

VYTAUTO DIDŽIOJO UNIVERSITETAS

Giedrius ŠIDLAUSKAS

**PAPRASTOSIOS PUŠIES MEDYNŲ TVARUMĄ SĄLYGOJANTYS
VEIKSNIAI GLOBALIOS KAITOS SĄLYGOMIS**

Mokslo daktaro disertacija
Žemės ūkio mokslai, Miškotyra (A 004)

Kaunas, 2020

Mokslo daktaro disertacija rengta 2013–2020 m. Vytauto Didžiojo universitete pagal LR švietimo, mokslo ir sporto ministro 2019 m. vasario 22 d. įsakymu Nr. V-160 suteiktą doktorantūros teisę Vytauto Didžiojo universitetui.

Mokslinis vadovas

prof. dr. **Algirdas Augustaitis** (Vytauto Didžiojo universitetas, Žemės ūkio mokslai, Miškotyra A 004).

TURINYS

PAGRINDINĖS SANTRUMPOS	5
ĮVADAS	6
1. LITERATŪROS APŽVALGA	11
1.1. Paprastoji pušis ir augimas klimato kaitos sąlygose	11
1.2. Paprastosios pušies bandomieji želdiniai ir jų reikšmė pušynų tvarumui	14
1.3. Medžių kamienų radialusis prieaugis ir jį sąlygojantys veiksniai	17
1.4. Paprastosios pušies medynai ekstremalaus streso sąlygomis	19
1.5. Genetinė įvairovė ir jos tyrimai trumpa apžvalga	21
2. TYRIMO OBJEKTAI, APIMTIS IR METODAI	24
2.1. Objektai	25
2.2. Pagrindiniai tyrimų metodai	32
3. REZULTATAI IR JŲ APTARIMAS	37
3.1. Paprastosios pušies Prokazin serijos bandomųjų želdinių populiacijų medžių būklę ir produktyvumą sąlygojantys veiksniai	37
3.1.1. Pušų geografinės kilmės reikšmė jų dendrometrinių parametrų kaitai	37
3.1.2. Aplinkos veiksnių kompleksiškas poveikis pušų, atstovaujančių skirtingoms populiacijoms, dendrometrinių parametrų kaitai	41
3.1.3. Paprastosios pušies populiacijos kilmės reikšmė jos atskirų individų lajos būklei Vidurio Lietuvos sąlygomis	45
3.1.4. Meteorologinių veiksnių poveikis pušų, atstovaujančių skirtingoms populiacijoms, augimui	54
3.1.5. Skirtingų populiacijų augimo Vidurio Lietuvos sąlygomis prognozė ir rekomendacijos	63
3.2. Aplinkos veiksnių įtaka paprastosios pušies atskirų genetinių grupių individų parametrams, lajų būklei ir kamienų prieaugiui formuotis	68
3.2.1. Tiro pusamžio sąlygiškai natūralaus pušyno DNR polimorfizmas	68
3.2.2. Medžių genetinės įvairovės reikšmė jų lajų būklei, dendrometriniams parametrams ir radialiajam periodiniam prieaugiui	68
3.2.3. Meteorologinių veiksnių poveikis medžių metinei rievei formuotis pušyno skirtingose genetinėse grupėse	71
3.2.4. Aplinkos užterštumo kompleksiškas poveikis medžių metinei rievei formuotis skirtingose pušyno genetinėse grupėse	74

3.2.5. Tirtų genetinių grupių dendrometrinių rodiklių ir genetinės įvairovės rodiklių sąsajos	78
3.3. Skirtingų genetiškai giminingų paprastosios pušies individų grupių reakcija į spyglius grauziančių kenkėjų padarytą žalą.....	79
3.3.1. Tirtų medynų DNR polimorfizmas	80
3.3.2. Medžių konkurencijos reikšmė išgyvenant stresą, sukeltą spyglius grauziančių kenkėjų.....	82
3.3.3. Medžių konkurencijos ir išskirtų genetinių grupių (klasterių) reikšmė pušų dendrometriniams, būklės ir kamieno prieaugio parametrams	84
3.3.4. Išskirtų genetinių grupių pušų pasiskirstymas pagal konkurencinio indekso intervalus.....	85
3.3.5. Atskirų genetinių grupių pušų augimo ypatumai ir sąlygojantys veiksniai.....	87
3.3.6. Tirtų genetinių klasterių dendrometrinių rodiklių ir genetinės įvairovės rodiklių sąsajos	91
3.4. Paprastosios pušies genetiškai panašių medžių grupių reakcija į teršalų (azoto ir sieros dioksido) poveikį	91
3.4.1. Reprezentatyvių taršos pakenktų medynų DNR polimorfizmas.....	92
3.4.2. Konkurencijos reikšmė reprezentatyvių taršos pakenktų medynų išlikusių pušų dendrometriniams parametrams, lajų būklei ir kamieno prieaugiui į skersmenį	94
3.4.3. Išskirtų genetinių grupių pušų pasiskirstymas pagal konkurencinio indekso intervalus.....	101
3.4.4. Pušų augimo ypatumai išgyvenant stresą	104
3.4.5. Meteorologinių veiksnių poveikis įvairių genetinių grupių pušų radialiajam prieaugiui	106
3.4.6. Tirtų genetinių klasterių dendrometrinių rodiklių ir genetinės įvairovės rodiklių sąsajos	110
3.5. Įvairių paprastosios pušies populiacijų ir medynų skirtingų genetinių grupių pušų būklės ir produktyvumo pokyčių dėsningumai globalios kaitos (meteorologinės, taršos, kenkėjų invazijos) sąlygomis	111
IŠVADOS	116
PADĖKA.....	118
LITERATŪRA	119

PAGRINDINĖS SANTRUMPOS

Adaptacija – populiacijos genetinės struktūros pasikeitimo procesas dėl gamtinės atrankos, lemiantis geresnę prisitaikymą prie specifinės aplinkos

Alelis – viena iš kelių tos pačios DNR (arba RNR) sekos formų;

Defoliacija – medžio lapų ar spyglių netekimas ar neišsivystymas lyginant su medžiu turinčiu visą lapiją (visiškai sveiku)

DNR – deoksiribonukleorūgštis

Efektyvus alelių skaičius – tai alelių skaičius, kuris gali egzistuoti populiacijoje;

Genetinė įvairovė – esminis bioįvairovės komponentas. Tai genetinis kintamumas tarp populiacijų ir jų viduje. Didesnė įvairovė simbolizuoja vertingesnius genetinius išteklius

Genetinės grupės (GG) – giminingų genotipų grupės, kurių giminytės laipsnis grupės viduje skiriasi (tikimybių skirtumai).

Genotipas – organizmo paveldimumo faktorių visuma

GG – genetinė grupė

He – tikėtinas heterozigotiškumas

Heterozigotas – individas, kuris suformuoja daugiau nei vienos rūšies gametas, nes joje yra skirtingi vieno ar kelių genų aleliai arba skirtingas genų išsidėstymas. Heterozigotiškumas siejamas su aukštesniu gyvybingumu, atsparumu.

Ho – faktinis heterozigotiškumas

Inbrydingas – giminingų genotipų kryžminimasis

KI – konkurencijos indeksai

Polimorfizmas – biologinis reiškiny, kai organizmų populiacija ar šeima yra susiskirsčiusi į individų grupes (morfas), kurios ryškiai skiriasi viena nuo kitos savo morfologiniais ir fiziologiniais požymiais;

Populiacija – paprastosios pušys atkeltos iš skirtingų augimo regionų

Produktyvumo rodikliai – medynų vidutiniai dendrometriniai rodikliai skersmenys (D, cm) ir vidutinis aukštis H

SSR metodas – Genetiškai giminingų individų grupės nustatytos pagal neutralios genomo dalies DNR trumpų kartotinių sekų ilgio polimorfizmo žymenis

ĮVADAS

Tyrimo mokslinė problema

Miškų tvarumas (angl. *Forest sustainability*) apibūdinamas kaip miško geba išlaikyti produktyvumą, biologinę įvairovę, jų integralumą laikui bėgant, bei žmogaus veiklos ir naudojimo sąveiką (Chadwick, 2003; Ozolinčius, 2010). Tvaraus miškų vystymosi koncepcija yra susijusi su jų gebėjimu prisitaikyti prie besikeičiančių aplinkos sąlygų (Matisons et al., 2019). Daugelį metų miškai vystėsi pagal natūralius gamtos dėsnius (Matyas, 2007). Kartais blogėjančių miškų būklę lemdavo tradiciniai (natūralūs) veiksniai: meteorologiniai, grybinės ligos, vabzdžiai (Augustaitis 2005; 2010; 2018). Dabar miškų būklę veikia ne tik natūralūs veiksniai, bet ir antropogeninė veikla – oro tarša, kirtimai (Verbylaite et al., 2017). Žinios apie genetinės įvairovės pasiskirstymą, paprastosios pušies prisitaikymą prie besikeičiančių aplinkos sąlygų – meteorologinių, aplinkos užterštumo ir kenkėjų invazijų yra vienos iš svarbiausių 21 amžiaus iššūkių (Augustaitis and Bytnerowicz, 2008; Stravinskiene et al., 2013; Touma et al., 2015; Sicard et al., 2016; Hebda et al., 2017; Pureswaran et al., 2018). Genetinė įvairovė įvardinama kaip miškų tvarumo ir ekosistemų stabilumo pagrindas (Rajora ir Mosseler, 2001). Tyrimais pagrįstos priemonės pušynų genetinei įvairovei didinti užtikrina pušynų darnią plėtrą. Ankstesni paprastosios pušies genetiniai tyrimai buvo siejami su genetinės struktūros (Danusevičius, Buchovska, et al., 2013) ir įvairovės (Sebastiani et al., 2012) produktyvumo ir ekonominio naudingumo ar medienos kokybės (Stahl, 1998) gerinimu.

Paprastoji pušis yra viena iš labiausiai išplitusių medžių rūšių taip išlikdama labiausiai tyrinėjama (Matias ir Jump, 2012). Pirmasis užfiksuotas geografinio perkėlimo tyrimas, kuris atliktas 1745 metais. Kai H. L. Duhamel du Monceau surinko paprastosios pušies sėklas iš skirtingų provenencijų (Baltijos regiono Rusijos Škotijos ir kai kurių Centrinės Europos dalių) ir perkėlė į Prancūzijoje esančią teritoriją (All, 1971). Medžių savybė modifikuoti fenotipinį plastiškumą, klimatui besikeičiant yra svarbi kai vertiname genetinę populiacijų adaptaciją prie besikeičiančių aplinkos sąlygų (Matyas, 1996). Tyrimais nustatyta, kad medžių prisitaikymas reikšmingai priklauso nuo genetinės įvairovės ir geografinės populiacijos kilmės (Schaberg et al., 2008; Tóth et al., 2017). Poledynmečio kolonizacijos metu, buvo nulemta skirtinga paprastosios pušies populiacijos struktūra (Buchovska et al., 2013). Geografinė populiacijos kilmė reikšmingai nulemia genetinės įvairovės skirtumus, šie rodikliai galėtų būti reikšmingi populiacijų atrankoje, tačiau reikalingi detalesni eksperimentai (Rajora et al., 2016). Šiems tyrimams puikiai tinka provenencijų tyrimai (Danusevičius, 2000). Šių bandymų išskirtinumas – galime palyginti skirtingus genotipus, augant tose pačiose vietos sąlygose (Yuliya Savva et al., 2002a). Nors tik genetinė įvairovė nelemia prisitaikymo prie besikeičiančių augimo sąlygų. Medžių augimą kai kada reikšmingiau sąlygoja klimatinės sąlygos, nei

adaptacinės provenencijos savybės (Yuliya Savva et al., 2002b). Tačiau užterštose aplinkos sąlygose sustiprėja sparčiau augančių medžių reakciją į aplinkos taršą lemianti genetinė kontrolė, taip užtikrinanti geresnę prisitaikymą prie nepalankių sąlygų (Danusevičius, Marozas, et al., 2013).

Taigi kyla klausimas ar skirtingos genetikos ir skirtingos medžių reakcijos į klimato veiksnius, ar skirtingos genetinės grupės ir jų reakcijos panašios? Šiame darbe bandėme šį klausimą išspręsti, išskeldami hipotezę: *individai, atstovaujantys skirtingoms paprastosios pušies populiacijų kilmėms ar skirtingoms genetinėms grupėms, pasižymi reikšmingai skirtingomis reakcijomis į aplinkos veiksnių kaitą.*

Tyrimų rezultatai rodo (Augustaitis, 2006; Augustaitis ir kt., 2010, 2010(a), 2011; 2012, 2014), kad ši medžių rūšis yra jautri ir aplinkos užterštumui, ir klimatinių veiksnių ekstremumams. Įvairios taršos komponentės, ypač rūgščiosios iškritos, iš esmės gali keisti medyno genetinę sudėtį per mažiau tolerantiškų genotipų žūtį (Bashalkhanov et al., 2013). Tačiau kokių laipsniu šie genetiniai pokyčiai vyksta ir kokią įtaką sumažėjusi įvairovė turi medyno atsikūrimui pasibaigus taršos neigiamam poveikiui bei tolimesniam jo tvariam vystymuisi žinių stinga (Chalupka, 1998). Taip pat netyrinėta yra ir konkurencijos įtakos reikšmė pušų gyvybingumui ir prieaugiui gausios taršos sąlygomis bei jų atsikūrimo intensyvumui, taršai sumažėjus individo lygmenyje. Dėl kompleksiško ar atskirų veiksnių poveikio nusilpusius pušynus gali lengvai pažeisti kenkėjai ir pirmiausia – lapus graužiantys vabzdžiai (Augustaitis ir kt., 2005). Tačiau nepaisant šių veiksnių kompleksiško ir sinergetinio poveikio, žūva tik atskiri individai, o didžioji dalis bendrijos sugeba atsikurti, taip užtikrindami pušynų tolimesnę tvarų vystymąsi. Bendrijos genetinė įvairovė, galimai yra vienas iš pagrindinių veiksnių, užtikrinančių pušynų atsparumą ir gebėjimą atsikurti po ekstremalių veiksnių poveikio.

Mokslinė hipotezė

Individai, atstovaujantys skirtingoms paprastosios pušies populiacijų kilmėms ar skirtingoms genetinėms grupėms, pasižymi reikšmingai skirtingomis reakcijomis į aplinkos veiksnių kaitą.

