat availability determine 20<sup>th</sup> century changes in a butterfly's range margin. *Proceedings B of the Royal Society* 266: 1197-1206.

- Hudson, W., Robbins, G., Dorsey, T., Mayer, M. and Bronhard, L.** 2012. *Peristenus relictus (stygicus)* (Hymenoptera: Braconidae) A Possible Biological Control Agent for Tarnished Plant Bug, *Lygus lineolaris*, (Hemiptera: Miridae) In New Jersey. Phillip Alampi Beneficial Insect Laboratory. Annual report, 11 pp.
- IPCC** 2007: Climate Change 2007: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Core Writing Team, Pachauri, R.K and Reisinger, A. (eds.)]. IPCC, Geneva, Switzerland, 104.pp.
- Kenis, M., Wermelinger, B. and Grégoire, J.-C.** 2004. Research on parasitoids and predators of Scolytidae – A review. In: Lieutier, F., Day, K.R., Battisti, A., Gregoire, J.-C., Evans, H.F. (eds.) Bark and Wood Boring Insects in Living Trees in Europe. A Synthesis, Kluwer Academic Publishers, p. 237–290.
- Kollár, J., Hrubík, P. and Tkáčova, S.** 2009. Monitoring of harmful insect species in urban conditions in selected model areas of Slovakia. *Plant Protection Science* 45: 119–124.
- Langer, A. and Hance, T.** 2000. Overwintering strategies and cold hardiness of two aphid parasitoid species Hymenoptera Braconidae Aphidiinae. *Journal of Insect Physiology* 46(5): 671–676.
- Liberal, C. N., Farias, A. M. I., Meiado, M. V., Filgueiras, B. K. C. and Lanuzzi, L.** 2011. How habitat change and rainfall affect dung beetle diversity in Caatinga, a Brazilian semi-arid ecosystem. *Journal of Insect Science* 11(114): 1-11.
- Lombardero, M. J., Ayres, M. P., Ayres, S. D. and Reeve, J. D.** 2000. Cold Tolerance of Four Species of Bark Beetle (Coleoptera: Scolytidae) in North America. *Environmental Entomology* 29(3): 421–432.
- Lynn, K. A.** 2009. User-Friendly Methods for Timing Integrated Pest Management Strategies: An Analysis of Degree-Day Models and Biological Calendars. Ohio State University, Entomology, 109 pp.
- McManus, M. L. and Liebhold, A. M. (eds.)** 2003. Ecology, Survey and Management of Forest Insects. Proceedings, Krakow, Poland, September 1-5, 2002. USDA Forest Service, Northeastern Research Station, General Technical Report NE-311, 178 pp.
- Mechi, M. R.** 1999. Activity cycle of the pollen wasp, *Trimeria howardi* (Hymenoptera: Vespidae) in Southeastern Brasil. *Rewiev of Biology in Tropics* 47(4): 939-948.
- Mellec, A., Karg, J., Bernacki, Z., Slowik, J., Korczynski, I., Krummel, T., Mazur, A., Vogt-Altena, H., Gerold, G. and Reinhardt, A.** 2011. Effects of Insect Mass

- Outbreaks on Throughfall Composition in Even Aged European Pine Stands - Implications for the C and N Cycling. *Earth Science & Climatic Change* 1(1): 1-6.
- Menu, F., Roebuck, J. P. and Viala, M.** 2000. Bet-hedging diapause strategies in stochastic environments. *American Nature* 155: 724-734.
- Meshkova, V. L.** (Мешкова В.Л.) 2009. Сезонное развитие хвоелистогрызущих вредителей леса. [Seasonal development of foliage browsing insects]. Новое слово, Харьков, 396 с. Kharkov: Planeta-print. (In Russian).
- Moiroux, J., Giron, D., Vernon, P., Baaren, J. and van Alphen, J. M.** 2012. Evolution of metabolic rate in a parasitic wasp: The role of limitation in intrinsic resources. *Journal of Insect Physiology* 58: 979–984.
- Moraal, L. G., Akkerhuis, J. and Gerard, A. J. M.** 2010. Changing patterns in insect pests on trees in The Netherlands since 1946 in relation to human induced habitat changes and climate factors – An analysis of historical data. *Forest Ecology and Management* 261(1): 50–61.
- Moretti, M., De Ca´ceres, M., Pradella, C., Obrist, M. K., Wermelinger, B., Legendre, P. and Duelli, P.** 2010. Fire-induced taxonomic and functional changes in saproxylic beetle communities in fire sensitive regions. *Ecography* 33: 760–771.
- Morgan, K. R.** 1986. Temperature regulation, energy metabolism and mate-searching in rain beetles (*Pleocoma spp.*), winter-active, endothermic scarabs (Coleoptera). *Journal of Experimental Biology*: 107–122.
- Niemela, P. and Mattson, W. J.** 1996. Invasion of North American Forests by European Phytophagous Insects. *Bioscience* 10: 741-753.
- Ortolani, I., Turillazzi, S. and Cervo, R.** 2008. Spring Usurpation Restlessness: A Wasp Social Parasite Adapts its Seasonal Activity to the Host Cycle. *Ethology* 114(8): 782–788.
- Ozols, G.** 1985. Priedes un egles dendrofāģie kukaiņi Latvijas mežos. [Dendrophagous insects of pine and spruce in Latvian forests]. Rīga: Zinātne, 207 pp. (in Latvian)
- Petrucchio, E. T., Bernardinelli, I., Stergulc, F. and Battisti, A.** 2006. Climate change and expansion of the pine processionary moth. *Thaumetopoea pityocampa*, in Northern Italy. IUFRO Working Party 7.03.10 Proceedings of the Workshop, Gmunden/Austria, p. 331- 340.
- Petzoldt, C.** 2002. Climate Change Effects on Insects and Pathogens. Climate Change and Agriculture: Promoting Practical and Profitable Responses. Climate Change and Agriculture: Promoting Practical and Profitable Responses, 11 pp.,



