

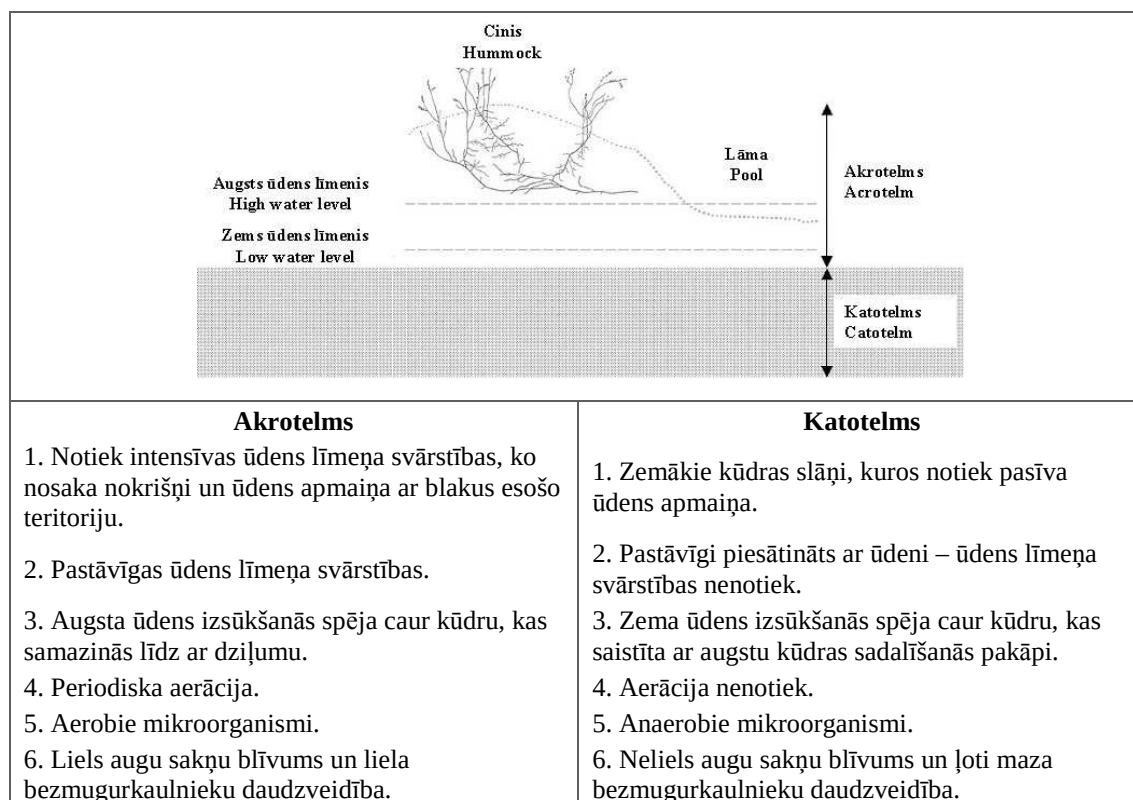


Purvs – augšanas vide tikai “augiem ekstrēmistiem”

Purvs ir zemes virsmas apgabals, kam raksturīgs pastāvīgs vai periodisks mitrums, specifiska augu un dzīvnieku valsts un tajā notiek aktīva kūdras uzkrāšanās (Paavilainen, Päivänen 1995; Bragg, Lindsay 2003). Kūdras ķīmiskās īpašības nosaka kūdru veidojošo augu sabiedrības un to sadalīšanās pakāpe (Paavilainen, Päivänen 1995).



Purvi ir sarežģītas, dinamiskas sistēmas, kas aug gan horizontāli, gan vertikāli, būtiski ietekmējot ainavu dinamiku (Kalniņa 2008). Apstākļus purvā ietekmē klimats, reljefs un ūdens necaurlaidīgie ieži tā pamatnē. Pēc veģetācijas, augu barošanās režīma īpatnībām, kūdras veidojošo augu sastāva un minerālvielu daudzuma, izšķir zemos jeb zāļu (eitrofos), pārejas (mezotrofos) un augstos jeb sūnu (oligotrofos) purvus (Rydin, Jeglum 2006; Pakalne 2008). Purvam izšķir divus slāņus: katotelmu un akrotelmu. Katotelms ir purva neaktīvais slānis, bet akrotelms ir purva augšējais slānis, kur notiek aktīva kūdras veidošanās (1. attēls). Akrotelma biezums variē atkarībā no purva mikroreljefa. Piemēram, augstajā purvā uz ciņa tā biezums ir 20-50 cm vai vairāk, taču lāmā – no 5 līdz 20 cm.



1. attēls. Purva akrotelma un katotelma slāņi un to pazīmes (Rydin, Jeglum 2006).



Augu sakņu normālai darbībai raksturīga intensīva augšana un elpošana. Abi šie procesi savukārt ir atkarīgi no aerācijas, temperatūras, barības vielām, vides reakcijas un citiem faktoriem (Mauriņa 1987). Parasti vislielākā skābekļa koncentrācija ir akrotelma slānī un tāpēc visiem purvā augošajiem augiem ir sekla (Zahner 1968; Kozłowski 1997) un izteikti horizontāla sakņu sistēma (Rydin, Jeglum 2006). Tās maksimālais dziļums sasniedz 20 līdz 30 cm. Skābekļa daudzumu akrotelmā nosaka nepārtrauktas purva gruntsūdens līmeņa svārstības (Mannerkoski 1991). Purva augi ir labi piemērojušies šādiem vides apstākļiem. Savukārt purvam neraksturīgajiem augiem šādos vides apstākļos novērojami traucējumi sakņu elpošanā (Рожков, Козак 1989; Kozłowski 1997). Novērojama ir hipoksija vai anoksija, t.i., skābekļa nepietiekamība vai trūkums (Mauriņa 1987). Pirmā reakcija uz skābekļa trūkumu ir mitohondriju uzbriešana sakņu šūnās. Mitohondriji zaudē matriksu un reducējas kristas. Anoksija izraisa novirzes fitohormonu normālajās attiecībās par labu inhibitoriem. Lapās un skujās tiek bojāta hloroplastu struktūra un līdz ar to rodas traucējumi fotosintēzes procesā (Kramer 1969). Pārlietu liels mitrums augsnē strauji samazina citokinīnu sintēzi saknēs un virszemes daļu apgādi ar tiem. Līdz ar to pārstāj augt dzinumi (Zahner 1968) un sākas strauja augu novecošanās. Galvenais iemesls augu bojāejai hipoksijas vai anoksijas gadījumā ir traucējumi enerģētiskajā vielmaiņā (Mauriņa 1987).

Skābekļa klātbūtne augsnē ietekmē ūdens uzņemšanu ar saknēm. Zema skābekļa koncentrācija kavē ūdens uzņemšanu (Shoulders 1975). Tas notiek fizioloģisku iemeslu dēļ, jo augam ir traucēta elpošana. To sauc par fizioloģisko sausumu (Mauriņa 1987). Osmotiskais sausums ir novērojams sausuma periodā, kad auga apgāde ar ūdeni pasliktinās – ūdens nenonāk līdz sakņu zonai. Tas ir skaidrojams ar niecīgu ūdens kapilāro pacelšanos kūdrā (Ефремов, Пименов 2004). Ūdens trūkums augā izraisa traucējumus vienā no augšanas fāzēm – stiepšanās fāzē, jo augšanas konusus un stiepšanās zonās ir ūdens deficīts (Zahner 1968; Mauriņa 1987).

Gaisa temperatūra ietekmē temperatūras svārstības akrotelmā. Piemēram, sfagni un arī kūdra ļoti slikti vada siltumu. Pavasarī oligotrofie purvi visai lēni sasilst un jau augusta vidū to virskārta 5 cm dziļumā atdziest, līdz ar to veģetācijas periods nav garš (Ефремов, Пименов 2004). Vasaras mēnešos ciņu virspusē raksturīgas krasas diennakts temperatūras svārstības. Piemēram, jūnijā no rīta ciņi var sakarst līdz +20°C, pēcpusdienā līdz pat +32,5°C, bet naktī tie atdziest līdz +7°C (Белоцерковская, Романов 1967). Parasti veģetācijas perioda vidū, kad novēro visai augstu gaisa temperatūru un visai maz nokrišņu, tad plāna virsējā sfagnu sūnu kārtā izkalst un atmirst. Kā izolators tā pasargā dziļākos slāņus un tajos saistīto ūdeni no sasilšanas. Virskārtas pāržūšana un izkalšana ir galvenais cēlonis tam, ka purva augi cieš no vēlīnām pavasara un agrīnām rudens salnām (Šķiņķis 1992). Kūdras sasalšana ir cieši saistīta ar ūdens



sasalšanu, kā arī ar ziemas sākuma klimatiskajiem faktoriem, piemēram, datumu, kad veidojas pirmais sals un uzkrīt pirmais sniegš. Būtisks ir arī sniega biezums visu ziemas mēnešu laikā (Paavilainen, Päivänen 1995). Temperatūra ietekmē ūdens uzņemšanu augos, kā arī tas ir svarīgs fermentu regulācijas faktors.