Disertacinio darbo tikslas

Tikslas – nustatyti paprastosios pušies populiacijų ir medynų skirtingų genetinių grupių pušų būklės ir produktyvumo pokyčius skirtingomis aplinkos (meteorologinėmis, foninio ir lokalaus užterštumo ir kenkėjų invazijų) sąlygomis.

Mokslinių tyrimų uždaviniai

1. Nustatyti paprastosios pušies rytinio Europinio paplitimo arealo populiacijų prisitaikymo prie vidurio Lietuvos besikeičiančių meteorologinių sąlygų laipsnį atsižvelgiant į jų dendrometrinius parametrus ir radialinio prieaugio formavimosi ypatumus.
2. Nustatyti Lietuvos šiaurės rytinės dalies pušies populiacijos skirtingų genetiškai giminingų medžių grupių paprastųjų pušų reakciją pagal lajų būklės ir stiebo radialaus prieaugio pokyčius į aplinkos natūralius veiksnius (temperatūrą, kritulius ir foninį užterštumą).
3. Nustatyti skirtingų genetiškai giminingų medžių grupių paprastųjų pušų reakciją į natūralų stresorių – spyglius graužiančių kenkėjų padarytą žalą.
4. Nustatyti skirtingų genetiškai giminingų medžių grupių paprastųjų pušų reakciją į antropogeninį stresorių – lokalaus užterštumo azoto ir sieros junginių poveikį.
5. Įvertinti skirtingų genetiškai giminingų medžių grupių paprastųjų pušų reakcijas į skirtingas aplinkos sąlygas.

Detaliosios hipotezės (Ginamieji teiginiai)

H1. Paprastosios pušies populiacijų kilmės geografinės padėties pietų–šiaurės kaitos gradientas Vidurio Lietuvos sąlygomis yra reikšmingesnis šių populiacijų lajų būklei ir vidutiniams dendrometriniams parametrams negu populiacijų kilmės geografinės padėties rytų–vakarų kaitos gradientas.

H2. Atskirų Lietuvos pušies populiacijų genetiškai panašių grupių individų reakcijos pagal jų būklės ir prieaugio pokyčius į besikeičiančias natūralias aplinkos sąlygas (meteorologiją ir foninį užterštumą) yra panašios.

H3. Skirtingų genetiškai giminingų medžių grupių paprastųjų pušų reakcija į spyglius graužiančių kenkėjų padarytą žalą yra nevienoda.

H4. Paprastosios pušies medynų, augančių įvairaus lokalaus užterštumo sąlygomis, skirtingų genetiškai panašių medžių grupių pušys skirtingai reaguoja į teršalų daromą poveikį.

Mokslinis darbo naujumas

Pirmą kartą nustatytos skirtingų paprastosios pušies populiacijų kilmės individų skirtingos kamieno radialaus prieaugio formavimosi reakcijos į Vidurio Lietuvos meteorologinių veiksnių poveikį.

Įrodyta, kad skirtingų genetinių medžių grupių paprastųjų pušų reakcijos į aplinkos natūralių veiksnių poveikį yra skirtingos. Skirtingos yra ir skirtingų genetiškai giminingų medžių grupių paprastosios pušies individų reakcijos į spyglius graužiančių vabzdžių ir oro užterštumą poveikį.

Pirmą kartą įvertinta medžių genetinės įvairovės reikšmė medžių lajų būklei ir prieaugiui, jai veikiant kompleksiskai kartu su medžio konkurencijos indeksu, meteorologiniais veiksniais ir lokaliu ar foniniu užterštumu.

Praktinė darbo reikšmė

Išaiškintos skirtingos paprastosios pušies populiacijų kilmės individų reakcijos įgalina atrinkti populiacijas, kurioms augti Lietuvoje yra geriausios sąlygos, jų prisitaikymas yra artimas vietinėms pušies populiacijoms, dėl ko ateityje būtų galima jas naudoti genetinei Lietuvos pušynų įvairovei didinti, taip didinant jų atsparumą nepalankiems aplinkos veiksniams bei gebėjimą slopinti klimato šiltėjimą ateityje.

Genetinių medžių grupių, kurių individai pasižymi skirtingomis reakcijomis į aplinkos kaitą, išskyrimas leidžia tobulinti miškininkavimo pagrindinius principus Lietuvos miškuose, užtikrinant Lietuvos pušynų tvarų vystymąsi ir slopinant aplinkos globalios kaitos naujas grėsmes.

Mokslinių publikacijų disertacijos tema sąrašas

1. Augustaitis Algirdas, Augustaitienė Ingrida, Baugarten Manuela, Bičenkienė Steigvilė, Girgždienė Raselė, Kulbokas Gintaras, Linkevičius Edgaras, Marozas Vitas, Mikalajūnas Marius, Mordas Henrik, Mozgeris Gintautas, Petrauskas Edmundas, Pivoras Ainis, **Šidlauskas Giedrius**, Ulevičius Vidmantas, Vitas Adomas, Matyssek Rainer “Tree ring formation as an indicator of forest capacity to adapt to the main threats of environmental changes in Lithuania” *Science of the total environment*, 615, 2018, p. 1247–1261 <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.09.169>
2. **Giedrius Šidlauskas**, Almantas Kliučius, Algirdas Augustaitis “Vietinių ir tolimųjų paprastosios pušies (*Pinus sylvestris* L.) medžių būklė eksperimentiniuose vidurio Lietuvos želdiniuose” // *Miškininkystė*. 2019, 1(83). p. 68–81
3. **Giedrius Šidlauskas**, Marius Mikalajūnas, Ainis Pivoras, Inga Juonytė, Gintaras Pivoras “Integrated effect of meteorology, air pollution and surface ozone on crown condition and stem increment of scots pine trees under different site conditions”. *Proceedings of the 8th international scientific conference Rural development, 2017 Akademija. The 8th International Scientific Conference RURAL DEVELOPMENT 2017: Bioeconomy Challenges ABSTRACTS BOOK 23–24th November, 2017*, p. 815–822.
4. Marius Mikalajūnas, **Giedrius Šidlauskas**, Edgaras Linkevičius “Comperatyve studies of the significance of competition indices and genetic diversity of scots pine trees on their reaction to changes in meteorology and air pollution”. *Proceedings of the 8th international scientific conference Rural development, 2017, Akademija. The 8th International Scientific*

Pranešimai tarptautinėse mokslinėse konferencijose

1. **Giedrius Šidlauskas.** “Response of the scots pine growth of east european populations on climate condition in central Lithuanian field trial”, Rural development, Jelgava, 2014.
2. Marius Mikalajūnas, **Giedrius Šidlauskas.** “Comperatyve studies of the significance of competition indices and genetic diversity of scots pine treles on their reaction to changes in meteorology and air pollution”, Rural development, Akademija, 2017.
3. **Giedrius Šidlauskas,** Ainis Pivoras, Marius Mikalajūnas, Diana Juonytė, Gintaras Pivoras. “Integrated effect of meteorology, air pollution and surface ozone on crown condition and stem increment of scots pine trees under different site conditions”, Rural development, Akademija, 2017.

1. LITERATŪROS APŽVALGA

1.1. Paprastoji pušis ir augimas klimato kaitos sąlygose

Paprastoji pušis (*Pinus sylvestris* L.) – labiausiai paplitusi iš *Pinus* genties rūšis. Užimanti platų natūralų paplitimo arealą ir skirtingas klimatinės zonas medžių rūšis (Euforgen, 2009; Giertych, 1991). Gyvena 200–300 (400) metų, aukščio 23–27 m ir 50–80 cm skersmens. Pirmasis derėjimas priklauso nuo aplinkos, dirvožemio sąlygų ir ypatingai nuo medyno tankio. Pavienės pradeda žydėti 12–15 metų, medynuose 30–40 metų. Žydi gegužės–birželio mėnesiais (Ozolinčius R., 1998; Krakau et al., 2013). Paprastosios pušies paplitimo ribos prasideda nuo Vakarų Europos iki rytinės Sibiro dalies, nuo Kaukazo kalnų pietinės pusės bei Anatolijos regiono ir į šiaurę iki Arkties rato Fenoskandijoje (Shutaev and Giertych, 1997). Lietuvoje, paprastoji pušis aptikta Pleistoceno pradžioje prieš 2,588 milijonų metų, o jau prieš 5 tūkstančius metų, sudarė apie 30 % medynų ploto (Kairiūkštis, 1962). Paprastoji pušis Lietuvoje ir yra svarbiausia medžių rūšis tiek socialiniu ir ekonominiu aspektu (Miškų ūkio..., 2019). Miškų ūkio statistikos duomenimis, 2019 metais Lietuvoje miškų plotas užėmė 33,7 % teritorijos. Spygliuočių medynai sudaro 55,6 % visų miškų (Miškų ūkio..., 2019). Didžiausioji ekosistemų dalis atitenka paprastosioms pušims, todėl pušynų tvarus vystymasis yra esminis miškininkystės elementas. Tvaraus miškų vystymosi koncepcija yra susijusi su miškų gebėjimu prisitaikyti prie besikeičiančių aplinkos sąlygų. Aukšta genetinė įvairovė įvardijama kaip kertinis aspektas tvaraus vystymosi procese. Be to, kryžminantis giminingiems individams, itin mažėja palikuonių gyvybingumas (Williams, Savolainen, 1996; Griffin, 1990). Tačiau tiek gamta kintant klimatui, tiek žmogus, dirbtinai, keičia medžių genetinę įvairovę (Neale, 1985; Buchert et al., 1997; Namkoong et al., 2002; Tóth et al 2017). Dėl didėjančio antropogeninio spaudimo tiek tiesiogiai ūkinėmis priemonėmis, tiek netiesiogiai per taršą ir su ja susijusią klimato kaitą miško medžių populiacijų genetinė įvairovė mažėja (Danusevičius, 2013). Klimatui keičiantis per greitai, gamtinės populiacijos gali nespėti natūraliu būdu prisitaikyti prie temperatūros pokyčių. Pastarojo laikotarpio globalūs pokyčiai rodo, jog ekstremalūs veiksniai gali pažeisti miškus, ypač tuos, kurie jau buvo pažeisti kitų stresorių, tokių kaip aplinkos užterštumas. Pušynų reakcija į besikeičiančias aplinkos sąlygas – džiūstant, metiniam prieaugiui mažėjant – požymis, kilęs dėl padidėjusios taršos, vabzdžių invazijos, ligų protrūkio. Miškų ekosistemos greitai ir tiesiogiai keičiasi vykdant ūkinę veiklą bei kintant žmonių skaičiui. Akivaizdžiai tai atsispindi miškuose, daugėjant šiltnamio dujų, kylant vidutinei metinei temperatūrai apie 1,5 °C nuo 1970 metų. Prognozuojama, jog metinė temperatūra kils dar 2–4 °C, šitaip sukeldami pasaulines sausras (European Environmental Agency, 2019a). Taip pat nurodoma, kad metiniai

krituliai nuo 1960 m. Šiaurės rytų ir šiaurės vakarų Europoje didėja iki 70 mm per dešimtmetį. Nors, kai kuriose Pietų Europos vietose jis sumažėjo iki 90 mm per dešimtmetį (European Environmental Agency, 2019b). Ateityje numatomi kritulių pokyčiai bus panašūs. Nustatyta tendencija, kad metinių kritulių padaugės Šiaurės Europoje, o pietų Europoje jų sumažės (European Environmental Agency, 2019b). Paviršiaus temperatūra labiausiai pakilo per dešimtmetį ir padidėjo 0,325 °C, o galiausiai krituliai Lietuvoje nuo 1960 iki 2015 m. padidėjo 20 mm per dešimtmetį. Šie pokyčiai rodo, kad Lietuva yra labiausiai paveikta Europos šalies pagal klimato kaitą. Klimato kaitos scenarijai prognozuoja greitą aplinkos sąlygų kaitą (Melo et al., 2007; Ozolinčius, 2010; Matias ir Jump, 2012; Ozolinčius et al., 2014), klimato šiltėjimą, oro taršos poveikio didėjimą (Augustaitis ir Bytnerowicz, 2008). Prognozuojamos vabzdžių invazijos (Toigo et al., 2017; Pureswaran et al., 2018). Nustatyta, kad klimatas, jo permainos tiesiogiai veikia medžių augimą ir jų lajų būklę (Augustaitis, 2005). Šie pokyčiai pirmiausia paveiks jau augančius medynus (Matyas, 2007). Miškų ekosistemas tai gali veikti dvejopai. Teigiamas poveikis tas, jog padidės energija augti (Lindner et al., 2010), padidėjus CO₂ dujoms pagausės vandens įsisavinimas bei pailgės vegetacijos periodas (Ozolinčius, 2012). Neigiamas poveikis – sumažės medžių neatsparumas aukštai ar žemai temperatūrai, naujoms ligoms, padidės medžių mirtingumas (Allen et al., 2010). Vykstant klimato kaitai, šiltėjant žiemoms, pavasariams ir vasaroms, dažnėjant sausroms ir besniegėms žiemoms, ankstyvėjant augalų vegetacijos periodui, ima sausėti pelkės. Tikėtina, jog besikeičiantis klimatas pakeis pelkių hidrologinį režimą, kuris paveiks pušų greitesnį augimą, nepageidaujamą pelkių augmenijos pasikeitimą (Ruseckas, 2010). Medžių augimą ir jų būklę sąlygoja daugybė veiksnių: vidiniai (amžius, genetinės ir bioekologinės savybės, išsivystymo klasė ir kt.) ir išoriniai (meteorologinės sąlygos, aplinkos tarša, augavietė, dirvožemio derlingumas bei drėgnumas, kenkėjai, ligos). Šių veiksnių poveikis turi lemiamos reikšmės medžių būklei ir augimui (Ozolinčius, 1998, 1999; Augustaitis, 2005). Vidiniai veiksniai, esant palankioms sąlygoms, lemia tam tikrai rūšiai būdingą augalo dydį ir formą. Tokiems veiksniams priskiriamos biologinės ir genetinės medžio savybės, jo amžius ir kilmė. Šie skirtingi veiksniai veikia medžio augimą ir būklę ne kiekvienas atskirai, o tarpusavyje glaudžiai susiję ir vienas nuo kito priklausydami (Ozolinčius, 1998, 1999). Išoriniai veiksniai yra visa medį supanti aplinka. Šie veiksniai skirstomi į natūralius ir antropogeninius. Natūraliems veiksniams priskiriami tie, kurie sąlygiškai nepriklauso nuo žmogaus veiklos. Natūraliuosius veiksnius galima suskirstyti į dvi grupes – biotinius ir abiotinius. Biotiniai veiksniai apima medžių konkurenciją su kitais sumedėjusiais ar žoliniais augalais, medžių sąveiką su mikroorganizmais, ligų ir kenkėjų bei žvėrių poveikį. Abiotiniai veiksniai apibrėžiami kaip neorganinės aplinkos visuma, veikiantis organizmus. Pagal poveikį medžio augimui išskiriami šie abiotiniai veiksniai: klimatas ir meteorologiniai veiksniai, dirvožemio sąlygos (Ozolinčius, 1998; Stravinskienė, 2009).