<http://umaine.edu/oxford/files/2012/01/III.2Insects.Pathogens1.pdf> (visited 17/05/2015)

- Ranius, T. and Janson, N.** 2000. The influence of forest regrowth, original canopy cover and tree size on saproxylic beetles associated with old oaks. *Biological Conservation* 95: 85–94.
- Robinson, W. H.** 2005. Urban Insects and Arachnids. A Handbook of Urban Entomology. Cambridge University Press. UK, 225 pp.
- Schönrogge, K. and Crawley, M. J.** 2000. Quantified webs as means of assessing the impact of alien insects. *Journal of Animal Ecology* 69: 841–868.
- Schroeder, L. M.** 2001. Tree mortality by the bark beetle *Ips typographus* (L.) in storm-disturbed stands. *Integrated Pest Management Reviews* 6(3-4): 169–175.
- Schroeder, L. M.** 2008. Insect Pests and Forest Biomass for Energy. In: Röser, D., Asikainen, A., Raulund-Rasmussen, K., Stupak, I. (eds.) Sustainable Use of Forest Biomass for Energy: A Synthesis with Focus on the Baltic and Nordic Region. Springer. Managing Forest Ecosystems 12: 109–128.
- Singh, S. P. and Choudhary, A. K.** 2003. Selection criteria for drought tolerance in Indian mustard Czern Coss. *Indian Journal of Genetics & Plant Breeding* 63(3): 263–264.
- Singh, T. V. K. and Satyanarayana J.** 2009. Insect Outbreaks and Their Management. In: Peshin, R., Dhawan, A.K. (eds.) Integrated Pest Management: Innovation-Development Process, p. 331–350.
- Stefanescu, C., Penula, J. and Filella, I.** 2003. Effects of climatic change on the phenology of butterflies in the northwest of Mediterranean Basin. *Global Change Biology* 9: 1494–1506.
- Stireman, J. O., Dyer, L. A., Janzen, D. H., Singer, M. S., Lill, J. T., Marquis, R. J., Ricklefs, R. E., Gentry, G. L., Hallwachs, W., Coley, P. D., Barone, J. A., Greeney, H. F., Connahs, H., Barbosa, P., Morais, H. C. and Diniz, R.** 2005. Climatic unpredictability and parasitism of caterpillars: Implications of global warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102(48): 1–4.
- Tan, J. Y., Keith, D. W. R. and Morgann, G.** 2010. Flight ability and reproductive development in newly-emerged pine weevil *Hylobius abietis* and the potential effects of climate change. *Agricultural and Forest Entomology* 2: 427–434.

- Virtanen, T., Neuvonen, S., Nikula, A., Varama, M. and Niemelä, P.** 1996. Climate change and the risks of *Neodiprion sertifer* outbreaks on Scots pine. *Silva Fennica* 30(2–3): 169–177.
- Tauber, M. J., Tauber, C. A. and Masaki, S.** 1986. Seasonal Adaptations of Insects. Oxford University Press, 385 pp.
- Venette, C. and Abrahamson, M.** 2011. Cold hardiness of emerald ash borer, *Agrilus planipennis*: a new perspective. USDA Forest Service report, 5 pp., [http://www.fs.usda.gov/Internet/FSE\\_DOCUMENTS/stelprdb5191794.pdf](http://www.fs.usda.gov/Internet/FSE_DOCUMENTS/stelprdb5191794.pdf) (visited 10/04/2015)
- Westra, S., Alexander, L. V. and Zwiers, F. V.** 2013. Global Increasing Trends in Annual Maximum Daily Precipitation. *Journal of Climate* 26: 3904–3918.
- Wilson, R. J., Gutierrez, D., Gutierrez, J., Martinez, D., Agudo, R. and Monseratt, V. J.** 2005. Changes to the elevation limits and extent of species ranges associated with climate change. *Ecology Letters* 8: 1138–1146.
- Yang, Z. Q., Strazanac, J. S., Marsh, P. M., van Achterberg, C. and Choi, W. Y.** 2005. First recorded parasitoid from China of *Agrilus planipennis*: A new species of *Spathius* (Hymenoptera: Braconidae: Doryctinae). *Annals of the Entomological Society of America* 98(5): 636–642.
- Yanovskii, V. M. (Яновский В.М.)** 1977. Насекомые-дендрофаги Монголии. [Dendrophagous insects of Mongolia]. Nasekomye Mongolii [Insects of Mongolia], vol. 5. Leningrad: Nauka, p. 30–59. (in Russian).