Purva augsnē notiekošie oksidēšanās procesi pārmērīga mitruma un skābekļa trūkuma apstākļos iegūst anaerobu raksturu, kuru rezultātā uzkrājas reducētie organiskie un neorganiskie savienojumi, kā arī toksiski šo procesu starpprodukti. Anaerobos apstākļos rūgšanas procesu rezultātā rodas skābes, kas palielina augsnē ūdeņraža jonu koncentrāciju un mikroorganismi producē metānu, etānu, propilēnu, taukskābes, aldehīdus, ketonus un citus savienojumus. Piemēram, auga saknēs uzkrājas etilēns, kas rada traucējumus fotosintēzē (Рожков, Козак 1989; Kozłowski 1997). Augi anaerobos apstākļos turpinot izdalīt CO₂, izraisa spirta uzkrāšanos audos (Mauriņa 1987).

Purva augsnes ir nabadzīgas ar mikroelementiem. Jo īpaši izpaužas vara trūkums (Mauriņa 1987). Novērojama arī neorganisko, piemēram, dzelzs savienojumu reducēšana. Kokiem palielinās dzelzs un mangāna savienojumu uzņemšana un tas būtiski palēnina koka augšanu (Kozłowski 1997). Palielināti viegli šķīstošo un kustīgo dzelzs savienojumu daudzumi traucē citu makroelementu (fosfora) un mikroelementu (silīcija, bora) uzņemšanu (Riņķis, Ramane 1989). Barības vielu sastāvs un daudzums purvā ir atkarīgs ne tikai no tā, kas nonāk nokrišņu veidā, bet arī no tā, kas ieskalojas no blakus esošām minerālaugšņu teritorijām, arī no minerālaugsnes, kas atrodas zem kūdras (Paavilainen, Päivänen 1995). Purva virskārtas kūdra un zemākos slāņos esošā kūdra dažreiz ar nobirām veido barības vielu krājumus, ko var izmantot koki un citi augi. Barības elementi izskalojas no kūdras mineralizācijas ceļā. Purva ūdens mineralizācija notiek periodā, kad novēro zemu ūdens līmeni, augstu vasaras gaisa temperatūru un augstu iztvaikošanas intensitāti. Šajā laikā noris intensīva organisko vielu sadalīšanās un lietūs nodrošina šo vielu ieskalošanos purva ūdenī (Карпавичюс 1984). Salīdzinājumā ar citām ekosistēmām, purvos mineralizācija noris ļoti lēni un zāļu purvos tā ir ātrāka nekā sūnu purvos (Rydin, Jeglum 2006). Fosfors, slāpekļs un kālijs ir limitējošie elementi purvos augošajiem kokiem. Piemēram, kālija trūkums izraisa elpošanas traucējumus, kā arī traucējumus slāpekļa un fosfora izmantošanā. Fosfora trūkums ietekmē reproduktīvo orgānu attīstību, samazina sēklu daudzumu un ilgstošs tā trūkums kavē augšanu (Mauriņa 1987; Rydin, Jeglum 2006). Parasti kokiem ir pieejams tikai 1% no kopīgā slāpekļa daudzuma un mazāk kā 10% no kopīgā fosfora daudzuma, kas ir kūdrā (Rydin, Jeglum 2006).



Kāpēc priedes purvā ir panīkušas?

Teritorijas ekohidroloģija (kūdras tips, ūdens līmenis un barības vielu pieejamība), veģetācijas mijiedarbība un klimats ir galvenie regulējošie faktori, kas ietekmē sēklu dīgtspēju, jauno īpatņu izdzīvošanu un augšanu (Ohlson, Zackrisson 1992), kā arī koku sugu sastāvu un audzes attīstību purvos (Ågren et al. 1983).



Purvā esošie vides apstākļi nosaka parastās priedes specifisko morfoloģisko un anatomisko izskatu, kā arī fizioloģiskos procesus tajā (Смоляк 1963; Teskey, Hinckley 1986). Salīdzinājumā ar parasto priedi, kas aug uz sausajām minerālaugsnēm, purvos augošā priede parasti ir zema, vainaga forma ir lietussarga veida vai apaļa. Tai ir sekla sakņu sistēma un veidojas daudz īsākas skujas (Смоляк 1963; Kozłowski 1997; Richardson, Rundel 2000). Jau 1920. gadā publicēts pētījums par to, ka purvos augošai priedei ir raksturīgas palielinātas jeb hipertrofētas lenticeles, kam ir raksturīgas lielas starpsūnu telpas, lai nodrošinātu intensīvāku gāzu maiņu. Parasti hipertrofētas lenticeles raksturīgas mitrājos augošiem augiem, kā arī augiem, kas pakļauti plūdu radītai ietekmei (Zahner 1968; Tiner 1999).

Ņemot vērā iepriekš uzskaitītās morfoloģiskās īpatnības, 20.gs. vidū starp zinātniekiem pastāvēja daudz diskusiju par to, vai purvos augošā parastā priede ir uzskatāma kā atsevišķa ekoloģiskā forma (Смоляк 1963). Lai to noskaidrotu, bija veikti vairāki pētījumi, kuros salīdzināta priedes augšanas gaita dabiskajos purvos un pēc to meliorācijas. Pētījumos noteikts, ka atkarībā no koka vecuma, purva tipa un tā nosusināšanas intensitātes desmit līdz 40 gadu pēc meliorācijas parastās priedes radiālais pieaugums sāk līdzināties tām, kas aug uz sausajām minerālaugsnēm (Купчинов 1963; Пятецкий 1963; Hökkä et al. 1997). Koki, kas ir vecāki par 25 gadiem, parasti iet bojā, nespējot pielāgoties jaunajiem vides apstākļiem (Купчинов 1963; Смоляк 1963). Mainība spilgtāk izteikta jaunajiem īpatņiem, kas purva nosusināšanas laikā vēl nav sasnieguši 25 gadu vecumu (Смоляк 1963). Novērots, ka ar laiku jauno priežu mirstība pieaug (Jutras et al. 2003; Sarkkola et al. 2005), bet tā ir saistīta ar savstarpējo konkurences palielināšanos (Hökkä et al. 1997; Sarkkola et al. 2004; Sarkkola et al. 2005). Organismu var uzskatīt par citu ekoloģisko formu, ja vērojamas izmaiņas ģenētikā. Gan genotips, gan ekoloģiskie apstākļi, kas atrodas nepārtrauktā mijiedarbībā, nosaka parastās priedes kvantitatīvo un kvalitatīvo pazīmju mainību (Neimane u.c. 2008). Veiktajos pētījumos (Муратова,



Седельникова 2004) noteikts, ka parastai priedei, kas aug purvā, novērotas plaša spektra hromosomālās anomālijas, kā arī traucējumi dažādās mitozes fāzēs. Hromosomu skaita izmaiņas varētu liecināt arī par mutācijām gēnos, kas, piemēram, atbild par elpošanas procesiem. Šādas ģenētiskās izmaiņas parasti novēro tām priežu populācijām, kas aug savas izplatības areāla dienvidu un ziemeļu robežās, kā arī ļoti nelabvēlīgos vides apstākļos. Heterozigotitātes palielināšanās ir ļoti nozīmīga izmaiņa pētīto populāciju ģenētikā, jo tā paplašina parastās priedes ekoloģisko valenci (Naugžemys et al. 2006). Tas liek uzskatīt, ka purvos augošās priedes uzskatāmas par atsevišķu ekoloģisko formu, taču juvenīlajā vecumā esot, tās spēj labāk piemēroties izmaiņām ekosistēmā.