Literatūroje nurodoma, kad temperatūros pokyčiai, ypač šaltis yra vienas iš veiksnių, lemiančių prisitaikymą prie šiltėjančio klimato (Andersson ir Fedorkov, 2004; Toigo et al., 2017; Matison et al., 2019), taip pat sausra (Taeger et al., 2013; Ameztegui et al., 2017), grybinių infekcijų sukeltos ligos (Margareta, 1986; Adamson, 2015), skirtingų genotipų augimo konkurencija tarp skirtingų genotipų (Egbäck, Högberg ir Nilsson, 2012). Daugelį metų miškai vystėsi pagal natūralius gamtos dėsnius. Kartais blogėjančią miškų būklę lemdavo tradiciniai (natūralūs) veiksniai: meteorologiniai, grybinės ligos, vabzdžiai ir pan. Antropogeniniai veiksniai gali būti skirstomi į susijusius su tiesiogine žmogaus ūkine veikla (miško kirtimai, sausinimas, tręšimas) ir netiesiogiai veikiančius medžių augimą ir būklę. Netiesioginiai veiksniai atsiranda dėl pramonės, energetikos, transporto emisijos, žemės ūkio chemizavimo, pavojingų atliekų ir toksinių medžiagų patekimo į aplinką, rekreacijos, stichinių avarių gamyboje ir pan. Tiesioginis poveikis dažnai sukelia antrinį, netiesioginį poveikį. Medžiai, kaip pagrindiniai miško ekosistemų komponentai pasižymi dideliu jautrumu aplinkos taršai (Juknys et al., 2002). Miškai, jei būtų sveiki, akumuliuotų, mechaniškai filtruotų atmosferinę taršą ir sudarytų palankias sąlygas biologinėms sistemoms, turi ir turės didelę reikšmę ir dabar, ir ateityje. Pavyzdžiui, statant azotinių trąšų gamyklą (AB „Achema“) reikėjo iškirsti dalį miško (tiesioginis poveikis), tačiau buvo sunku numatyti, kad pastačius gamyklą dėl teršiamo oro ims miškai džiūti (netiesioginis poveikis) (Ozolinčius, 1998; Karazija ir kt., 2008; Stravinskienė, 2009). Klimato kaitai progresuojant, galimi dabartinių ekosistemų suderinamumo trukdžiai, todėl prognozuojamas stipresnės kenkėjų populiacijų augimas, dažnai siekiantis epideminis lygmenis (Burdon et al., 2006). Neretai ilgaamžių sumedėjusių augalų rūšys kaip paprastoji pušis savo ontogenezeje patiria keliolika tokių epideminio lygmens kenkėjų invazijų (Alfaro et al., 2002). Jų palikuonys atskuria iš išlikusių motinmedžių, kurie, tikėtina, yra gyvybingesni ir tolerantiškesni kenkėjų invazijoms (Kiss and Yanchuk, 1991). Todėl tampa aktualu ištirti, kokį poveikį medyno genetinei įvairovei ir erdvinei genetinei struktūrai gali turėti invazinio lygmens kenkėjų pažeidimai, kas savo ruožtu lemtų esminius medyno būklės ir produktyvumo pokyčius. Dėl klimato kaitos laukiami vis dažnesni epideminio lygmens kenkėjų pažeidimai pušynuose. Paprastasis pušinis pjūklelis (*Diprion pini* L.) ir verpikas vienuolis (*Ocneria monacha* L.) yra pagrindiniai pušies spyglius graužiantys kenkėjai, reguliariai sukeltantys gan didelę ūkinę žalą pietryčių Lietuvos pušynuose. Surinkti duomenys rodo, kad šie kenkėjai pažeidžia pušis nevienodai (Augustaitis 2005). Nustatyta, kad panaudojus prieš paprastą pušinį pjūklelį biologinį insekticidą Foray-48B, medynų vidutinė defoliacija per 3 metų laikotarpį sumažėjo nuo 43 % iki 26,0 % (Augustaitis ir kt. 2005). Medžio padėtis medyne esminę reikšmę turėjo pasibaigus ekstremaliam periodui, t. y. medžių būklės atsikūrimo laikotarpiu. Aukštesnis medžio išsivystymo rangas užtikrino intensyvesnę būklės, o kartu ir priaugio atsikūrimą (Augustaitis, 2006). Išsamių studijų apie genetinį atsparumą šiam kenkėjui užsienyje nėra daug, o Lietuvoje

jos dar nėra pradėtos. Neištyrinėta ir konkurencijos indekso reikšmė pažeidimo intensyvumui, medžio tikimybei išgyventi ir būklei atsikurti. Medynų produktyvumas priklauso nuo dviejų tarpusavyje susijusių procesų – medžių augimo ir atkritimo (medynų išsiretinimo) intensyvumo (Juknys et al., 2003). Natūralūs procesai ar žmogaus ūkinė veikla pirmiausia paveikia medyno tankumą, kurio pokyčiai tiesiogiai sąlygoja pagrindinio komponento – medžių parametrus (Augustaitis, 1996). Medyno tankumas yra vienas iš pagrindinių našumą atspindinčių rodiklių. Medžių prigijimas ir išlikimas – vienas iš svarbiausių ekonominių rodiklių miškininkystėje (Gūlcū, 2017), o medžių žuvimas yra pagrindinis kriterijus vertinant medyno būklę. Tad vieningai sutariama, kad medžių būklė ir jų žūtis yra neatsiejami vienas nuo kito rodikliai (Dobbertin ir Brang, 2001). Todėl medžių išlikimui ir jo reikšmei medynui formuotis darbe buvo išskirtas padidintas dėmesys.

1.2. Paprastosios pušies bandomieji želdiniai ir jų reikšmė pušynų tvarumui

Keičiantis klimatui, vietinės paprastosios pušies populiacijos natūraliu būdu gali nespėti prisitaikyti prie naujų sąlygų (Danusevičius, Gabrilavičius, 2001, Aučina et. al., 2005; Bužinskas, Danusevičius, 2016). Klimato kaitos pokyčių padariniams spręsti ir genotipų, toleruojančių naujas besikeičiančias sąlygas pasitelkiamos įvairios selekcinės programos (Matyas, 1994; Krakau et al., 2013). Tik tie genotipai, kurie turi tinkamą tam tikromis klimato sąlygomis augimo ritmą, gali turėti teigiamos įtakos būsimų kartų genetinei sudėčiai (Hannerz, 1998). Paprastoji pušis puikiai prisitaiko prie besikeičiančių sąlygų ir auga skirtingomis klimato sąlygomis (Savva et al., 2002). Platus rūšies išplitimas leidžia palyginti ir įvertinti skirtingų ekoklimatinių sąlygų įtaką medžių augimui ir gyvybingumui. Šiems tikslams skirti tyrimai ir rūšies perkėlimo bandymai (Danusevičius, 2000; Alia et al., 2001; Oleksyn et al., 2002). Medžio prisitaikymo galimybės prie tam tikrų adaptacinės aplinkos sąlygų vadinamas adaptyvumu (Račkauskaitė, Danusevičius, 2015). Svarbiausi Lietuvos klimato zonoje paprastosios pušies fenologiniai požymiai yra sezoninio augimo pradžios ir pabaigos laikas, pumpurų gilios ir negilios ramybės būsenos laikas ir stiprumas, ūgliu sumedėjimas bei atsparumas šalčiui (Persson, 1992; Matisons et al., 2019). Pušies genotipų sugebėjimas išvengti šalnų ir pakęsti žiemos šalčius yra tampriai susijęs su jų augimo ritmu – aktyvaus augimo periodo pradžia ir pabaiga. Pušies medžių gebėjimas baigti augti pakankamai anksti, kad laiku tinkamai sumedėtų ūgliai, turi adaptacinę savybę. Genotipai, kurie turi tinkamą tam tikromis klimato sąlygomis augimo ritmą, gali turėti teigiamos įtakos būsimų kartų genetinei sudėčiai. Siekiant prisitaikyti prie besikeičiančių temperatūros pokyčių, yra nustatyta augimo ritmo požymių įvairovė tarp spygliuočių populiacijų rūšių arealo dalyse, ypač klimato gradiente iš pietų į šiaurę (Kawecki and Ebert, 2004; Eriksson, G, Ekberg I, 2006). Spygliuočių medžių rūšių populiacijų augimo

ritmo požymiai yra tampriai susiję su jų natūralaus augimo vietų geografiniais kintamaisiais, kurie atspindi fotoperiodą (santykinę dienos ir nakties trukmę), ir klimato sąlygas populiacijos kilmės vietose (Danusevičius, Gabrilavičius, 2001). Medžių adaptacijai naujoje vietovėje reikalingi sveiki ir išsivystę medžiai. Kad medžių populiacija prisitaikytų ir augtų sveikomis lajomis, turi būti parinkta tinkama adaptacinė aplinka. Taip pat pažymima, kad medžiai, augdami naujose aplinkose, demonstruoja skirtingą adaptyvumo laipsnį (Račkauskaitė ir Danusevičius, 2015). Jų augimas ir prisitaikymas priklauso nuo įgytų genetinių savybių (Oleksyn et al., 1994; Forrest, 2000; Abraitienė ir Pliūra, 2001; Aučina, 2003; Buchovska ir Danusevičius, 2012; Danusevičius et al., 2014; Bužinskas ir Danusevičius 2018). Skirtingos geografinės kilmės populiacijų medžiai pasižymi savitu adaptacijos lygmeniu (Jansons and Baumanis, 2005); (Matisons et al., 2019), produktyvumu (Matyas, 2007), atsparumu (Eriksson et al., 1980; Andersson ir Fedorkov, 2004; Savolainen et al., 2004) bei morfologiniais lajų požymiais (Forrest et al., 2000; Piper et al., 2015). Jei defoliacija yra medžių spyglių netekimo procentinė išraiška, tai skirtingų populiacijų lajų būklės kintamumas galėtų būti siejamas su spyglių žiotelių dydžiu, kiekiu ar spektrinėmis savybėmis. Tyrimais nustatyta, kad žiotelių skaičiaus ir spyglio ilgio geografinis pasiskirstymas priklauso nuo populiacijos kilmės. Šiaurinių populiacijų medžiai turi mažiau žiotelių, nes jos prisitaikiosios augti šaltesnėmis klimatinėmis sąlygomis (Gritytė ir Danusevičius, 2014). Skirtingų populiacijų medžių spyglių elektromagnetinės spinduliuotės atspindys yra nevienodas. Jų skirtumai įrodyti pagal artimosios infraraudonosios spinduliuotės atspindžio intensyvumą (Danusevičius et al., 2014; Juodkienė et al., 2017). Todėl atsižvelgdami į ankstesnių tyrimų rezultatus, sprendžiame, kad miškų adaptaciją veikia visas kompleksas veiksnių, iš kurių išskirti kurį nors vieną svarbiausią – gana sudėtingas procesas dėl šių veiksnių daugiareikšmės sąveikos. Kaip atsakas į šiltėjantį klimatą, populiacijų perkėlimas iš šiaurinių klimato zonų į šiltesnes, gali padėti modeliuoti klimato kaitos scenarijus, klimatui šiltėjant (Gülcü, 2017). Europoje vienas iš pirmųjų perkėlimo į kitas klimatinės sąlygas tyrimų yra atliktas Louis de Vimorin 1857 (Wright et al., 1996). Tarptautinė miškų tyrimų organizacija (Union of Forest Research Organizations (IUFRO) organizavo paprastosios pušies perkėlimo bandymus 1907, 1938, 1939 and 1982 metais (Giertych, 1979; Oleksyn, 1992; Stephan and Liesebach, 1996). Buvusioje Sovietų sąjungoje, 1974–1976 metais buvo įkurti 33 paprastosios pušies perkėlimo bandymai. Kurie pavadinti „Prokazin“ bandymais (Shutaev, and Giertych, 1997).

Lietuvoje paprastosios pušies (*Pinus sylvestris* L.) populiacijų perkėlimo bandymai pradėti 1960 metais Paneriuose, vadovaujant M. Voronecui ir S. Solodovnikovui. Vėliau geografinių želdinių bandymas, kurio autorius buvo dr. Pranas Džiaukštas (Danusevičius, 2000) įveistas 1961 metais Švenčionėliuose. Lietuvoje pušynų reakcija į besikeičiančias ir dirbtinai pakeistas adaptacines aplinkas ir sąlygas pradėta tyrinėti jau 1975 m. Kazlų Rūdos mokomosios urėdijos

teritorijoje įveistoje Europos ir Azijos populiacijų paprastosios pušies bandomųjų želdinių plantacijoje (Abraitis, Eriksson, 1996; Abraitis, 1999; Danusevičius, 2000; Danusevičius, 2001; Danusevičius ir kt., 2003). Rezultatai apie Prokazin serijos bandymus buvo paviešinti moksliniuose straipsniuose (Abraitis, Eriksson, 1996, 1998; Danusevičius, 2001, 2003). Paprastosios pušies kilmų bandymai išskirti kaip efektyvus būdas parinkti tinkamus sodmenis ateities miškams (Abraitis, Eriksson, 1996). Bandymų rezultatai gilina žinias apie medžių adaptaciją (Kerpauskaitė, Danusevičius, 2016), leidžia patikrinti perkėlimo kryptis, atstumus ir naudą (Danusevičius, 2000). Teigiama, kad egzistuoja bendri dendrometrinių parametrų kaitos dėsningumai, priklausantys nuo populiacijos kilmės geografinės padėties, t. y. ilgumos ir platumos. Populiacijų produktyvumo mažėjimas dažnai stebimas jas perkeliant šiaurės–pietų kryptimi (Kuzmina, 1999). Antra vertus, populiacijas perkeliant iš pietinių regionų į šiaurinius, jos tampa mažiau atsparios ligoms ir kenkėjams, dėl ko taip pat dažnai sumažėja jų produktyvumas (Baumanis et al., 1982; Pikhel'gas, 1982). Perkėlimas iš vėsesnių į šiltesnio klimato zonas gali padėti prognozuoti pušies populiacijų atsaką į šiltėjantį klimatą (Eriksson et al., 1980; Shutyajev, Gietrych, 1997). Teigiama, kad perkėlimo efektas netolimais atstumais jas perkeliant iš šiaurės į pietus, sėklų produktyvumui išlieka toks pat arba yra geresnis palyginti su vietinėmis populiacijomis (Baumanis et al., 1986; Wells and Wakeley, 1966). Tačiau sėklos, perkeltos tolimais atstumais šiaurės–pietų kryptimi, sąlygoja mažesnį produktyvumą, palyginti su vietinėmis populiacijomis (Shutyajev and Veresin, 1990; Iroshnikov, 1977; Kuzmina 1999). Berlin M. (Berlin et al., 2016) teigia, kad pušų išlikimas yra vienas iš svarbiausių rodiklių, nurodančių populiacijos gebėjimą prisitaikyti prie naujų klimato sąlygų. Lietuvoje įveisti paprastosios pušies populiacijų bandomieji želdiniai pasiekė patikimo genetinio vertinimo amžių ir juos ištyrus galima gauti daug vertingos informacijos apie populiacijų adaptyvumą, reakciją į perkėlimo sukeltus aplinkos pokyčius (Kerpauskaitė Danusevičius, 2016; Bužinskas ir Danusevičius, 2018). Nepaisant gausių tyrimo rezultatų gautų bandomuosiuose želdiniuose, nepakankamas dėmėsis iki šiol buvo skiriamas dendrochronologinei pušų augimo analizei. O būtent intensyvios klimato kaitos sąlygomis dendrochronologiniai tyrimai tampa ypač reikšmingi, vertinant ne tik populiacijų ar kilmų produktyvumą ir būklę naujose augimo sąlygose, bet ir jų prisitaikymo laipsnį bei, kas ypač svarbu, gebėjimą slopinti ne tik patį klimato šiltėjimą, bet ir galimai naujas su klimato kaita susijusias kylančias grėsmes. Todėl šiame darbe pirmą kartą buvo pamėginta atskleisti skirtingų pušies kilmų prisitaikymo prie vidurio Lietuvos klimatinių sąlygų laipsnį per jų metinės rievės formavimosi ypatumus paskutiniuoju 30 metų laikotarpiu.

1.3. Medžių kamienų radialusis prieaugis ir jį sąlygojantys veiksniai

Medžių metinės rievės (jų plotis ir struktūra), augimo procese kaupiančios informaciją apie aplinkoje vykstančius pokyčius ir reiškinius, integraliai atspindi visų ekologinių veiksnių poveikį (Fritts, 1976; Ozolinčius, 1994). Mokslininkai, nagrinėję medžių radialiojo prieaugio ryšius su gamtoje vykstančiais procesais, konstatuoja, kad medžio augimo intensyvumą sąlygoja ne pavieniai aplinkos veiksniai, o jų kompleksas (Augustaitis, 2005). Šiame komplekse svarbūs vidiniai (genetinės ypatybės, konkurencija) ir išoriniai (šviesa, šiluma, maisto medžiagos, drėgmė, dirvožemio aeracija ir kt.) veiksniai (Stravinskienė, 2002). Radialusis medžių kamienų prieaugis plačiai naudojamas aplinkos veiksnių poveikiui miškams vertinti (Martin-Benito et al., 2012). Šio prieaugio tiek linijinė, tiek ir paviršinė išraiška – ypač geri miškų būklės ir produktyvumo indikatoriai (Cook and Kairiukstis, 1990). Tai unikali medžių savybė, kuri leidžia jau tyrimų pradžioje gauti unikalią informaciją apie medžių bei medynų vystymosi eigą per visą jų gyvenimo istoriją (Juknys et al., 2002).

Pagrindinis postūmis, leidžiantis plėtoti prieaugio tyrimo metodą, prasidėjo dar 1980 metų pradžioje, kai dėl didelių pramoninių emisijų Vidurio Europoje pradėjo džiūti miškai (Eckstein, 1985; Cook, 1987 a, b; Innes and Cook, 1989; Schulce, 1989). Tačiau jau po keliolikos metų, apibendrinus naujausius miškų augimo rezultatus Europoje, buvo pastebėtas atvirkščias procesas – miškų prieaugis pradėjo didėti (Solberg et al., 2009). Daug bandymų buvo padaryta aiškinant šį fenomeną (Eriksson, Ekberg, 2006). Rūgščiosios iškritos iš tiesų sukelia reikšmingus lajų būklės pokyčius (Paoletti et al., 2007; Sicard et al., 2016), tuo tarpu jų poveikis medžio metinei rievei formuotis yra kur kas mažesnis, ypač teritorijose, kur užterštumo lygis nesiekia kritinių reikšmių (Holmberg et al., 2013; Vuorenmaa et al., 2017; Augustaitis et al., 2018). Lokalaus užterštumo teritorijose, teršalų reikšmingas poveikis buvo nustatytas medynams, kai užterštumo lygis buvo aukštas ir viršijo kritines reikšmes, t. y. AB „Achema“ poveikio zonoje, 3–7 km nuo gamyklos (Juknys et al., 2003; 2014). Todėl šalia taršos parametrų buvo pradėta minėti suintensyvėjusi fotosintezė, pailgėjęs vegetacijos laikotarpis bei padidėjęs miškų lapijos indeksas (Boisvenue and Running, 2006; Hyvonen et al., 2007). Meteorologiniai veiksniai buvo bene reikšmingiausi, sąlygojantys išaiškintą miškų augimo padidėjusį intensyvumą (Innes, 1994; Spiecker et al., 1996; Raitio, 2000). Todėl meteorologinių parametrų kaita ir sumažėjusi oro teršalų koncentracija paskatino medžių kamienų prieaugį ir sustiprino įtaką tokiam prieaugio padidėjimui. Medžio augimas priklauso nuo daugelio veiksnių, tokių kaip amžius, dydis, supanti aplinka, genetiniai skirtumai ir konkurencija. Konkurenciją kaip vieną iš pagrindinių šio darbo dalių galima apibūdinti kaip sąveiką tarp individų, atsirandančią dėl reikalingų resursų trūkumo. Todėl sumažėja konkuruojančių individų gyvybingumas, augimas ir reprodukcinės galimybės (Begon et al., 1986). Konkurencijos įtaka atskiro medžio augimui yra

jau ilgai tiriama ir dažniausiai naudojama tiksliau prognozuoti jo prieaugiui ir mirtingumui. Tarp medžių konkurencija atsiranda, kai resursų trūkumas yra nepakankamas populiacijai augti optimaliomis sąlygomis (Brand and Magnusson, 1988). Intensyvi medžių konkurencija turi ilgalaikę neigiamą įtaką medžio augimui (Biging, Dobbartin, 1992). Paprastoji pušis pasižymi mažu reiklumu klimatui ir dirvožemiui, ji yra vienintelė medžių rūšis, nepalankiomis ekologinėmis sąlygomis atlaikanti kitų medžių rūšių konkurenciją, todėl sudaranti grynus medynus. Konkurencija pasireiškia tiek rūšies viduje, tiek tarprūšiniu lygiu. Jauname amžiuje savaiminis medynų išsiretinimas yra natūralus ir nesukelia produktyvumo sumažėjimo, medynai išlieka tvarūs. Tačiau bręstančiuose ir brandžiuose medynuose, ypač mišriuose, didelė konkurencija nepageidautina (Juknys, 2004).

Kaimyninių medžių įtaka išreiškta matematine formule, vadinama „konkurencijos indeksu (KI)“. Šis indeksas parodo, kaip medis yra veikiamas savo kaimynų ir priklauso nuo rūšies, skersmens, aukščio, lajos dydžio ir atstumo tarp konkurentų, nustatant jų įtaką augimui (Pretzsch, 2009). Dauguma indeksų geriausiai veikia su tam tikra medžių rūšimi arba skirtingomis sąlygomis. Funkcijos naudojamos suskaičiuoti konkurencijos atstumui (dydžiui) iš paprastų reikšmių, nurodančių medžio vietą tiriamame medyne arba sklype, gali pereiti į sudėtingesnius indeksus, kurie išreiškia dydį, atstumą iki konkurentų arba ir jų skaičių (Burkhart, 2012). Konkurencijos indeksai taip pat skirstomi į nuo atstumo priklausančius ir nepriklausančius. Daugeliu atvejų nuo atstumo priklausančys indeksai (žinomas medžių išsidėstymas medyne), nors ir nežymiai, yra tikslesni nei nepriklausančys (nežinomas medžių išsidėstymas medyne) (Hegy, 1974). Nuo atstumo nepriklausančys indeksai dažniausiai naudojami neturint duomenų apie medyno išsidėstymą, bet turint duomenis apie skersplotį arba lajos parametrus (Moore et al., 1973). Nuo atstumo priklausomi indeksai dažniausiai naudoja kiekį, dimensijas ir vietą tam tikrų kaimyninių medžių, kurie buvo atrinkti kitais metodais. Priklausomai nuo KPM, atsidarymo kampo ir medžių aukščio, kūgio pagrindo spindulys kinta nuo 2,5 m iki 33 m. Visais atvejais KPM80 apversto kūgio pagrindo spindulys yra didžiausias. Esant medžių aukščiui 10 m, jis lygus 8,4 m. Tačiau medžių aukščiui pasiekus 40 m, spindulys pasiekia 33,5 m. Mažėjant atsidarymo kampui, spindulys taip pat šiek tiek mažėja. Atitinkamai 60 laipsnių atsidarymo kampas suformuoja 5,8 m ir 23,1 m pagrindo spindulius (Linkevičius, 2014). KPM LP80, kai apverstas kūgis fiksuojamas ties medžio lajos pagrindu, formuoja vidutinio dydžio spindulį. Kai medžių aukštis lygus 10 m, spindulys lygus 5 m. Medžių aukščiui pakilus iki 40 m, spindulys atitinkamai padidėja iki 12,6 m. Mažėjant atsidarymo kampui, spindulys taip pat šiek tiek mažėja. Atitinkamai 60 laipsnių atsidarymo kampas suformuoja 3,5 m ir 8,7 m spindulius. Patys mažiausi apversto kūgio pagrindai gaunami naudojant LPL metodą, kai apverstas kūgis fiksuojamas ties plačiausia lajos vieta. Esant medžių aukščiui 10, kai atsidarymo kampas lygus 80 laipsnių, spindulio ilgis yra 3,4 m. Medžių

aukščiui padidėjus iki 40 m, spindulys padidėja iki 8,4 m. Atitinkamai, 60 laipsnių atsidarymo kampas suformuoja 2,3 m ir 5,8 m pagrindo spindulius (Linkevičius, 2014). Kadangi medžio konkurencijos indeksas traktuojamas, kaip vienas svarbiausių veiksnių formuojančių medžio augimą, šis veiksnys taip pat buvo analizuojamas kartu su kitais aplinkos veiksniais, vertinant jo reikšmę metiniam kamieno priaugiu ir lajos būklei. Sugebėjimas išgyventi aplinkos stresą įtemptos konkurencinės kovos sąlygomis buvo vertinama, kaip medžio aukšto prisitaikymo prie besikeičiančios aplinkos laipsnis

1.4. Paprastosios pušies medynai ekstremalaus streso sąlygomis

Pagrindinis rodiklis, atspindintis aplinkos biotinių ir abiotinių veiksnių įtaką medynams, yra medžių lajų būklė. Medžio laja ir ankstyvojoje diagnostikoje, ir ilgalaikiuose nuolatinuose tyrimuose naudojama kaip medžio bendro gyvybingumo atspindys. Tai vienas iš plačiausiai taikomų testų Europos miškų monitoringo sistemoje (Ozolinčius, 1994). Nurodoma, kad medžių lajų defoliacija – vienas iš rodiklių indikuojančių tolimesnę medžio bendrą būklę. Lajų defoliacijai didėjant, medžių iškritimo intensyvumas didėja eksponentiškai (Dobbertin ir Brang, 2001). Miškų būklė priklauso nuo natūralių ir antropogeninių aplinkos veiksnių kompleksiško poveikio (Augustaitis, 2005). Dabar miškų būklę veikia ne tik natūralūs, bet ir antropogeninės veiklos veiksniai. Atsižvelgiant į mažėjančius teršalų emisijų dydžius Vakarų ir Vidurio Europoje, manoma, kad regioninės oro taršos poveikis turėtų mažėti (Mayerhofer et al., 2001), o klimato – didėti (Innes, 1994). Tolimosios užteršto oro pernašos ir rūgščiųjų junginių iškritos buvo laikomos pagrindine šių neigiamų miškų pokyčių priežastimi (Juknys, ir kt., 2002), didinančia ne tik dirvožemio rūgštingumą (Falkengren-Grerup, 1987), dirvožemio buferinių savybių sumažėjimą ir pagrindinių mineralinių medžiagų bei jonų iš dirvožemio išplovimą (Likens et al., 1996), bet ir stimuliuojančia toksinių aliuminio junginių susidarymą (Cronan and Gregal, 1995; Hutchinson et al., 1986) bei galiausiai sąlygojančia dirvožemio mikroorganizmų aktyvumo sumažėjimą (Persson et al., 1989). Vėliau vis dažniau imtos minėti nepalankios klimatinės sąlygos, miško kenkėjų invazijos, ligos, miškininkų klaidos (monokultūrų veisimas, kirtimų koncentracija) ir kitos priežastys (Auclair et al., 1992; Houston, 1992). Buvo pateikti nustatyti statistiškai nereikšmingi ($p > 0,05$) lajos rodiklių ir oro taršos bei rūgščiųjų iškritų ryšiai (Schweingruber, 1985; Klap et al., 1997), taip pat šio laikotarpio greitesni medžių augimo tempai kai kuriose Centrinės Europos šalyse (Kandler ir Innes, 1995; Spiecker, 1999). Ankstesnieji tyrimai, vykdyti Miškų ir ekologijos fakulteto mokslininkų bendradarbiaujant su Miškų instituto ir VDU mokslininkais dėl oro užterštumo ir džiūstant pušynams prie AB „Achema“, pablogėjus ekologiinei situacijai pradėtas vykdyti vietinis miškų monitoringas. Nuo 1986 m. pagal LŽŪA Miškotvarkos katedroje parengtą metodiką (Juknys ir kt., 1981)