Fenoloģiskā izolācija, piemēram, putekšņu attīstība un apputes laiks ir būtisks faktors, kas izolē purvos augošo priežu populācijas no tām, kas aug uz sausajām minerālaugsnēm. Apputes laiks purvā augošajām priedēm ir daudz vēlāks (Kozłowski 1997; Ohlson 1999). Kopumā, starp purvos augošo priežu īpatņiem ir raksturīga visai augsta variācija mikrosporoģenēzes etapu norisē, kā arī raksturīga sievišķo sporofilu sastatu ātrā attīstība, attiecībā pret vīrišķajiem. Putekšņi nobriest un izlido no trīs līdz 11 dienas vēlāk par sausās minerālaugsnēs augošo priežu putekšņiem. Tas ir atkarīgs no augsnes temperatūras un tās diennakts svārstību amplitūdas. Būtiskas izmaiņas starp purvos un sausās minerālaugsnēs augošo priežu putekšņu lielumiem nepastāv, savukārt lielāka dzīvotspēja ir purvos augošo priežu putekšņiem (Седельникова и др. 2004).

Salīdzinājumā ar sēklām, ko producē uz sausajām minerālaugsnēm augošās priedes, purvos parastās priedes sēklas izmēros ir mazākas, ar zemāku dīgtspēju un tās ir vairāk piemērotas dīgšanai purvos. Priedes, kas attīstās no šīm sēklām, aug ātrāk un tām ir lielāks sakņu īpatsvars, taču jaunajiem kokiem novērojama visai augsta mirstība (Ohlson 1999). Tas izskaidrojams ar to, ka pirmajos dzīves gados, jo īpaši viena gada vecumā, parastā priede ir visjutīgākā pret augstu ūdens līmeni augsnē (Kozłowski 1997; Linderholm, Leine 2004). Koku reakcija ir atkarīga ne tikai no sugas un vecuma, bet arī no sezonas un no plūdu ietekmes ilguma (Kozłowski 1985). Tā, piemēram, pētījumos par parastās priedes augšanu uz applūstošām terasēm upes malā, noteikts, ka koki līdz 15 gadu vecumam ir jutīgi pret jebkurām ūdens līmeņa svārstībām, taču koki, kuru vecums sasniedz 50 līdz 150 gadus, reaģē tikai uz maksimālo ūdens līmeni pavasarī un vasarā (Polacek et al. 2006).

Tieši purva mikroreljefa īpatnības nosaka parastās priedes grupveida telpisko izvietojumu (Ohlson, Zackrisson 1992; Brūmelis et al. 2009). Augšanas periodā augstais ūdens līmenis kavē sēklu dīgšanu (Kozłowski 1997), tādēļ daudz lielākas izredzes priedes sēklai uzdīgt ir tad, ja tā nokļūš uz akrotelma biezākās daļas – ciņa (Rydin, Jeglum 2006). Zemajā jeb zāļu purvā parastā



priede spēj augt uz ciņiem, ko veido spilves *Eriophorum sp.* vai grīšļi *Carex sp.* (Ågren, Zackrisson 1990). Augstajā jeb sūnu purvā parastā priede galvenokārt spēj dīgt un augt uz sfagnu *Sphagnum sp.*, jo īpaši lēni augošu sfagnu (iesarkanais sfagns *Sph. rubellum* Wils. un brūnais sfagns *Sph. fuscum* (Schimp.) Klinggr.) veidotajiem ciņiem (Rydin, Jeglum 2006). Jāatzīst, ka arī uz tiem jaunās priedes augšanas apstākļi ir visai nelabvēlīgi. Jau dzīves pirmajā gadā augam izpaužas purvā augošās priedes anatomiskās un morfoloģiskās īpatnības, piemēram, pie sakņu kakla veidojas enkurveida izliekums, kas nodrošina efektīvāku nostiprināšanos. Jaunajām priedēm novēro strauju radiālo un jo īpaši, sakņu biomasas pieaugumu (Ohlson 1995). Tas skaidrojams ar konkurenci, kas pastāv starp jauno koku un sfagniem (Купчинов 1963; Gunnarsson, Rydin 1998). Tiklīdz parastās priedes diametrs sasniedz aptuveni 20 mm, tad tā būtiski aizkavē sfagnu augšanu un kūdras uzkrāšanos. Šī savstarpējā parastās priedes un sfagnu mijiedarbība ir noteicošā purva sukcesijā, jo tiek pārveidots mikroreljefa hidroloģiskais stāvoklis, barības vielu aprīte un apgaismojums (Ohlson et al. 2001).

Jau 1917. gadā veiktajos pētījumos E. Melins uzsvēra mikorizas īpašo lomu parastās priedes spējā izdzīvot tik nelabvēlīgā vidē kā purvs (citēts pēc Ohlson 1995). Ektomikorizālās sēnes palielina priedes seklās sakņu sistēmas garumu, sazarojumu un uzsūkšanas virsmu un pasargā tās no patogēnajām sēnēm (Read 2000). Tās veic arī amonifikāciju jeb slāpekli saturošo organisko vielu sadalīšanu par amoniju, kas ir pieejams augiem (Sarjala, Potila 2005; Rydin, Jeglum 2006). Zems kūdras pH jau pats par sevi nelabvēlīgi ietekmē sakņu augšanu, bet tas arī veicina metāla jonu šķīšanu. Ektomikorizālās sēnes nodrošina šo metālu akumulāciju savā biomasā, līdz ar to nodrošinot, ka tie nenokļūst priedes audos (Read 2000). Mikorizālie procesi iespējami tikai purva virsējā slānī, kur vairāk skābekļa un augstais gruntsūdens līmenis nomāc šos procesus (Filer 1975; Kozłowski 1985). Arī ciānbaktērijas tieši izmanto molekulāro gaisa slāpekli N_2 un pārvērš to augam pieejamā formā kā amoniju vai nitrātu. Simbiotiskās cianoaktērijas spēj dzīvot ķērpju, sūnu, piemēram, sfagnu starpšūnu telpā, kā arī uz sīkkrūmu lapām (Rydin, Jeglum 2006).

Pēkšņa ūdens līmeņa celšanās dažiem parastās priedes indivīdiem izraisa mirstību. Kokaudzē veidojas lielāki vainaga atvērumi, līdz ar to izmainot audzes telpisko struktūru. Tas savukārt ietekmē dzīvo koku gadskārtu platumu variāciju (Sarkkola et al. 2005). Tas norāda, ka dabiskos purvos konkurence starp kokiem ir nevis pēc gaismas un ūdens, bet gan pēc barības vielām un skābekļa, kas atrodas purva virsējā slānī un līdz ar to konkurence noris sakņu līmenī (Ohlson 1995).



Augsnes fizikālās īpašības, valdošie vēji, barības vielu pieejamība, kā arī augsnes temperatūra un gruntsūdens līmenis ir vieni no svarīgākajiem vides faktoriem, kas ietekmē koka sakņu struktūru un funkcionēšanu, kā arī auga balstīšanas efektivitāti (Nicoll, Ray 1996). Zema kūdras temperatūra un zems skābekļa daudzums negatīvi ietekmē parastās priedes sakņu veidošanos (Finér, Laine 1998), to struktūru, kā arī normālu ūdens un minerālvielu uzsūkšanu (Brække 1992). Purvos augošai priedei 86 % fizioloģiski aktīvo sakņu atrodas purva virskārtā – dziļumā līdz 10 cm. Savukārt no 10 līdz 20 cm dziļumā atrodas 12% fizioloģiski aktīvo sakņu un 20 līdz 30 cm dziļumā no purva virskārtas tikai 2% no kopīgā sakņu daudzuma (Залитис 1968; Карпавичюс 1984). Parastā priede purvos reti veido adventīvās saknes. Jaunās saknes parasti aug uz augšu lēzeni vai arī izteikti vertikāli, lai nonāktu daudz labvēlīgākā purva slānī, kur tās nenosmacē ūdens un vairāk ir pieejamas barības vielas – izpaužas negatīvais ģeotropisms.

Mietsakne purva priedēm nav raksturīga vai arī tā funkcionē līdz brīdim, kad koks sasniedz desmit līdz 15 gadu vecumu, bet pēc tam atmirst (Whitehead, Jarvis 1981; Kozłowski 1985; Brække 1992; Rydin, Jeglum 2006). Stabilitāte kokiem, kuriem ir sekla sakņu sistēma, galvenokārt ir atkarīga no augsnes nekustīguma (Nicoll, Ray 1996). Tā kā purvos novēro gan vertikālās plūsmas (ūdens līmeņa maiņa, daudzskārtējas kūdras pacelšanās/nolaišanās) (Zoltai, Pettapiece 1974), gan horizontālās plūsmas (notece, kūdras slīdēšana) (Merc 1967), tad grunts, kurā stiprinās saknes ir uzskatāma par nestabilu. Lai spētu noturēties šādā nestabilā gruntī, kā arī pretoties valdošo vēju ietekmei, tad purvos augošajām priedēm veidojas tā saucamās dēļu saknes un bieži vien visai sakņu sistēmai raksturīga asimetrija (Mickovski, Ennos 2002).