vyraujančių vėjų kryptimi įvairiu atstumu nuo teršimo židinio buvo įrengti 20 tyrimo sklypai. Kiekviename tyrimų sklype (medyne), atrinkta po dvylika skritulinių apskaitos aikštelių. Kiekvienos skritulinės aikštelės dydis yra 500 m² (r = 12,62 m), į jį patenka 15–20 medžių (iš viso 150–200 medžių). Oro taršos poveikio miškams vertinimas nuo 1987–1988 m atliktas taikant tarptautines Europos miškų monitoringo programos ICP Forest (II lygis) reikalavimus. Rezultatai parodė, kad pušynų, augančių AB „Achema“ poveikio zonoje blogiausia būklė nustatyta 1984 m. ir tik arčiausiai gamyklos (iki 6 km) pušynams. Nuo 1990 m. pradėjus gerinti aplinkos apsaugos rodiklius nustatytas defoliacijos mažėjimas. 2014 m. tik tolimiausiai nuo gamyklos nutolusio pušyno būklė buvo blogesnė nei likusių tirtų pušynų (Juknys et al., 2003; Augustaitis et al., 2011). Pastaruoju laikotarpiu iš esmės sumažėjus aplinkos taršai ir atsikūrus pažeistiems pušynams, medynuose sumažėjo vidutiniškai pažeistų, o padidėjo mažai pažeistų bei sąlygiškai sveikų medžių. Intensyviausiai šis procesas vyksta arčiau prie gamyklos augančiuose medynuose, kuriuose teigiamas santykinis defoliacijos pokytis siekė 40 %, arba apie 4 % per metus. Toliau nuo gamyklos augančių medynų būklės pokytis mažesnis – vos 13 %. Tokie medynai įvertinti kaip silpnai pažeisti. Jų vidutinė defoliacija siekė 20–22 % (Armolaitis et al., 2013). Taršos pradžioje (1968 m.) teigiamas azoto junginių poveikis medynų radialiajam prieaugiui skatino pušynų augimą visais atstumais, tačiau stipresnis skatinamasis poveikis nustatytas arčiausiai gamyklos (6 km atstumu). Intensyvios taršos laikotarpiu (1979 m.) didžiausi prieaugio nuostoliai stebimi artimiausiuose medynuose (6 km atstumu); šis nepalankus augimo periodas 6 km atstumu nuo taršos šaltinio užtruko 8 metus, o tolimiausiuose – apie 5 metus. Pirmiausiai atsikūrė toliausiai nutolusių medynų radialusis prieaugis. Arčiausiai gamyklos radialusis prieaugis atsikūrė po to, kai išmetamų teršalų kiekis sumažėjo iki 11 tūkst. tonų. (Armolaitis et al., 2013). Visi taršos pokyčių sukelti prieaugio formavimosi periodų intensyvumas bei trukmė labai priklausė nuo atstumo iki AB „Achema“. Intensyviausiai atsikūrimo efektas pasireiškė arčiausiai prie gamyklos augančiame pušyne. Kuo medžiai intensyviau augo tręšimo laikotarpiu, tuo gilesnė buvo jų prieaugio depresija, tuo sparčiau jie atsikūrė sumažėjus taršai (Augustaitis et al., 2011). Nors arčiausiai gamyklos augančio pušyno medžių radialusis prieaugis viršija optimalų, dėl aukščio bei šakų ilgio transformacijų medžių architektūros formavimasis nėra optimalus ir dėl šios priežasties šiems medynams išlieka destruktijos pavojus. Toliau nuo gamyklos augančio pušyno medžių architektūros formavimasis artimas optimaliam, ir tokie medynai, pereina į stabilaus augimo laikotarpį (Juknys et al., 2002; Armolaitis, 2002; Augustaitis et al., 2011; Stravinskienė et al., 2013). Oro tarša sukelia augalų biocheminius, fiziologinius ir morfologinius pokyčius, kurie mažina jų atsparumą žemai temperatūrai ar drėgmės trūkumui. Antra vertus, žema temperatūra gali tiesiogiai pažeisti medžius – jų lapiją, stiebus, o kai kuriais atvejais net šaknis. Šiuos pažeidimus gali padidinti oro tarša, ypač rudens ir pavasario mėnesiais (Ozolinčius, 1998). Įrodyta, jog

klimatas reikšmingiau veikia medžių lajų būklę nei medyno ar augavietės veiksniai (Augustaitis, 2005). Tam tikrais atvejais jis lemia iki 79 % einamųjų metų defoliacijos kaitos (Neirynek ir Roskams, 1999). Tačiau jo poveikio medžių lajų būklei vertinimas be oro taršos poveikio teikia klaidingą sampratą. Todėl pastaruoju laikotarpiu, atsižvelgdami į ankstesnių tyrimų rezultatus, daugelis mokslininkų linkę teigti, kad miškų pažeidimus sukelia visas kompleksas veiksnių, iš kurių išskirti kurį nors vieną svarbiausią yra gana sudėtingas procesas dėl šių veiksnių daugiareikšmės sąveikos.

1.5. Genetinė įvairovė ir jos tyrimai trumpa apžvalga

Nepalankių aplinkos veiksnių poveikis miškų tvarumui priklauso ir nuo medžių rūšies, genetinės įvairovės, jos sugebėjimo prisitaikyti prie aplinkos pokyčių (Eriksson et al., 2003). Teigiama, kad genetinis prisitaikymas daro populiaciją atsparesnę išgyventi stresą ir yra genų pasireiškimo per kartas rezultatas (Eriksson, Ekberg, 2006). Medžiuose esančių įvairių genų derinių dėka yra prisitaikę prie įvairių aplinkos sąlygų, tačiau ne visos grupės prisitaikysios taip pat. Esant sąsajoms tarp fenotipinių požymių ir neutralios genomo dalies genetinių grupių (GG), manoma, kad šios grupės tam tikra dalimi atstovauja genetinėms linijoms, kilusioms iš skirtingų adaptacinių aplinkų (Danusevičius et al., 2012). Pakankama genetinė įvairovė yra vienas iš svarbiausių miško tvarumo kriterijų (Eriksson et al., 1993). Žemos genetinės įvairovės medynai yra labiau jautresni su klimato kaita susijusiais neigiamais veiksniais (ligos, kenkėjų invazijos) (Namkoong, 1981). Genetiškai turtingos populiacijos yra labiau atsparios taršos sąlygoms (Oleksyn et al., 1994) Taršos poveikis gali selektyviai veikti medyno genetinę struktūrą (Danusevičius et al., 2013). Tokiu būdu tam tikros genetinės grupės pagal jų evoliucinę kilmę ar neatsitiktinį poravimąsi gali turėti santykinai didesnę toleranciją taršos stresui. Neutrali genomo dalis pasižymi ypatingai aukštu DNR polimorfizmu, kuris per netiesiogines sąsajas su funkcine genomo dalimi gali padėti identifikuoti taršos stresui tolerantiškus genotipus. Šiuo aspektu išskirtinai svarbus yra neatsitiktinis poravimasis, kai prie vienos adaptacinės aplinkos prisitaikę individai turi panašesnį fenologinį ritmą, nei aplinkinių adaptacinių grupių palikuonys (Bilir et al., 2006). Esant ryšiui tarp adaptacinių fenologinių požymių ir tolerantiškumo stresoriams (pvz., antioksidacinis stresas), galima tokių genotipų grupių identifikacija pagal neutralius genominius DNR žymenis (Danusevičius, 2008). Genetiniai medžių tyrimai atsirado, kai nebeužteko vien tik įvertinti fenotipinių medžių panašumų, vertinant genetinę įvairovę. Genetiniai žymenys pradėti naudoti populiacijų polimorfizmui vertinti (Lefort et al., 1999). Daugelio molekulinį žymenų analizė pagrįsta polimerazės grandinine reakcija (PGR). Vykstant PGR reakcijai, yra pagausinami tam tikri DNR fragmentai. Pagausinimo tikslumas ir efektyvumas priklauso nuo daugybės veiksnių, ypač tokių

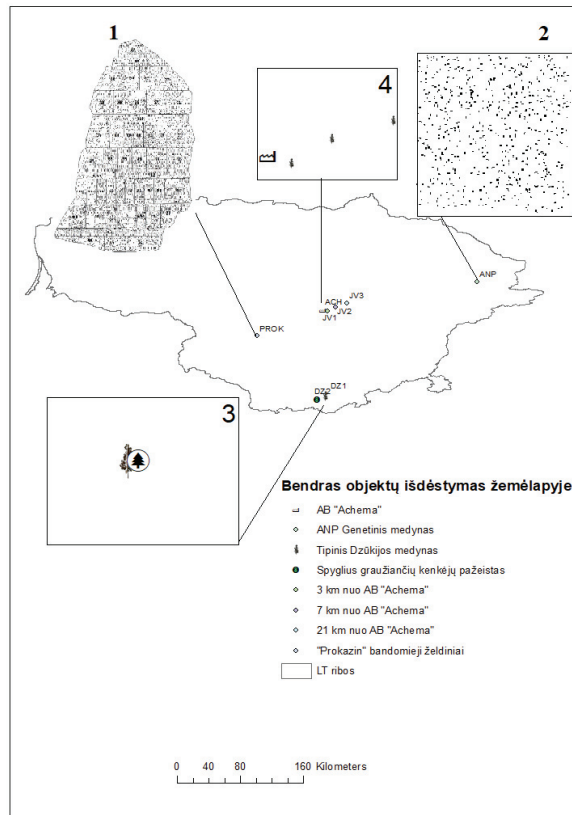
kaip temperatūros ir nukleotidų sudėties (G/C ir A/T) santykio pradmenyje. Vėliau PGR produktai yra atskiriami elektroforezės būdu arba automatiniam sekvenatoriuje. Genetinė įvairovė įvardijama kaip pagrindas miškų ekosistemoje ir tvaraus vystymosi koncepcijoje. Ji išreikšta alelių skaičiumi lokuse, heterozigotiškumu. Populiacijos genetinę struktūrą apibūdina tam tikras genetinis kodas (Rajora and Mosseler, 2001). Genetinei įvairovei nustatyti naudojami įvairūs žymenys, kurie atspindi genotipą geriausiai (Forrest et al., 2000). Dažnai naudojamas mikrosatelitų – kartotinių atkarpų metodas (SSR simple sequence repeats) (Lefort et al., 1999). Mikrosatelitai – žymenų sistema populiacijų genetinei struktūrai nustatyti DNR lygmenyje (Vieira et al., 2016) Nustatyta kad mikrosatelitinės sekos sudaro iki 75 % spygliuočių genomo. Pirmieji žymenys sukurti *Pinus radiata*, vėliau veimutinei pušiai. Paprastosios pušies SSR metodas naudojamas kaip tikslus ir patikimas genetinės įvairovės tyrimas (Danusevičius, Buchovska, et al., 2013). Taip pat nereikalaujantis didelės imties statistiškai patikimiems rezultatams gauti (Danusevicius et al., 2016). Platus šio metodo panaudojimas suteikia reikšmingų rezultatų vertinant kirtimų (Gil et al., 2015) ar aplinkos užterštumo įtaką genetinei įvairovei (Bashalkhanov et al., 2013). Populiacijų genetinė struktūra parodo geografinius alelių dažnių kitimo dėsniumus tam tikrame regione (Eriksson ir kt., 2006). DNR segmentai yra pagausinami naudojant polimerinę grandininę reakciją. Polimerazine grandinine reakcija (PGR) paremti DNR tyrimai pradėti K. Mullis (Mullis and Faloona, 1987). Šiai reakcijai naudojamos termostabilios polimerazės, kurios aukštoje temperatūroje ilgai nepraranda aktyvumo. Atlikus temperatūra reguliuojamus ciklus, gaunamos norimos DNR atkarpos kopijos. Todėl vienas iš PGR paremtų DNR žymenų didžiausių privalumų yra nedidelis pradinis tiriamos DNR kiekis. Pasinaudojus PGR galimybėmis, buvo sukurtos kelios dešimtys DNR žymenų sistemų. DNR žymenys skirstomi į anoniminius, kai nereikia jokios pirminės informacijos apie tiriamą DNR seką ir seka paremtus žymenis, kurių taikymui būtina pirminė informacija. Naudojant PGR, yra sukurta įvairių molekulinį žymenų nustatymo metodų. Šiame darbe, paprastosios pušies genetinės įvairovės medynuose tyrime SSR metodu buvo panaudota 12 branduolio pradmenų: Pysl2, Pysl16, Pysl18, Pysl25, Pysl42, Pysl57 (Sebastiani et al., 2012), Spac7.14, Spac12.5, Spac11.4 (Soranzo et al., 1998) ir Pysl44, PtTX4011, PtTX4001 (Elsik et al., 2000) Genetiškai giminingų individų grupės nustatomos pagal neutralios genomo dalies DNR trumpų kartotinių sekų ilgio polimorfizmo žymenis. Duomenys apdoroti GeneMapper 4.0 programa (AppliedBiosystems). Genetiniai rodikliai buvo apskaičiuoti programa GeAleX 6.4 (Peakall and Smouse, 2006). Detali genetinių tyrimų metodika aprašyta Kerpauskaitės V. (Kerpauskaitė, 2017). Genetiniai klasteriai – giminingų genotipų grupės, kurių giminytės laipsnis grupės viduje skiriasi (tikimybės skirtumai). Gali būti kelios jų susidarymo priežastys: (a) evoliucinė kilmė, kai skirtingos evoliucinės linijos gali būti išlaikiusios specifinius alelių dažnius neutralioje genomo dalyje, tačiau ši tikimybė yra maža; (b) neatsitiktinis poravimasis medyne,

pagrįsta fenologijos ypatumais, dėl susidariusių evoliucinių jėgų poveikio, ypač genų migracijos, nes pušis efektyviai skleidžia žiedadulkes kelis šimtus ar daugiau kilometrų, taip pat galimai dėl netiesioginių sąsajų su natūralia atranka, kartu su funkicine genomo dalimi, kai viena fenologinė grupė turi adaptacinį pranašumą prieš kitas; (c) fundatoriaus efektas, kai tam tikra genetinė grupė dėl atsitiktinių priežasčių turi daugiau palikuonių (derėjimo skirtumai, vėjas, gaisro ir gaisravietės ypatumai, buvusio medyno rūšinė sudėtis ir struktūra) (Kerpauskaitė, 2017).

Apibendrinus mokslinėje spaudoje paskelbtus rezultatus būtų galima daryti išvadą, kad pušynų tvarus vystymasis yra pastarojo laikotarpio aktuali problema. Šį procesą sąlygoja tiek medyno vidiniai, tiek ir išoriniai veiksniai, kurių vieno išskyrimas, kaip pagrindinis labai sudėtingas uždavinys, dėl veiksnių kompleksiško poveikio. Būtent tokiems kompleksiškiems poveikiams pušims augti ir formuoti sveikus medynus skiriamas nepakankamas dėmesys. Šiandieną dar mažai dėmesio skiriama ne tik medžių genetinės įvairovės reikšmei būklei ir produktyvumui tiek medžio, tiek ir medyno lygmeniu, bet ir jos svarbai pergyventi tiek natūralų, tiek ir antropogeninį stresą. Dėl šios priežasties pristatytas darbas ir buvo skirtas išnagrinėti medžių genetinės įvairovės reikšmei pušų būklei ir prieaugiui, jai veikiant kartu su tokiais veiksniais, kaip konkurencijos indeksas, krituliai, temperatūra, užterštumas ir spyglius pažeidžiantys miško kenkėjai.

2. TYRIMO OBJEKTAI, APIMTIS IR METODAI

Darbo tikslui pasiekti yra iškelti 4 uždaviniai. Kiekvienam uždaviniui parinkti skirtingi objektai. Darbų metodika yra vieninga iškeltiems uždaviniams pasiekti. Pirmiausia pagal uždavinius aprašomi objektai jų lokacija, tyrimams skirtų medžių skaičius ir jiems skirti darbų metodai, kurie smulkiau aptariami Metodų skyriuje. Uždaviniams spręsti parinkti objektai pavaizduoti Lietuvos teritorijoje (2.1 pav.).

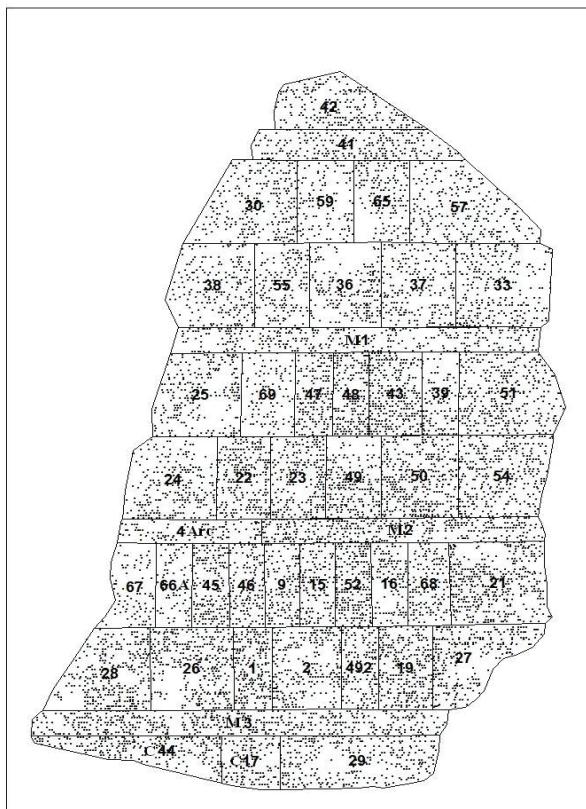


2.1 pav. Tyrimams parinkti objektai, pažymėti Lietuvos teritorijos žemėlapyje. Numeriais nurodyti objektai, kurie skirti uždaviniams spręsti. Čia Nr. 1 Paprastosios pušies bandomieji želdiniai „Prokazim“; Nr. 2 Aukštaitijos nacionalinio parko genetinis medynas, Nr. 3 Dzūkijos nacionaliniame parke esantys medynai DZ 1 (tipinis) ir DZ2 (vabzdžių pažeistas ir atsikūręs medynas), Nr. 4 AB „Achema“ poveikio zonoje augantys medynai. JV1 – 3 km, JV2 – 7 km, JV3 – 21 km atstumu nuo gamyklos

2.1. Objektai

1 uždavinio objektas ir apimtis

Prokazin tipo serijos paprastosios pušies (*Pinus sylvestris*) populiacijų bandomieji želdiniai (2.2 pav.), įveisti Kazlų Rūdos miškų mokomosios urėdijos teritorijoje, esančioje Jūrės girininkijoje, 206 kvartale, 2 sklype (platuma 54,79°, ilguma 23,59°).



2.2 pav. Paprastosios pušies skirtingų populiacijų augimo schema bei medžių padėtis bandomuosiuose želdiniuose

Augavietė Nbl (normalaus drėgnumo, brukninė – mėlyninė). Bandomieji želdiniai įveisti 1975 m. 8,6 ha plote. Sodinimo atstumas 1,5 m x 1,5 m. (Danusevičius, 2001, 2000). Tai Europos ir Azijos populiacijų bandomieji želdiniai, kuriuose auga 44 populiacijos iš įvairių rūšies arealo dalių. Populiacijos atstovauja įvairioms rūšies išplitimo arealo dalims. „Prokazin“ bandyme auga didelės geografinės apimties tolimųjų populiacijų palikuonys. Kilmės vietos ir tyrimo barelių kodai pateikiami 2.1 lentelėje. Paprastosios pušies populiacijų kilmė ir skaičius: Baltarusijos 3, Estijos 1, Latvijos 1, Lietuvos 6, Rusijos 34, ir 3 iš Ukrainos. Populiacijų kilmės vieta platumos juostoje prasideda nuo 48°07' iki 62°54', o ilgumos juostoje nuo 22°40' iki 54°40'.

Šiuose želdiniuose detalūs dendrometriniai medžių tyrimai atlikti 2013 metais. Išmatuota daugiau nei 10600 medžių. Lajų būklė tirta populiacijose, kurios atrinktos atsitiktine tvarka. Įvertinta viso 2300 medžių. Pakartotinai lajų būklė įvertinta 9018 medžiams, 2016 metais.

2.1 lentelė. Paprastosios pušies populiacijų kilmės vieta ir populiacijos numeris

Paprastosios pušies populiacijų kilmė ir numeris							
Nr.	Populiacija	Ilguma	Platuma	Nr.	Populiacija	Ilguma	Platuma
4 Arc	Archangelskas, R	62°54'	40°24'	41	Smolensk, R	54°00'	33°00'
9	Vologda, R	60°00'	43°00'	42	Kalinin, R	57°45'	36°40'
15	Karelėja, R	61°40'	33°40'	43	Moskva, R	55°32'	38°57'
16	Karelėja, R	61°50'	30°28'	45	Gorkij, R	56°40'	43°28'
19	Leningrad, R	60°00'	30°25'	46	Gorkij, R	54°56'	43°50'
21	Pskov, R	56°23'	30°31'	47	Kostroma, R	58°22'	44°44'
22	Pskov, R	57°50'	28°26'	48	Kostroma, R	58°00'	42°00'
23	Novgorod, R	58°15'	33°28'	49, 49_2	Kaluga, R	54°25'	36°16'
24	Estija, E	58°10'	26°28'	50	Riazan, R	54°40'	39°45'
25	Latvija, L	56°27'	25°10'	51	Briansk, R	53°00'	34°00'
26	Prienai LT	54°42'	23°58'	52	Oriol, R	53°00'	36°00'
1, 2	Višakio Rūda LT	54°45'	23°35'	55	Voronez, R	51°38'	39°28'
M1, M2	Mažeikiai LT	56°46'	22°40'	54	Tambov, R	53°12'	41°20'
27	Mogiliov, R	53°18'	28°40'	57	Penza, R	53°50'	46°00'
28	Vitebsk, B	56°00'	29°20'	59	Uljanovsk, R	54°14'	49°35'
29	Gomel, B	52°14'	31°43'	65	Totorija, R	56°00'	48°00'
30	Gardin, B	53°25'	25°15'	66A	Tver, R	55°40'	51°26'
33	Rovno, U	51°32'	26°36'	67	Udmurtija, R	57°30'	54°00'
36	Lvov, U	48°07'	24°00'	68	Tver, R	58°49'	50°06'
37	Kijev, U	50°10'	31°20'	69	Baškirija, R	55°30'	54°40'
38	Sumsk, R	52°01'	34°00'	C-17	Karelėja, R	61°40'	36°33'
39	Cerkasij, R	49°37'	32°00'	C-44	Vladimir, R	56°21'	41°15'

Čia: LT – Lietuva, L – Latvija, E – Estija B – Baltarusija, U – Ukraina, R – Rusija

Kiekvienai provenencijai, Preslerio grąžtu, 1,3 m, aukštyje, buvo paimta po 15 grėžinių, viso daugiau nei (700 ėminių). Visame 8,6 ha plote išmatuoti 10613 medžiai ir želdinių schema bei išmatuotų medžių padėtis pateikta 2.2 paveiksle. Klimatiniai rodikliai nuo 1975 metų surinkti Kauno regiono meteorologijos stoties archyvuose. Ši stotis nutolusi apie 25 km nuo šio objekto.

Medžių išlikimas – pirminio tankumo hektare ir išlikusių medžių skaičius hektare tyrimo plote, išreikštas procentu. Pirmiausia nustatomas pradinis pasodintų medžių tankumas, po to apskaičiuojamas augančių medžių skaičius tyrimo ploto, paverčiamas skaičius kiek medžių yra hektare. Toliau šie skaičiai paverčiami į proporciją – pradinio tankumo hektare skaičius ir augančių medžių hektare skaičius. Likęs medžių skaičius nuo pradinio tankumo ir yra išlikimo procentas.

Svarbiausių medynų parametrų (Vm^3 , D, H išlikimas, defoliacija) ryšiui su geografine kilme nustatyti buvo naudojama Pirsono koreliacija, kur patikimumo lygmuo $p < 0,05$. Daugialypės regresijos modeliai platumos ir ilgumos poveikiui nustatyti vidutiniams medžių dendrometriniams rodikliams. Kaip priklausomi kintamieji buvo naudojami augančių medžių tūris (V) viename hektare, vidutinis medžių skersmuo D_q , defoliacija ir išgyvenamumas. Kaip nepriklausomus kintamuosius mes naudojome vienuolika rodiklių, atspindinčių kilmės, dendrometrijos, sveikatos ir konkurencijos grupes.

Kiekvienam medžiui, apskaičiuoti konkurencijos indeksai Pretzsch (1995) ir Hegyi (1974), paremti atstumu nuo konkurentų pagal pateiktas metodikas.

Meteorologinių parametrų pokyčių intensyvumui įvertinti buvo naudojami tiesinės regresijos modeliai, pagal (regresijos lygties beta koeficientą) nagrinėjamoju laikotarpiu nuo 1975 iki 2013 ir jo reikšmingumą – p. Statistinis reikšmingumas buvo patikrintas, kai $p < 0,05$ Pirsono koreliacijos koeficientai, kai $p < 0,05$ skersmens prieaugio pokyčiams nustatyti buvo naudojama mėnesio vidutinė mėnesių temperatūra ir kritulių kiekis. Šie duomenys paremti dviejų, praėjusių ir einamųjų metų sezoną. Naujasis sezonas prasideda nuo praėjusių metų balandžio iki einamųjų metų rugpjūčio mėnesio. Buvo sukurti laipsniškosios regresijos modeliai (kai pradama nuo modelio su visais regresoriais ir laipsniškai šalinant po vieną statistiškai nepatikimą regresorių). Modelio tinkamumas buvo vertinamas, naudojamas determinacijos koeficientą R^2 , kur $p < 0,05$.

Paprastosios pušies populiacijų aukščio, skersmens ir vidutinės lajų defoliacijos reikšmių pasiskirstymo grafikas ir medžių teritorinio išsidėstymo (augimo vietos) planas sudarytas naudojant ArcMap 10.2.2 programinę įrangą. Duomenų apdorojimui, grupavimui ir analizei panaudota ArcGis programinė įranga. Atliekant „Grouping analysis“ klasterinę analizę, naudoti klasterių išskyrimo tipai: euklido atstumų matavimas (Euclidean distances), artimiausių kaimynų (“Spatial constraints K nearest neighbours”) paieškos metodas, bei grupių išskyrimui naudota “Calinski–Harabasz pseudo F–statistic”, F reikšmė (How Spatially).

Pirmajam uždaviniui spręsti naudojami šie tyrimų metodai, kurie detaliau aprašyti „metodai“ skyrelyje: dendrometrinių rodiklių nustatymas; medžių kartografavimas; lajų defoliacijos nustatymas; medžių metinių rėvių tyrimas; meteorologinių veiksnių poveikio vertinimas; konkurencijos indekso nustatymas.

2 uždavinio objektas

Aukštaitijos nacionaliniame parke (ANP), 2.1 paveiksle pažymėtas numeriu 2, sąlygiškai natūralus pusamžis pušynas be akivaizdžių ūkinių priemonių taikymo pasekmių, genetinio draustinio koordinatės: ŠI – 55°25'04,44; RI – 26°05'09,96" (2.1 ir 2.3 pav.). Tai Vaišniūnų girininkijos, paprastosios pušies genetinis medynas rytinėje Lietuvos dalyje, kuris priklauso Pietryčių Lietuvos aukštumų rajonui. Visas genetinio draustinio plotas užima 355,6 ha ploto. Genetinio pušyno tyrimo plotas 10050 m². Šiame objekte tirtas 661 medis. Pušies individų genetinei įvairovei nustatyti medyne atrinkti 395 medžiai. Medyno pagrindiniai rodikliai pateikti 2.2 lentelėje.

2.2 lentelė. *Aukštaitijos nacionaliniame parke esantis genetinis medynas ir jo pagrindiniai dendrometriniai ir būklės parametrai*

Sklypas	Defoliacija %	D cm	H m	G Σm ² /ha	V m ³	Aukštis iki lajos m	Lajos aukštis m	Lajos plotas m ²	Lajos tūris m ³
Parametrai	19,53	22,03	21,31	16,75	176,96	17,0	13,2	9,7	42,58

Aukštaitijos monitoringo stotyje surinktais duomenimis, nustatyta, kad (Augustaitis 2006; 2018), vidutinė temperatūra svyravo nuo +4,0 °C (1987) and +8,2 °C (2007 m.). Per metus didėdama maždaug po 0,043 °C. Kai nuo 1994 metų didėjimą buvo tik 0,035 °C. Vidutinė kritulių norma nuo 1980 metų didėjo maždaug po 0,35 mm per metus. Šie svyravimo skirtumai nebuvo patikimi, tačiau jų kitimas patikimai lėmė stiebo prieaugio augimą.