Purvā augošās priedes gadskārtu platuma izmaiņas un to ietekmējošie faktori

Pētot koka, puskrūma vai krūma gadskārtu struktūru un pieaugumu ietekmējošos faktoros, ir jāņem vērā, ka koku ietekmē ne tikai viens konkrēts faktors vien. To var ietekmēt vesela faktoru kopa. Limitējošie faktori iedalāmi divās grupās: ārējie (augsnes mitrums, temperatūra, gaisma, skābeklis, augsnē esošās minerālvielas u.c.) un iekšējie (augšanas regulējošie hormoni, enzīmi u.c.). Iekšējie limitējošie faktori vairāk vai mazāk ir atkarīgi no ārējiem limitējošiem faktoriem (Kaennel, Schweingruber 1995). Bioloģiskie procesi, piemēram, augšana, nevar notikt straujāk par to, ko pieļauj kāds no limitējošiem faktoriem. Koku augšanas gaitu šis faktors var ietekmēt ilgāku laika periodu (vairākas sezonas) – ilglaicīga limitācija, vai arī īsu laika periodu (viena sezona), mainoties no sezonas uz sezonu – īslaicīga limitācija (Fritts 2001). Ja augšanas apstākļi ir labvēlīgi, tad dažādi faktori var būt limitējoši katram kokam audzē individuāli. Tas izskaidro atšķirības koku augšanā un gadskārtu platumu variēšanā vienas audzes ietvaros. Gadskārtu platumi vienas audzes ietvaros variē līdzīgi tikai tad, ja koku augšanu ilglaicīgi

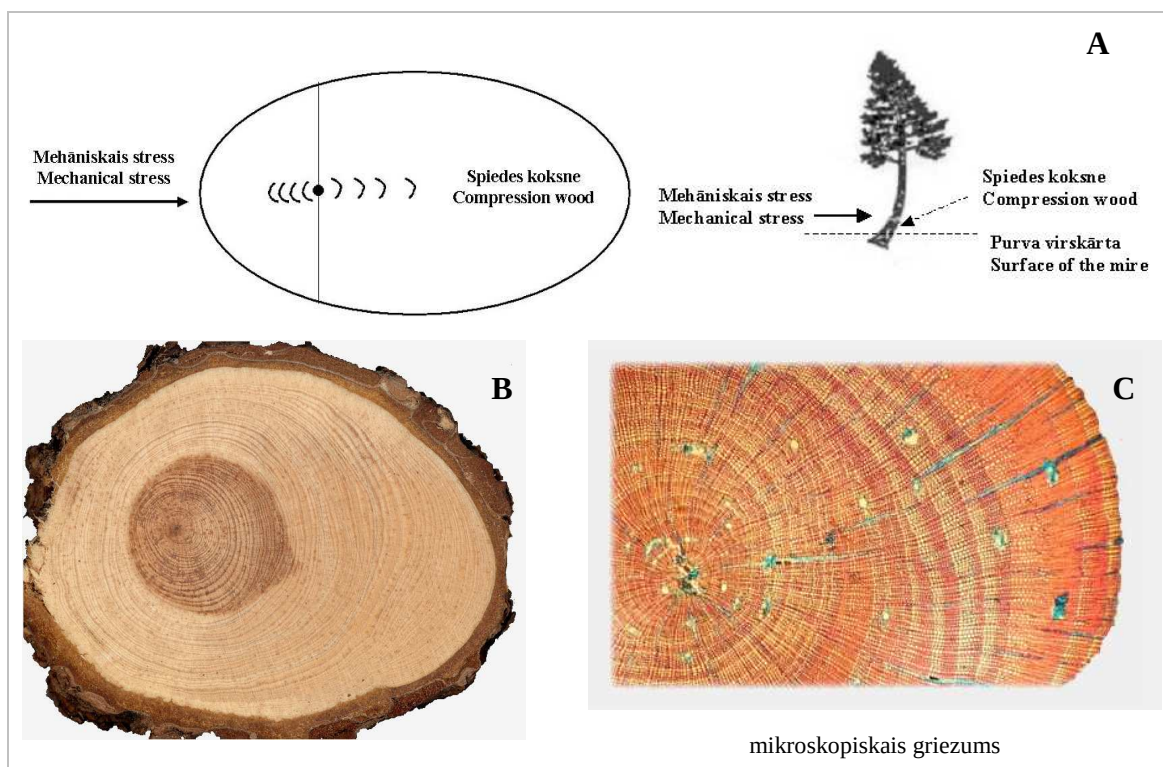


ietekmējis viens vai vairāki faktori, kas skāruši pēc iespējas plašāku teritoriju – vairāki koki ir pakļauti vienādiem apstākļiem (Fritts 2001).

Koksnes anatomisko struktūru nosaka ģenētiskais faktors un līdz ar to, tā ir konstanta katrai sugai un izmantojama sugas noteikšanā. Ģenētiskais un vecuma faktors nosaka arī koka reakciju uz ārējiem faktoriem un tas ir arī jāņem vērā, analizējot gadskārtu platumu variēšanu. Optimālos apstākļos kokaugiem pirmajā dzīves gadā vērojama šaura gadskārta, savukārt, jau nākamajos gados tās ir daudz platākas. Tas skaidrojams ar to, ka strauji pieaug vainaga asimilējošā daļa, kā arī netiek tērēti spēki, lai veidotu ģeneratīvos orgānus. Ar laiku, kokam novecojot, gadskārtu pieaugums vairs nav tik liels, jo kambija darbība nav tik aktīva un līdz ar to, netiek saražotas tik daudz šūnas. Šaurākas gadskārtas ir arī ar sēklām bagātos gados (Lange u.c. 1976, Raven *et. all.* 1999).

Katra kokaugu suga, atkarībā no tās iedzimtības faktora, kas nosaka tās fenotipu, spēj augt un attīstīties noteiktos vides apstākļos – tai piemīt noteikta ekoloģiskā amplitūda (Špalte 1981; Fritts 2001). To sauc par sugu tolerances likumu, ko jau 1911. gadā izskaidroja amerikāņu zinātnieks Viktors Ernests Šelfords (Allaby 2000; Krebs 2008). Ja augšanas apstākļi ir labvēlīgi, tad dažādi faktori var būt limitējoši katram kokam audzē individuāli, līdz ar to vērojama liela atšķirība augšanā un gadskārtu platumu variēšanā vienas audzes ietvaros. Gadskārtu platumi vienas audzes ietvaros variē līdzīgi, ja koku augšanu ilglaicīgi ietekmējis viena vai vairāki faktori, kas skāruši pēc iespējas plašāku teritoriju, kā rezultātā vairāki koki ir pakļauti vienādiem apstākļiem (Fritts 2001).

Mazāk piemērotos augšanas apstākļos koka augšanas gaita ir palēnināta. Tas skaidrojams ar to, ka krasa limitējošo faktoru ietekme, jo īpaši augšanas sezonas laikā, izraisa svārstības auga vielmaiņā un līdz ar to arī kambija aktivitātē (Mauriņa 1987). Kambija aktivitāti galvenokārt ietekmē zema gaisa temperatūra, liels sausums vai liels nokrišņu daudzums, kaitēkļi, noēnojums un valdošie vēji (Карпавичюс 1981; Fritts 2001). Ilga vai mazāk ilgstoša vienpusēja noslogojuma rezultātā (mehāniskais stress), koka stumbrā novēro radiāli ekscentrisku augšanu un pastiprinātu kambija reakciju, kas izpaužas kā reakcijas koksnes (spiedes koksnes) veidošanās (Ланэлайд 1979; Schweingruber 1996; Gärtner 2007; Schweingruber 2007) (2. attēls). Salīdzinājumā ar labvēlīgos apstākļos augošu priežu traheīdām, spiedes koksnes traheīdas ir vairāk lignificētas, īsākas un apaļākas, kā arī ar lielāku starpšūnu telpu (Schweingruber 1996; Burgert et al. 2004; Schweingruber 2007).



2. attēls. Mehāniskā stresa ietekme (A) (pārveidots pēc Fritts 2001): ekscentritāte (B) un spiedes koksne (C) parastās priedes stumbūrā.

Ja kambija aktivitāte ir samazināta, koks veido šauru gadskārtu, kā arī bieži vien gadskārtas pilnīga izveidošanās tiek pārtraukta, veidojot t.s. ķīļveida gadskārtu. Ja kambijs ir neaktīvs, tad augšana vispār var nesākties, konkrētajā gadā neveidojot gadskārtu (iztrūkstošā gadskārta) (Балодис, Кузнецова 1980; Kaennel, Schweingruber 1995). Visbiežāk gadskārtas kokiem iztrūkst stumbra lejasdaļā (Zunde 2003). Iztrūkstošo gadskārtu veidošanās iespējamība palielinās līdz ar koka vecumu (Карпавичюс 1981). Līdz šim veiktos pētījumos novērots, ka priedes vienā stumbra pusē var iztrūkst viena vai divas gadskārtas, bet ir fiksēti gadījumi, kad iztrūkst līdz pat desmit gadskārtām (Карпавичюс 1981).

Vienā augšanas sezonā var veidoties arī vairāk kā viena gadskārta (viltus jeb neīstā gadskārta). Viltus gadskārtas, piemēram, skujkoku koksne ir skaidri saskatāmas kā traheīdu šūnapvalka sabiezējumi, kas ir saistīti ar koksnes blīvuma palielināšanos. Savstarpēji viltus gadskārtas un īstās gadskārtas morfoloģiski neatšķiras, taču tās var atšķirt pēc anatomiskajām īpašībām. Viltus gadskārtas parasti ir daudz šaurākas un novērojama pakāpeniska pāreja starp dažāda blīvuma traheīdu kārtām (Kaennel, Schweingruber 1995; Zunde 2003). Kokam kļūstot vecākam, viltus gadskārtu veidošanās samazinās un tās veidojas tikai koka jaunākajās daļās – zaros vai stumbra augšdaļā (Карпавичюс 1981; Fritts 2001). Publicētajos pētījumos ir sastopama pretrunīga informācija par viltus jeb neīsto gadskārtu veidošanās iespējamību Eiropā augošajiem skujkokiem. Noteikts, ka Eiropas vēsajā un mērenajā klimatā augošiem skujkokiem,



kā arī tiem, kas aug nelabvēlīgos augšanas apstākļos viltus gadskārtas parasti neveidojas (Schweingruber 1980 pēc Zunde 2003). Publicēti ir arī citi pētījumi, kas savukārt apliecina viltus gadskārtu veidošanos purvos augošām priedēm (Ланэлайд 1979; Карпавичюс 1981; Fritts 2001).

Gan iztrūkstošās, gan viltus gadskārtas nosakāmas ar šķērsdatēšanas palīdzību (Балодис, Кузнецова 1980; Kaennel, Schweingruber 1995). Šķērsdatēšana ir izmērīto gadskārtu rindu kvalitātes pārbaude, kad vairākas gadskārtu rindas tiek savstarpēji salīdzinātas pēc gadskārtu platuma variēšanas, sinhronitātes, atpazīstot ikkatru sakritību. Līdz ar to nosaka precīzu katras gadskārtas veidošanās gadu. Analizējamo gadskārtu rindu var šķērsdatēt arī ar jau iepriekš noteiktu referenci vai citiem parametriem (Kaennel, Schweingruber 1995; Fritts 2001).

Gadskārtu izmantošana ekoloģisko un vēsturisko procesu izpētē

Lai iegūtu informāciju par vides faktoru raksturu un mainību ilglaicīgā posmā dabiskās ekosistēmās, nepieciešams izmantot netiešus indikatorus jeb „dabiskos arhīvus”. Šie netiešie indikatori ir jūras un sauszemes sedimenti, ģeomorfologiskās īpatnības, kā arī gadskārtējie slāņi, kurus veido tādi dzīvie organismi kā koraļļi un kokaugi (Bradley 1999 pēc Vaganov *et. all.* 2006).

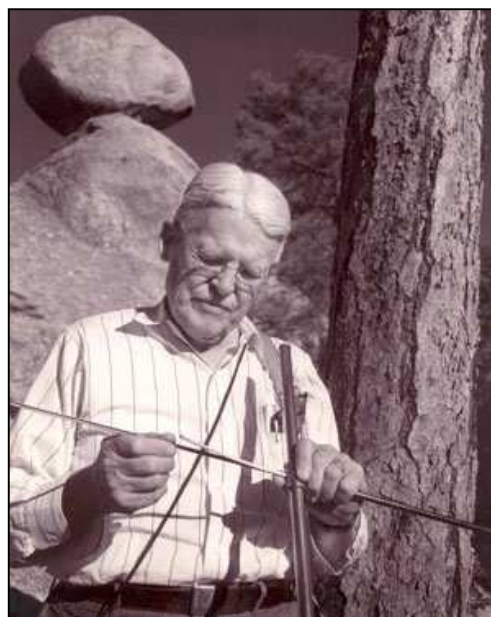
Kā netiešais indikators, koks ir viens no labākajiem pētīšanas objektiem. Tie ir ilgdzīvotāji un līdz ar to, katra to šūna, audu struktūra glabā sevī būtiski apjomīgu informāciju par augšanu ietekmējošiem faktoriem un to mainību laika gaitā – parasti tā ir pat sezonāla informācija (Krebs 2001). Šāda rakstura pētījumos izmanto koku, krūmu un puskrūmu (mellenes, vistenes, virši, brūklenes, miltenes), kā arī daudzgadīgo augu gadskārtu platumu mērījumus. Pētījumi tiek veikti arī šūnu līmenī, kas bieži vien satur vēl detalizētāku informāciju par pētāmajā teritorijā notiekošajiem biotiskajiem procesiem kā piem., konkurence, kaitēkļu uzbrukums, abiotiskajiem procesiem kā klimats, hidroloģija, kā arī par antropogēno jeb cilvēka darbības ietekmi.

Gadskārtu hronoloģijas plaši izmantojamas dažādos ekoloģijas virzienos, klimata un hidroloģijas izpētē, kā arī cilvēces vēstures izpētē un tas sekmē dendrohronoloģijas un dendroekoloģijas teorētisko un metodoloģisko attīstību. Visos šajos pētījumos tiek izmantotas ne tikai dzīva koka gadskārtu hronoloģijas, bet arī miruša koka, kas var būt kā kritāla, balķis kādas ēkas sienā, vēsturiski nozīmīgas gleznas rāmis vai skulptūriņa, vai arī jau tūkstošiem gadu purvā iekonservējušies priede vai ozols.



Zinātnes virziens, kas ir cieši saistīts ar kokaugu gadskārtas platumu variēšanas pētījumiem un to saistību ar iekšējiem un apkārtējās vides faktoriem ir **DENDROHRONOLOĢIJA** (*dendron* = koks, *chronos* = laiks, *logos* = zinātne par). Zinātne, kas balstīta uz koku, krūmu, puskrūmu gadskārtu datēšanu, kā arī, lai analizētu laika un telpas iezīmes fizikālajos un kulturālajos procesos. Gadskārtu platumu datēšanas metode balstās uz faktu, ka vienā teritorijā augoši koki uzrāda līdzīgu atbildes reakciju uz apkārtējo vides faktoru izmaiņām un līdz ar to, izmantojot informāciju, ko ataino gadskārtas, ir iespējams izprast daudzus procesus, kas notikuši gan paša koka augšanā un attīstībā, gan arī vēsturiskos notikumus.

Par dendrohronoloģisko un dendroklimatoloģisko pētījumu aizsācēju tiek uzskatīts Endrjū Elikots Duglass, kurš pētījumus dendrohronoloģijā sāka 1894. gadā un 19.-20. gs. mijā Arizonas Universitātē (ASV) nodibināja “Koku gadskārtu pētīšanas laboratoriju” (Fritts 2001). Šis zinātnieks bija astronoms un viņu interesēja iespēja atrast uz Zemes kādus indikatorus pēc kuriem varētu spriest par Saules aktivitāti. Viņš bija pirmais zinātnieks, kurš atklāja, ka kokus ir iespējams nodatēt un to, ka pastāv sakarība starp koku augšanas ikgadējām izmaiņām un saules aktivitātes cikliem (Fritts 1976). Datēšanas iespējas atklājums ir ļoti nozīmīgs



dendrozinātniekiem, jo īpaši arheologiem. Taču rūpīgāk analizējot un vācot informāciju par koku gadskārtu izpētes vēsturoi, jāatzīst, ka pirmie dendrohronoloģiskie un dendroekoloģiskie pētījumi Teodora un Roberta Hartingu vadībā bija veikti Vācijā jau 19. gs. vidū (Schweingruber 1996; Grissino-Mayer 2003). To skaitā 1855. gadā M.R. Presslers radīja svārpstu koksnes paraugu ņemšanai, kas līdz pat mūsdienām tik pat kā nav mainījis savu sākotnējo dizainu (Grissino-Mayer 2003).