Klimato veiksnių poveikis metiniam radialiajam prieaugiui buvo tiriamas pagal meteorologinius duomenis, surinktus Dūkšto meteorologinėje stotyje nuo 1980 metų. Lajų defoliacijos kaita nustatyta pagal duomenis nuo 1994 metų.

Aukštaitijos monitoringo stotyje buvo renkami duomenys apie sieros dioksido (SO₂), sulfato (SO₄²⁻) koncentracijas ore, nitratų rūšių sumą (ΣNO₃⁻ = NO₃⁻ + HNO₃), amonio rūšių sumą (ΣNH₄⁺ = NH₄⁺ + NH₃) ir SO₄²⁻ nusėdimą. – ir NO₃⁻, NH₄⁺). Detalūs rezultatai, metodika pristatyti moksliniuose straipsniuose (Sopauskienė ir kt., 2001; Augustaitis, 2011; Augustaitis ir kt., 2007, 2016, 2018).

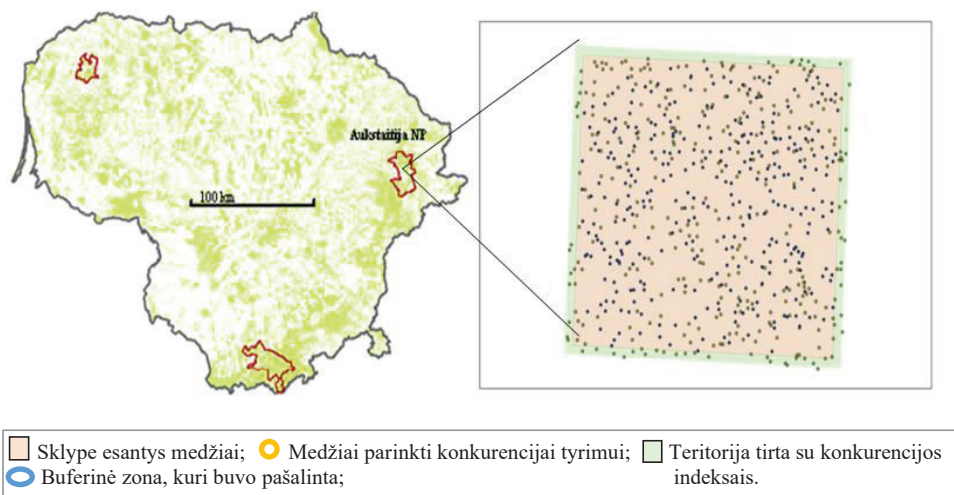
Meteorologinių veiksnių įtakai ir koreliaciniams ryšiams, p<0,05 tirti buvo naudoti dviejų sezonų klimatiniai rodikliai. Tiriami temperatūros ir kritulių kiekiai nuo rugsėjo iki rugpjūčio mėnesių. Laipsniškosios regresijos modeliai (kai pradama nuo modelio su visais regresoriais ir laipsniškai šalinant po vieną statistiškai nepatikimą regresorių). Modelio tinkamumas buvo vertinamas, naudojamas determinacijos koeficientą R², kur p < 0,05. Aplinkos parametrai – temperatūra, krituliai, rūgščiosios iškritos, sieros dioksido, sulfatų, amonio iškritų kiekis buvo

naudojami sudarant daugialypius regresinius modelius, kurie dažniausiai ir taikomi analogiškuose tyrimuose (Kairiukstis et al., 1987; Augustaitis and Bytnerowicz, 2008; Juknys et al., 2003, 2014).

Nustatant aplinkinių medžių įtaką lajos defoliacijai, radialiajam prieaugiui ir kitiems parametrms nusakyti, atskirai kiekvienam medžiui naudojami nuo atstumo priklausomi konkurencijos indeksai (KI). Tirta šių nuo atstumo priklausomų konkurencijos indeksų reikšmė: Pretzsch (1995) Ki Nr. 2, Biging & Dobbertin (1992) Ki Nr. 3 ir 4 ir Schröder (2004) Ki Nr. 5 (2.5 lentelė). Šie indeksai paremti santykiniais lajos parametrais, tokiais kaip medžio horizontalios lajos projekcijos ir vertikalios lajos projekcijos plotas m^2 . Hegyi (1974) Ki Nr. 1 ir 6 sukurti remiantis santykiniais medžių skersmenimis krūtinės aukštyje. Indeksai buvo skaičiuojami nuo medžio pagrindo ir nuo lajos pradžios bei plačiausios lajos vietos aukščio, naudojant skirtingo kampo apverstus kūgius $80^\circ, 70^\circ, 60^\circ$. Kaip geriausias parinktas 80° apverstas kūgis (Linkevičius, 2014).

Šiam tikslui pasiekti buvo naudojami šie metodai :

Dendrometrinių požymių nustatymas, medžių padėties kartografavimas ir jų vietos koordinatų nustatymas; medžių lajų defoliacijos vertinimas; medžių metinių rėvių tyrimas; meteorologinių veiksnių poveikio vertinimas.



2.3 pav. Aukštaitijos nacionalinio parko pasirinktas genetinis medynas

3 uždaviniui spręsti parinktas tipinis ir entokenkėjų intensyviai pažeistas ir po to atsikūręs Dzūkijos nacionalinio parko pušynas. Tai Dzūkijos nacionalinio parko teritorijoje esančių, pastovių tyrimų barelių, kurie pradėti išsamiai stebėti nuo 1991 metų, parinkti medynai. Šiuose medynuose užfiksuota pažeidimo laipsnio ir medžių radialinio prieaugio kaitos istorija, (Augustaitis ir kt., 2005, 2006, 2007). Surinkti duomenys leidžia atlikti augimo ir reakcijų į meteorologijos ir vabzdžių pažeidimus tyrimus. Margionių girininkijoje esantis medynas, žymimas (DZ-2) (platuma 54°03' ilguma 24°16'), daugelį metų stebėtas spyglius graužiančio kenkėjo stipriai pažeistas ir pažeidimui pasibaigus atsikūręs paprastosios pušies medynas Šiame medyne pagal Miškotvarkos katedroje sukurtą atsitiktinės atrankos schemą išdėstyti 12 tyrimo plotelių su 15–20 modelinių medžių kiekviename (Augustaitis 2006). Kontrolei buvo pasirinktas šis regioną reprezentuojantis sąlygiškai sveikas pušynas esantis Marcinkonyse (kodas Dz-1) (platuma 54°02' ilguma 24°24'). Pagrindiniai medynų dendrometriniai ir būklės parametrai pateikti 2.3 lentelėje.

2.3 lentelė. Dzūkijos nacionalinio parko tipinio ir kenkėjų pažeisto medynų pagrindiniai dendrometriniai rodikliai ir būklė

Medyno dendrometriniai parametrai							Vidutinė defoliacija %			Atkritimas
NR	Am- žius	Vidutinis skersmuo	Vidutinis aukštis	Skers- plotis	Tūris	Medžių tankumas	1991	1995	2013	1991–1999
		cm	m	m ² /ha	m ³ /ha	vnt./ha	%	%	%	%
Kontrolinis medynas										
DZ-1	60	27,5	18,2	23,2	209,4	392	21,1±1,2	37,8±1,1	21,8±1,0	2,1
Stipriai pažeistas medynas										
DZ-2	70	26,1	17,3	18,9	160,8	353	23,0±1,1	59,0±1,2	23,7±1,3	19,3

Radialinio prieaugio tyrimai atlikti vadovaujantis pateiktomis metodikomis; konkurencijos indeksas) ir egzogeninių (oro temperatūra ir krituliai) veiksnių įtaka nustatyta daugialypės regresinės analizės metodu.

Meteorologinių veiksnių įtakai ir koreliaciniams ryšiams, $p < 0,05$ tirti buvo naudoti dviejų sezonų klimatiniai rodikliai. Tiriami mėnesio vidutinės temperatūros ir kritulių kiekio nuo rugsėjo iki rugpjūčio mėnesių kompleksiškas poveikis medžių metinei rievei formuotis.

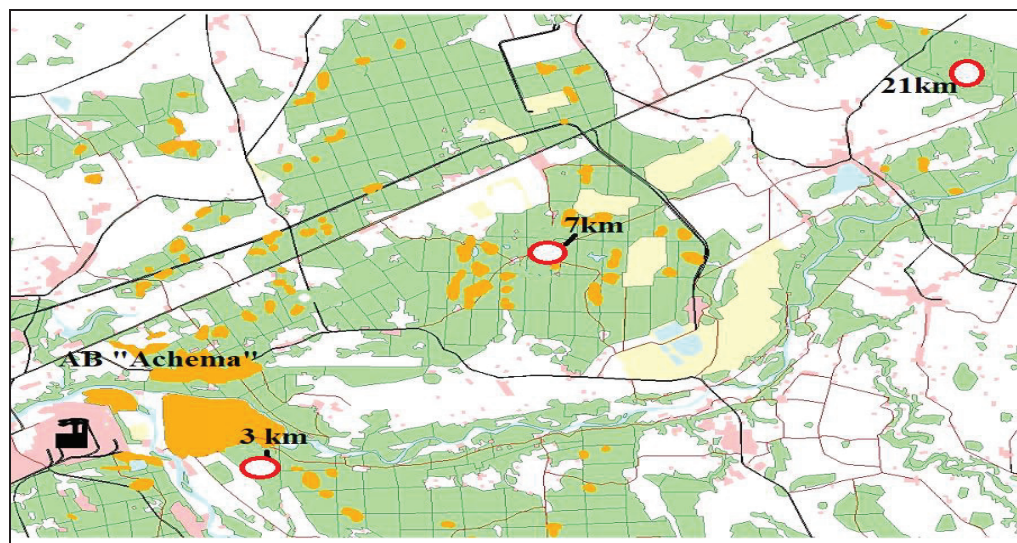
Šiam uždaviniui išspręsti buvo naudojami šie metodai: dendrometrinių požymių nustatymas; medžių kartografavimas ir jų augimo vietos koordinatų nustatymas; medžių lajų defoliacijos nustatymas; medžių metinių rivių tyrimas; metinio radialiojo prieaugio pokyčio skaičiavimas; meteorologinių veiksnių poveikio skaičiavimas; medžių konkurencijos indekso skaičiavimas; dendrometriniai tyrimai.

4 uždaviniui spręsti atrinkti 3 paprastosios pušies medynai augantys AB „Achema“ poveikio zonoje, įvairiame atstume nuo gamyklos.

Taršos efekto tyrimui atrinkti trys Miškotvarkos katedros mokslininkų nuo 1980–1995 metų stebėti paprastosios pušies medynai augantys Jonavos azotinių trąšų gamyklos AB „Achema“ poveikio zonoje (Juknys et al., 2002, 2014; Augustaitis et al., 2002). Tai stipriai (JV-1), vidutiniškai (JV-2) ir silpnai (JV-3) bei natūraliai atsistatę paprastosios pušies medynai. Bendras objektų išsidėstymas pateiktas 2.4 paveiksle. Pagrindinės medynų charakteristikos pateiktos 2.4 lentelėje.

2.4 lentelė. Tirtų medynų pagrindinės dendrometrinės charakteristikos maksimalaus pažeidimo (1980 m.) ir atsikūrimo (2013 m.) laikotarpiu

Nr.	Atstumas nuo gamyklos km	Rūšinė sudėtis	Amžiaus klasė	Aukštis, m	Skersmuo cm	Vidutinė defoliacija		Tankumas	
						1980 (%)	2013 (%)	1980 vnt./ha	2013 vnt./ha
JV-1	4,0	10 P	X	21,0	29,1	53,1	22,3	558	352
JV-2	11,0	9P 1E	IX	24,5	29,7	42,6	22,7	528	362
JV-3	21,3	10 P	IX	24,6	30,2	20,3	24,5	613	382



2.4 pav. Parinktų medynų išsidėstymo schema įvairiame atstume nuo AB „Achema“ gamyklos

Genetinės įvairovės ir DNR yrimai atlikti trijuose, įvairių taršos poveikį ir atsikūrimą reprezentuojančiuose pušynuose, kiekviename jų analizuojant po 150 pušų.

Šiam tikslui pasiekti bus naudojami metodai:

Dendrometrinių požymių nustatymas; Medžių kartografavimas ir jų augimo vietos koordinatų nustatymas; Medžių lajų defoliacijos nustatymas; Medžių metinių rievų tyrimas; Metinio

radialiojo prieaugio pokyčio skaičiavimas; Meteorologinių veiksnių poveikio skaičiavimas; Medžių konkurencijos indekso skaičiavimas; Dendrometriniai tyrimai.

2.2. Pagrindiniai tyrimų metodai

Deoksiribonukleorūgšties (DNR) išskyrimas ir genetinės įvairovės rodikliai

Tyrimai atlikti slėnio „Nemunas“ klimato kaitos tyrimų laboratorijoje ir Bavarijos sėklų ir sodmenų tyrimų centre (Vokietija). Darbe naudojama ir remiamasi prof. dr. D. Danusevičiaus klasterinės analizės (Bayesian metodu programoje Structure 2.3.1) genetinės įvairovės rodikliais, kurie paviešinti (Kerpauskaitės V. disertacija „Ūkinių priemonių įtaka paprastosios pušies (*Pinus sylvestris* L.) medynų genetinei įvairovei ir jos erdvinio pasiskirstymo dėsningumams“, 2017.) bei Dariaus Kavaliausko disertacijoje „Genetic structure and genetic diversity of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) populations in Lithuania“.

Genetinių klasterių grupės išskirtos Bajeso klasterinės analizės metodu pagal Markov grandinių algoritmą 100 000 iteracijų su 100 000 replikacijų, pakartojant kiekvieną leidimą 10 kartų Structure 2.3.1 (Pritchard et al., 2000) programa. Labiausiai tikėtinas genetinių klasterių (grupių) skaičius nustatytas Structure Harvester programa pagal Evanno, et al. (2005) metodiką (aukščiausias delta K kriterijus ir didžiausia priskyrimų vienam iš klasterių tikimybė, pvz. pagal mažiausią LnP (K) standartinę paklaidą) (Earl and von Holdt, 2012) DNR išskyrimas. Genetiniams tyrimams, medienos drožlių ėminiai surinkti elektriniu grąžtu iš kiekvieno tyrimui pasirinkto medžio, naudojant 5 mm diametro grąžtus iš kamieno 1–2 cm gylyje.