Ar dendrohronoloģiju ļoti cieši saistīti arī daudzi citi koku gadskārtu pētīšanas zinātniskie virzieni. Dendrohronoloģija ir kā pamats šiem virzieniem.

DENDROKLIMATOLOĢIJA – zinātne, kur izmanto koku gadskārtas, lai pētītu un rekonstruētu pagātnes un šī brīža klimatu konkrētajā teritorijā, kā arī izstrādājot modeļus, prognozētu turpmāko tendenci.



Leonadro da Vinči bija pirmais, kas veica dendroklimatoloģiskos pētījumus, atklājot sakrību starp koku gadskārtu platumiem un sausajiem-slajajiem gadiem, kā arī ģeogrāfiski-ekoloģisko sakarību. Savos pierakstos viņš rakstīja: “Nozāgētā koka zaru gadskārtu skaits norāda koka vecumu, kā arī šaurākās un platākās gadskārtas atspoguļo sausos un slapjos gadus. Tiesa, šie koki atspoguļo to individuālo pasauli, kurai tie pieder – ziemeļos (Itālijā) tie ir daudz resnāka diametra nekā dienvidos.”

Mūsdienās tas ir viens no plašākajiem un nozīmīgākajiem pētījuma virzieniem. Izmantojot dendroklimatoloģijas metodes zinātnieki cenšas rast atbildi uz sekojošiem jautājumiem:

1. Vai „Mazais Ledus laikmets” ir bijis sinhrons un vienāds abās zemeslodes pusēs?
2. Cik neparasts ir bijis 20. gadsimta klimats, salīdzinot ar klimatu 2000 gadu laikā?
3. Kādas sekas atstāj vulkānu izvirdumi klimatu un kā tas, savukārt, ietekmē koku augšanu?
4. Kāda ir cilvēka ietekmes nozīme klimata izmaiņā?

Galvenās problēmas, kas saistītas ar meteoroloģiskajiem datiem:

1. bieži vien klimatiski dati ir no vienas teritorijas, bet gadskārtu paraugi iegūti citā, kurā var būt savādāks lokālais klimats;
2. daudzu klimatisko datu rindas ir pārāk īsas un ar daudzām nepilnībām un tādēļ nav izmantojamas dendroklimatoloģiskajai kalibrēšanai.

Iegūtos rezultātus par klimatu un tā ietekmi uz koku augšanu var interpretēt tādā gadījumā, ja iz izpildījušies vairāki priekšnosacījumi:

1. koku augšanu jāietekmē, galvenokārt, tikai vienam klimatiskajam parametram – temperatūrai vai nokrišņiem;
2. augšanas vietai ir jābūt homogēnai gan no iekšējo, gan no ārējo apstākļu viedokļa;
3. klimatiskiem datiem ir jābūt atbilstošiem paraugu ņemšanas vietai;
4. jāpārzina sugu augšanas īpatnības, lai šīs īpatnības neizskaidrotu kā klimata ietekmes sekas – ekoloģiskais aspekts.

DENDROARHEOLOĢIJA – zinātnes nozare, kas izmantojot dendrohronoloģiskās metodes nosaka:

1. vecu ēku un mākslas artefaktu vecumu;
2. laika posmu, kad koks nocirst, kurā valstī tas audzis un kur tālāk transportēts.



Dendroarheoloģiskie pētījumi tiek veikti visai plaši visā pasaulē, jo īpaši Āzijas valstīs, kur tiek datēti tempļi un apbedījumi. Iegūtā informācija sniedz precīzāku un plašāku izpratni par senču dzīvesveidu, tradīcijām, par sadarbību tirdzniecības jomā, kā arī iespējams noskaidrot dažādu vērtīgu mākslas artefaktu izgatavošanas gadu un līdz ar to atšķirt oriģinālus no kopijām.

Latvijā vadošais speciālists ir Dr. Māris Zunde, kura vadībā nodatēta Āraišu ezerpils (seno latgaļu nocietināta dzīvesvieta 9.-10. gs.), kā arī šobrīd tiek veikti plaši pētījumi Vecrīgā un Cēsu pilī (3., 4. attēls).



3. attēls. Āraišu ezerpils.



4. attēls. Cēsu pils.

DENDROEKOLOĢIJA – zinātne, kurā izmantojot koku gadskārtas, nosaka un pēta faktorus, kas ietekmē Zemes ekosistēmas. No koku gadskārtām iespējams noskaidrot:

1. kaitēkļu uzbrukumus, to cikliskumu un ietekmi uz konkrētās teritorijas audzi;
2. pieaugošā CO₂ koncentrācijas ietekmi uz koku augšanu;
3. gaisa, augsnes un ūdens piesārņojums ietekmi uz koku augšanu;
4. antropogēnās ietekmes intensitāti un kā tā ietekmē meža vitalitāti.

DENDROPIROHRONOLOĢIJA – zinātne, kurā izmanto koku gadskārtas, lai datētu un pētītu pagātnē un mūsdienās notiekošos ugunsgrēkus – to biežumu, intensitāti, kā arī ietekmi uz koku augšanu, veģetāciju un meža reģenerāciju kopumā. Datēšana notiek pēc ugunsgrēka atstātajām rētām koka stumbrā (5., 6. attēls).

DENDROHIDROLOĢIJA – zinātne, kurā izmanto gadskārtas, lai izpētītu un rekonstruētu hidroloģiskās īpašības kā gruntsūdens līmenis, upes un straute straumes ātrums, ūdens līmeņus ūdenstilpnēs pagātnē un mūsdienās, kā arī lai noteiktu nokrišņu daudzuma izmaiņas. Galvenais no jautājumiem ir tas, kādas hidroloģiskas izmaiņas ir notikušas pēdējo 2000 gadu laikā un kā tās ietekmēja un ietekmē koku augšanu.



5. attēls. Ugunsgrēka rēta koka stumbrā.



6. attēls. Koka stumbra šķērsriezums. Bultas norāda ugunsgrēka rētas un degšanas gadus.

Visos šajos pētījumu virzienos izmantojams gadskārtu hronoloģijas, kas veidotas gan no dzīviem kokiem, gan mirušiem – sausokņiem, kritālām, baļķiem, kas ir ēku konstrukcijās, koka skulptūrām, fosilie kokiem (Schweingruber 1996; Leuschner et al. 2007; Esper et al. 2008).

Paraugu iegūšana un apstrādes metodes

Kokaugu pētīšanas un paraugu ņemšanas metodes ir visdažādākās. Tās ir atkarīgas no izvirzītajiem mērķiem un sagaidāmajiem rezultātiem. Šūnu līmenī ir var analizēt dažādākos parametrus – šūnu apvalka biezumu, agrīnās un vēlīnās koksnes blīvumu, kambija aktivitāti, jo īpaši pēc ugunsgrēkiem utt.. Visbiežāk dendrohronoloģijā un dendroklimatoloģijā izmanto pašu vienkāršāko parametru, kuru visai viegli izmērīt – kopējo gadskārtas platumu.

Vienkāršākais datu ievākšanas veids ir koka nociršana un stumbra disku iegūšana. Šādu metodi var izmantot, ja vēlamais paraugu skaits nav liels vai arī koki ir cietuši vējgāzē (7. attēls).



7. attēls. Stumbra diska nozāģēšana no vētrā cietušā koka.



8. attēls. Koksnes urbuma iegūšana ar Preslera svārpstu.

Otrs veids, kas ir mazāk traumējošs kokam ir urbumu iegūšana ar Preslera svārpstu (8. attēls). Parasti urbums tiek iegūts 1.3 m augstumā, taču bieži vien ir vēlams urbumu iegūt pēc iespējas tuvāk sakņu kaklam. No viena koka ieteicams iegūt vismaz divus urbumus, jo koka

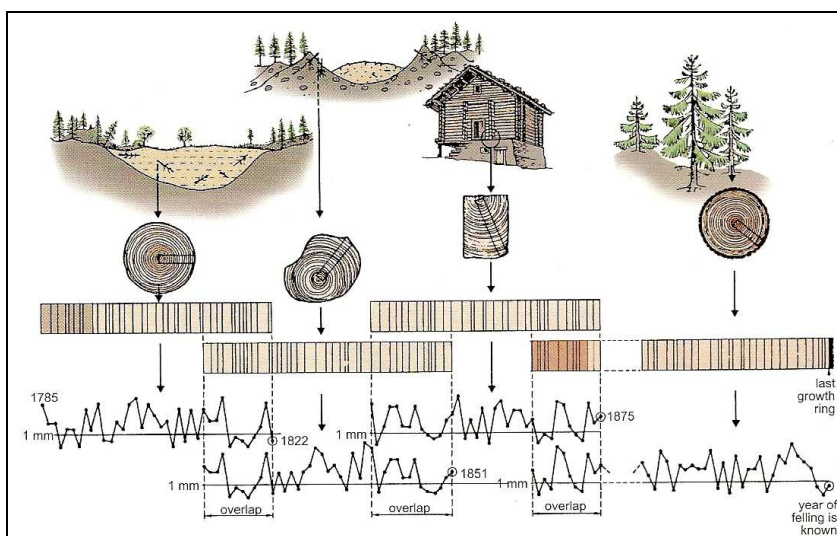


stumbra dažādās pusēs gadskārtu platums vienam un tam pašam gadam var būt dažāds – raksturīga ekscentrisitāte. Šāda nevienāda gadskārtu platuma veidošanās stumbrā saistāma ar, piemēram, apgaismojumu, mehāniskiem traucējumiem un citiem faktoriem.

Iegūtie diski vai urbumi tiek sagatavoti tālākai datu iegūšanai – rūpīgi noslīpēti ar smilšpapīru un ieskanēti, ja gadskārtas vai šūnas tiek mērītas, izmantojot datorprogrammas. Mūsdienās dendrohronoloģiskie pētījumi nav iedomājami bez dažādu datorprogrammu palīdzības.

Pēc gadskārtu platumu noteikšanas seko **šķērsdatēšana** jeb mērījumu kvalitātes pārbaude. Tas ir process, kurā šauro un plato gadskārtu raksts no viena koka var tikt precīzi salikt kopā ar cita koka gadskārtu rakstu. Šķērsdatēšana ir ļoti svarīgs process, jo īpaši klimata ietekmes izpētē, veicot šo darbību, tiek atrastas iztrūkstošās vai viltus gadskārtas, vai vienkārši mērīšanas procesā neuzmanības pēc izlaistu gadskārtu. Līdz ar to atrastās kļūdas, jo ļauj zinātniekiem izvairīties no kļūdainiem rezultātiem. Šķērsdatēt var ne tikai kopējos gadskārtu platumus, bet arī rudens koksnes platumus, viltus gadskārtas un iztrūkstošās gadskārtas. Gadskārtu raksts variē sinhroni starp kokiem, jo pastāv vienāda atbilde uz, piemēram, klimata ietekmi.

Ar šķērsdatēšanas palīdzību iespējams datēt jau sen bojā gājušus kokus, kuri ir atrasti, piemēram, kādā ūdenstilpnē (ozoli, kas ilgu laiku atrodas ezeros) vai purvos (priedes un ozoli). Ar šķērsdatēšanas palīdzību iespējams akurāti piemērot kalendāros laikus koku gadskārtām, meklējot atbilstību starp gadskārtu sekvenci un jau esošo hronoloģiju. Šķērsdatēšanu un hronoloģijas veidošana parasti iesākas ar paraugiem no dzīviem kokiem, kuriem ir konkrēti zināms gads, kad veidojās pēdējā gadskārta (9. attēls).



9. attēls. Šķērsdatēšanas princips.



Lai varētu veikt tālākos pētījumus, un iegūt statistiski ticamus rezultātus, tad paraugi gadskārtu platumu izmaiņu analīzei jāievāc vismaz no 20 kokiem. No šo koku gadskārtu rindām tiek veidotas hronoloģijas, kuras šīm rindām veidotas hronoloģijas. Šķērsdatēšana un hronoloģijas veidošana jāveido vienas sugas ietvaros, jo uz vides faktoru ietekmi katra suga reaģē savādāk.

Izmantotā literatūra

- Ågren J., Zackrisson O. 1990. Age and size structure of *Pinus sylvestris* population on mires in central and northern Sweden. *Journal of Ecology*, 79: 1049-1062.
- Allaby M. 2000. *Basics of Environmental Science*. 2nd ed. London, New York: Routledge, 344 pp.
- Bragg O., Lindsay R. 2003. Strategy and Action Plan for Mire and Peatland Conservation in Central Europe. The Central European Peatland Project (CEPP), Publ. No. 18, Wetlands International. Wageningen, 93pp.
- Brække F.H. 1992. Root biomass changes after drainage and fertilization of a low-shrub pine bog. *Plant and Soil*, 143: 33-43.
- Brūmelis G., Strazds M., Eglava Ž. 2009. Stand structure and spatial pattern of regeneration of *Pinus sylvestris* in a natural treed mire in Latvia. *Silva Fennica*, 43: 767-781.
- Burgert I., Frühmann K., Keckes J., Fratzl P., Stanzl-Tschegg S. 2004. Structure-function relationships of four compression wood types: micromechanical properties at the tissue and fibre level. *Trees*, 18: 480-485.
- Esper J., Niederer R., Bebi P., Frank D. 2008. Climate signal age effects – evidence from young and old trees in the Swiss Engadin. *Forest Ecology and Management*, 255: 3783-3789.
- Filer T.H. 1975. Micorrhizae and soil microflora in a green tree reservoir. *Forest Science*, 24: 36-39.
- Finér L., Laine J. 1998. Root dynamics at drained peatland sites of different fertility in southern Finland. *Plant and Soil*, 201: 27-36.
- Fritts H.C. 2001. *Tree rings and climate*. Caldwell, New Jersey: Blackburn Press, 567 pp.
- Gärtner H. 2007. Glacial Landforms, Tree Rings: Dendrogeomorphology. In: Elias S.A (ed.), *Encyclopedia of Quaternary Sciences*, Vol. 2, Elsevier, 979-988.
- Grissino-Mayer H.D. 2003. A manual and tutorial for the proper use of an increment borer. *Tree-ring research*, 59: 63-79.
- Gunnarsson U., Rydin H. 1998. Demography and recruitment of Scots pine on raised bogs in eastern Sweden and relationships to microhabitat differentiation. *Wetlands*, 18: 133-141.
- Hökkä H., Alenius V., Penttilä T. 1997. Individual-tree basal area growth models for Scots pine, pubescent birch and Norway spruce on drained peatlands in Finland. *Silva Fennica*, 31: 161-178.
- Jutras S., Hökkä H., Alenius V., Salminen H. 2003. Modelling mortality of individual trees in drained peatland sites in Finland. *Silva Fennica*, 37: 235-251.



- Kaennel M., Schweingruber F.H. 1995.** Multilingual Glossary of Dendrochronology. Terms and Definitions in English, German, French, Spanish, Italian, Portuguese and Russian. Berne, Stuttgart, Vienna, 467 pp.
- Kalniņa L. 2008.** Purvu veidošanās un attīstība Latvijā. Grām.: Pakalne M. (red.) Purvu aizsardzība un apsaimniekošana īpaši aizsargājamās dabas teritorijās Latvijā. Rīga: Jelgavas tipogrāfija, 20-25.
- Kozłowski T.T. 1985.** Soil aeration, flooding and tree growth. *Journal of Arboriculture*, 11: 85-96.
- Kozłowski T.T. 1997.** Responses of woody plants to flooding and salinity. *Tree Physiology Monographs*, 1:1–29.
- Kramer P.J. 1969.** Plant and soil water relationships: a modern synthesis. New York: McGraw-Hill, 482 pp.
- Krebs Ch.J. 2001.** Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance, 5th edition. San Francisco, CA, USA: Benjamin Cummings, 695 pp.
- Krebs Ch.J. 2008.** The ecological world view. 1st.ed. California: University of California Press, 592 pp.
- Lange V., Mauriņš A., Zvirgzds A. 1976.** Dendroloģija. Rīga: Zvaigzne, 304 lpp.
- Leuschner H.H., Bauerochse A., Metzler A. 2007.** Environmental change, bog history and human impact around 2900 B.C. in NW Germany – preliminary results from a dendroecological study of a sub-fossil pine woodland at Campemoor, Dümmer Basin. *Vegetation History and Archaeobotany*, 16: 183-195.
- Linderholm H.W., Leine M. 2004.** An assessment of twentieth century tree-cover changes on a southern Swedish peatland combining dendrochronology and areal photograph analysis. *Wetlands*, 24: 357-363.
- Mannerkoski H. 1991.** Relation between tree roots and soil aeration on drained peatlands. In: Jeglum J.K., Overend R.P. (ed.), *Peat and peatlands – diversification and innovation*. Canadian Society for Peat and Peatlands, 1: 109-114.
- Mauriņa H. 1987.** Augu fizioloģija. Rīga: Zvaigzne, 358 lpp.
- Mickovski S.B., Ennos A.R. 2002.** A morphological and mechanical study of the root systems of suppressed crown Scots pine *Pinus sylvestris*. *Trees*, 16: 274-280.
- Naugžemys D., Žvingila D., Aučina A., Rančelis V. 2006.** Comparison of DNA polymorphism in seedlings of *Pinus sylvestris* L. from different populations by RAPD markers. *Biologija*, 1: 30-35.
- Neimane U., Baumanis I., Strauts A. 2008.** Dažādu priedes ekotipu pēcnācēju ražības un kvalitātes salīdzinājums. *Mežzinātne*, 17: 38-47.
- Nicoll B.C., Ray D. 1996.** Adaptive growth of tree root systems in response to wind action and site conditions. *Tree Physiology*, 16: 891-898.
- Ohlson M. 1999.** Differentiation in adaptive traits between neighbouring bog and mineral soil populations of Scots pine *Pinus sylvestris*. *Ecography*, 22: 178-182.
- Ohlson M., Zackrisson O. 1992.** Tree habitat establishment and microhabitat relationships in north Swedish peatlands. *Canadian Journal of Forest Research*, 22: 1869-1877.
- Ohlson M., Økland R. H., Nordbakken J.-F., Dahlberg B. 2001.** Fatal interactions between Scots pine and Sphagnum mosses in bog ecosystem. *Oikos*, 94: 425-432.



- Paavilainen E., Päivänen J. 1995.** Peatland forestry: ecology and principles. Ecological Studies 111. Berlin: Springer, 248 pp.
- Pakalne M. 2008.** Purva biotopi un to aizsardzība. Grām.: Pakalne M. (red.) Purvu aizsardzība un apsaimniekošana īpaši aizsargājamās dabas teritorijās Latvijā. Rīga: Jelgavas tipogrāfija, 8-19.
- Polacek D., Kofler W., Oberhuber W. 2006.** Radial growth of *Pinus sylvestris* growing on alluvial terraces is sensitive to water-level fluctuations. New Phytologist, 169: 299-308.
- Raven P. H., Evert R. F., Eichhorn S. E. 1999.** Biology of plants/6th edition. USA: W. H. Freeman and Company/Worth Publishers, 944 pp.
- Read D.J. 2000.** The mycorrhizal status of *Pinus*. In: Richardson D.M. (ed.), Ecology and Biogeography of *Pinus*. Cambridge: Cambridge University press, 324-340.
- Richardson D.M., Rundel P.W. 2000.** Ecology and biogeography of *Pinus*: an introduction. In: Richardson D.M. (ed.), Ecology and Biogeography of *Pinus*. Cambridge: Cambridge University press, 3-46.
- Riņķis G., Ramane H. 1989.** Kā barojas augi? Rīga: Avots, 151 lpp.
- Rydin H., Jeglum J. 2006.** The biology of peatlands. Oxford: Oxford University Press, 343 pp.
- Sarjala T., Potila H. 2005.** Effect of ectomycorrhizal fungi on nitrogen mineralisation and the growth of Scots pine seedlings in natural peat. Plant and Soil, 269: 171-180.
- Sarkkola S., Hökkä H., Laiho R., Päivänen J., Penttilä T. 2005.** Stand structure dynamics on drained peatlands dominated by Scots pine. Forest Ecology and Management, 206: 135-152.
- Schweingruber F.H. 1996.** Tree rings and environmental dendroecology. Birmensdorf, Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research. Berne, Stuttgart, Vienna, Haupt, 609 pp.
- Schweingruber F.H. 2007.** Wood structure and environment. Berlin: Springer-Verlag, 279 pp.
- Shoulders E. 1975.** Temperature, root aeration, and light influence slash pine nutrient uptake rates. Forest Science, 21: 401-410.
- Šķiņķis C. 1992.** Hidromeliorācijas ietekme uz dabu. Rīga: Zvaigzne, 299 lpp.
- Špalte E. 1981.** Kāds diriģents nosaka šīs gadskārtas? Dabas un vēstures kalendārs. Rīga, 101-104.
- Teskey R.O., Hinckley T.M. 1986.** Moisture: effects of water stress on trees. In: Hennessey T.C., Dougherty P.M., Johnson J.D. (ed.), Stress physiology and forest productivity. Dordrecht: Martinus Nijhoff Publishers, 9-33.
- Tiner R.W. 1999.** Wetland indicators: a guide to wetland identification, delineation, classification, and mapping. Lewis Publishers, Boca Raton, 65-66.
- Vaganov E.A., Hughes M., Shashkin A.V. 2006.** Growth dynamics of conifer tree rings. Berlin Heidelberg: Springer-Verlag, 351 pp.
- Whitehead D., Jarvis P.G. 1981.** Coniferous forests and plantations. In: Kozlowski T.T. (ed.), Water Deficits and Plant Growth. VI. Woody plant Communities. New York: Academic Press, 50-128.
- Zahner R. 1968.** Water deficits and growth of trees. In: Kozlowski T.T. (ed.), Plant Water Consumption and Response. Vol.II. Water deficits and plant growth. New York, London: Academic Press, 191-244.



- Zoltai S.C., Pettapiece W.W. 1974.** Tree distribution on perennially frozen earth hummocks. Arctic and Alpine Research, 6: 403-411.
- Zunde M. 2003.** Kultūrvēsturisko un dabas objektu dendrohronoloģiskā datēšana un tās perspektīvas Latvijā. Promocijas darbs. Rīga, Latvijas Universitāte, 224 lpp.
- Балодис В. А., Кузнецова Т.А. 1980.** Метод выявления выпадающих годовичных колец древесины. Моделирование и прогнозирование в экологии. Межвузовский сборник научных трудов. Рига: ЛГУ, 156-163.
- Белоцерковская О.А., Романов В.В. 1967.** Микроклиматические особенности градово-мочажинного комплекса верхового болота. Природа болот и методы их исследований. Наука. Ленинград, 196-200.
- Ефремов С.П., Пименов А.В. 2004.** Посевные качества семян болотных и суходольных экотипов *Pinus sylvestris* L.. Хвойные бореальной зоны 2: 56-60.
- Залитис П.П. 1968.** Динамика среднесуточного прироста сосны и ели в осушенном осоково-тростниковом типе лесорастительных условий. Вопросы гидролесомелиорации, 127-167.
- Карпавичюс И. 1981.** Чувствительность (изменчивость) отдельных деревьев сосны в нормальных и болотных условиях среды. Пространственные изменения климата и годовичные кольца деревьев. Каунас: Институт ботаники Литовской ССР, 62-68.
- Карпавичюс И. 1984.** Групповая изменчивость радиального прироста сосны в болотных условиях местопроизрастания. Временные и пространственные изменения климата и годовичные кольца деревьев. Каунас, Институт ботаники Литовской ССР, 1: 74-80.
- Купчинов Н.Н. 1963.** Изменения прироста в сосняках на мелиорированных торфяно-болотных почвах в Белорусской ССР. Доклады совещания по геоботаническому исследованию болот северо-запада СССР. Труды по ботанике 7. Тарту, 316-327.
- Ланэлайд А. И. 1979.** Болотные формы сосны обыкновенной как индикаторы динамики верховых болот. Автореферат диссертации. Тартуский государственный университет.
- Метс Л.Я. 1967.** Колебания верхних слоев сфагнового болота в зависимости от осатков. Природа болот и методы их исследований. Ленинград: Наука, 213-217.
- Муратова Е.М., Седельникова Т.С. 2004.** Геномные и хромосомные мутации у сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в экстремальных условиях произрастания. Хвойные бореальной зоны 2: 128-140.
- Пятецкий Г.Е. 1963.** О росте и формировании древостоев на осушенных низинных болотах южной Карелии. Доклады совещания по геоботаническому исследованию болот северо-запада СССР. Труды по ботанике 7. Тарту, 306-315.
- Рожков А.А., Козак В.Т. 1989.** Устойчивость лесов. Агропромиздат. Москва, 33-38.
- Седельникова Т.С., Пименов А.В., Ефремов С.П. 2004.** Морфология пыльцы сосны обыкновенной на болотах и суходолах. Лесоведение 6: 58-75.
- Смоляк Л.П. 1963.** Влияние уровня грунтовых вод на жизнедеятельность сосны на верхнем болоте. Доклады совещания по геоботаническому исследованию болот северо-запада СССР. Труды по ботанике 7. Тарту, 328-336.