Tyrimo objektai kuriuose buvo nustatyti genetinės įvairovės rodikliai bei išskirtos genetinės grupės: Aukštaitijos nacionaliniame parke esančiame genetiniame medyne – 4GG; Dzūkijos nacionaliniame parke tipiniame (DZ-1) ir spyglius graužiančių vabalų pažeistame (DZ-2) medyne 3 ir 2 GG atitinkamai, bei Jonavos ir Ukmergės rajonuose skirtingu atstumu nuo AB „Achema“ poveikio zonos nutolusiuose medynuose (JV-1, JV-2 ir JV-3) – po 3 GG.

Šios genetinės grupės naudojamos aplinkos veiksnių (klimatas ir teršalai) ir konkurencijos įtakai jų augimui tirti. Paprastosios pušies genetinės įvairovės medynuose tyrime SSR metodu buvo panaudota 12 branduolio pradmenų: P_{sy}12, P_{sy}116, P_{sy}118, P_{sy}125, P_{sy}142, P_{sy}157 (Sebastiani et al., 2012), Spac7.14, Spac12.5, Spac11.4 (Soranzo et al., 1998) ir P_{tx}144, P_{tx}4011, P_{tx}4001 (Elsik et al., 2000).

Nustatyti genetinės įvairovės rodikliai, naudojant GeAleX 6.4 (Peakall and Smouse, 2006).

Na = skirtingų alelių skaičius (multilokusinis vidurkis ir suma, taip retų alelių skaičius),

Ne = efektyvių alelių skaičius = $1 / (\text{Suma } p_i^2)$,

$I = \text{Shannon informatyvumo rodiklis} = -1 \cdot \text{Suma} (pi \cdot \text{Ln} (pi)),$

$H_o = \text{realusis heterozigotiškumas} = \text{heterozigotų skaičius} / N \text{ (bendro individų skaičiaus),}$

$H_e = \text{laukiamas heterozigotiškumas} = 1 - \text{Suma} pi^2,$

$uH_e = \text{imties dydžiui pritaikytas laukiamas heterozigotiškumas} = (2N / (2N-1)) \cdot H_e,$

$F_{IS} = \text{lauktinas inbrydingas} = (H_e - H_o) / H_e = 1 - (H_o / H_e),$

kur pi yra i -tojo alelio dažnis populiacijoje, o suma pi^2 yra šių alelių dažnių kvadratų suma.

Tam, kad būtų nustatytas optimalus genetinių klasterių skaičius, buvo sukurtas ir apskaičiuotas klasterinės struktūros patikimumo rodiklis (goodness of fit), parodantis, kiek medžių buvo priskirta tam tikram klasteriui su (a) < nei 0,5 tikimybe, (b) 0,5–0,7 tikimybe ir (c) > 0,7 tikimybe. Kuo daugiau c grupės ir kuo mažiau a grupės medžių, tuo patikimesnė yra tam tikro klasterių skaičiaus klasterinė struktūra.

Dendrometriniai matavimai – matuojamas kiekvieno tirta medžio skersmuo (D 1,3 aukštyje) cm, matuojant žerglėmis 1mm tikslumu, aukštis (H) m, aukštis iki pirmųjų žalių šakų (Biging & Wensel 1990).

(HL) m, lajos plačiausia vieta (HPL) m matuojamas aukštimačiu „Vertex IV Haglof“. Lajos skersmuo (DL) matuojamas metaline matavimo juosta (dm). Matuojama atsizvelgus į pasaulio kryptis (ŠP RV) (Röhle 1986).

Medžio kamieno tūris apskaičiuotas pagal formulę:

$$V = \frac{\pi \cdot h \cdot (d_{13})^2 \cdot f}{40000}, \quad (1)$$

čia V – medžio tūris, m³; h – medžio aukštis, m; d – skersmuo 1,3 m aukštyje, cm; 4000 koeficientas pakeitimui iš cm² į m²; f – formrodis, apskaičiuotas pagal formulę 2 (Petrauskas et al., 2010):

$$f = a_0 + \frac{a_1}{H} + \frac{a_2}{D} + \frac{a_3}{D \cdot H} + \frac{a_4}{D^2} + \frac{a_5}{D^2 \cdot H}, \quad (2)$$

kur: koeficientai $a_0 = 0,386924$; $a_1 = 0,196578$, $a_2 = 2,050472$, $a_3 = 1,927076$, $a_4 = -11,9564$, $a_5 = 25,62463$.

Medžių kartografavimas – Kiekvienam medžiui nustatomos koordinatės, naudotas elektroninis tacheometras Trimble VX su integruota GPS ir lazerinio skenavimo funkcija. Siekiant pakankamo medžių padėties kartografavimo tikslumo, atliekami geodeziniai matavimai. Tyrimo medžių padėtis nustatoma matuojant azimutą ir atstumą iš žinomų pozicijų. Medžiui nustatyta koordinatė pateikiama x ir y Lietuvos koordinatinių sistemoje (LKS94) koordinatinių formatu pvz., (X 473924.3965 ir Y 26072636.52).

Medžių kartografavimas Prokazin tipo serijos paprastosios pušies (*Pinus sylvestris*) populiacijų, bandomų želdiniuose: šiame objekte papildomai atstumai tarp medžių matuojami metaline juosta, 1 cm tikslumu. Matuojamas medžių atstumas nuo žinomų atskaitos taškų. Tyrimo barelio pradžioje pažymima juosta, kurios azimutas 0° (iš šiaurės į vakarus). Ši juosta yra atskaitos taškas medžių kartografavimui. Medžių pasodinimo ir matavimo kryptis – rytai–vakarai. Matuojamas medžių atstumas eilėse ir tarp eilių.

Lajų defoliacijos nustatymas

Lajos tankumas ir lapijos skaidrumas (defoliacija) nustatoma pagal tarptautinės miškų monitoringo programos metodikos reikalavimus (UN – ECE, 1994). Vertinant medžių lajų defoliaciją, naudojama 5 % paklaidos vertinimo skalė, (pvz. 95 % ar 20 %). Vertinamo skalėje nuo 0 iki 100 % Toliau skiriamos penkios defoliacijos klasės: 0 klasė (sąlyginai sveiki medžiai) – defoliacija iki 10 %; 1 klasė (silpnai pakenkti medžiai) – defoliacija 11–25 %; 2 klasė (vidutiniškai pakenkti medžiai) – defoliacija 26–60 %; 3 klasė (labai pakenkti medžiai) – defoliacija daugiau kaip 61 %; 4 klasė – defoliacija 100 %.

Medžių metinių rievių tyrimas

Metiniam radialiajam prieaugiui (metinių rievių pločiui) vertinti ir medynų reakcijai į aplinkos pokyčius naudojama medžiaga, Presslerio gražtu, 1,3 m aukštyje nuo šaknies kaklelio išgręžti gręžiniai. Prieš matavimą, gręžiniai merkiami į vandenį 2–4 valandoms, kad įgautų pradinį medienos drėgnumą, viena pusė nupjaunama aštriu peiliu, kad metinių rievių, ankstyvosios ir vėlyvosios medienos kontūrai būtų geriau matomi (Stokes 1996). Radialiojo prieaugio matavimui ir rievių struktūros vertinimui naudojama medžių rievių matavimo sistemos LINTAB ir TSAP (TSAP by Frank Rinn and Sieward Jakel, Heil – derberg, Germany) programa, kuri sukurta remiantis dendrochronologinių ir dendroindikacinių tyrimų metodikų pagrindu, matavimo tikslumas 0,001 mm (Eckstein, 1989). Medžių rievės sinchronizuotos (Eckstein, 1989). Ryšys nustatytas Pirsono koreliacijos (Baillie ir Pilcher 1973). Amžiaus įtakos pašalinimui, buvo skaičiuojama stiebo skerspločių suma (Basal area increment BAI).

Statistinis duomenų apdorojimas

Metinio radialiojo prieaugio pokyčių priklausomybė nuo taršos ir klimato kaitos veiksniams analizuoti, statistinei analizei ir skaičiavimui naudojama MS Office Excel, Statistica programiniais paketais. Radialiojo prieaugio ir klimato kaitos poveikio veiksnių ryšiai nustatomi naudojant Pirsono koreliacinę analizę. Radialiojo prieaugio sekų statistiniam vertinimui naudojama dispersinė analizė (Fišerio kriterijus).

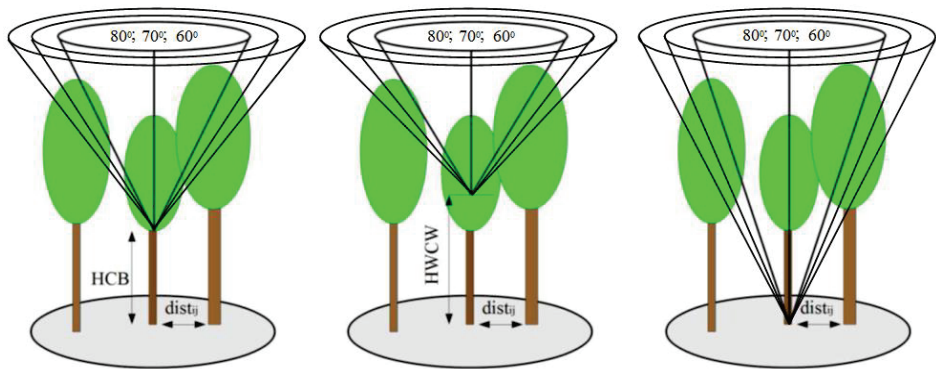
Metinio radialiojo prieaugio pokyčių priklausomybės nuo meteorologinių veiksnių statistinei analizei ir skaičiavimui panaudoti MS Office Excel ir Statistica programiniai paketai. Medynų metinio prieaugio sekų panašumams vertinti naudojama klasterinė analizė. Radialiojo prieaugio ir klimato kaitos poveikio veiksnių ryšiai nustatyti panaudojant Pirsono koreliacinę analizę. Radialiojo prieaugio sekų statistiniam vertinimui panaudota dispersinė analizė (Fišerio kriterijus).

Meteorologinių veiksnių poveikio skaičiavimas

Meteorologinių veiksnių poveikis medžių lajų būklei nustatomas porinės koreliacinės analizės metodu, o pušų būklės modeliavimas atliekamas daugialypės tiesinės regresinės analizės metodu, sukuriant defoliacijos daugialypius modelius, panaudojant programinę įrangą „Statistika 12.0“. Sukurtų modelių reikšmingumui apibūdinti naudoti jų determinacijos koeficientai (R^2) bei patikimumo lygmens (p) reikšmės.

Medžių konkurencijos indekso skaičiavimas

Konkurencijos indeksų skaičiavimui, buvo nustatomi šie dendrometriniai rodikliai: medžių padėtis (kartografavimas), medžio skersmuo krūtinės aukštyje ($d_{1,3}$), aukštis h (m), lajos aukštis HL , (m), Plačiausia lajos vieta HPL (m), bei Medžių konkurencijos indeksas nustatomas pagal medžių aukštį, skersmenį, aukščio ir skersmens santykį, padėtį 60° , 70° , 80° kaimynų atžvilgiu ir į atstumą iki konkurentų (Pretzsch 2009). Nuo atstumo priklausomų konkurencijos indeksų reikšmė – Pretzsch (1995) K_i Nr. 2, Biging & Dobbertin (1992), Schröder (2004). Šie indeksai paremti lajos parametrais: medžio horizontalios lajos projekcijos ir vertikalios lajos projekcijos plotas m^2 Hegyi (1974). Konkurencijos indeksai sukurti remiantis santykiniais medžių skersmenimis krūtinės aukštyje. Indeksai buvo skaičiuojami nuo medžio pagrindo ir nuo lajos pradžios bei plačiausios lajos vietos aukščio, naudojant skirtingo kampo apverstus kūgius 80° , 70° , 60° pateikti 2.10 paveiksle (Linkevičius, 2014). Naudojami konkurencijos indeksai pateikiami 2.5 lentelėje. KI reikšmingumas buvo nustatytas visiems į apskaitą patekusiems medžiams, išskyrus kraštutinius, ir GG skirtumams išaiškinti panaudoti pirmos ir antros Krafto klasių medžių duomenys. Ryšiams išaiškinti naudoti koreliacijos ir determinacijos koeficientai, o patikimumui įvertinti – patikimumo lygmuo – p . Skaičiavimai atlikti programose „Excel“ ANOVA funkcija ir „Statistica 12“. Determinacijos koeficientas, kuris parodo kiek nepriklausomas kintamasis (x) gali paaiškinti priklausomojo kintamojo (y) variacijos (pvz., $R^2 = 0,6$ paaiškina 60 % variacijos), kuris išreiškiamas koreliacijos koeficientą pakėlus kvadratu.



2.10 pav. Indeksai suskaičiuoti panaudojant 80°, 70°, 60° kampo apverstus kūgius, atskaitant nuo medžio lajos pradžios, plačiausios lajos vietos ir medžio pagrindo, bei atstumo iki kito medžio

2.5 lentelė. Darbe naudoti konkurencijos indeksai (KI) bei jų skaičiavimo formulės pagal autorius

Nr.	Konkurencijos indeksas ir jo autorius	Indekso skaičiavimas	Nr.	Konkurencijos indeksas ir jo autorius	Indekso skaičiavimas
KI 1.	Hegy (1974)	$CI = \sum_{j=1}^{Kj} \frac{d_{bhj}}{d_{bhj} \cdot (dist_{ij} + 1)}$	KI 4.	Biging & Dobbartin (1992)	$CI = \sum_{j=1}^{Kj} \frac{cv_j^{(SH)}}{cv_i}$ $cv = a_1 \cdot d_{bh}^{a_2} \cdot h^{a_3} \cdot cr^{a_4}$
KI 2.	Pretzsch (1995)	$CI = \sum_{j=1}^{Kj} \frac{h_{caj}^{(HSCB_i)}}{h_{ca_i}}$	KI 5.	Schröder (2004)	$CI = \sum_{j=1}^{Kj} \frac{V_{caj}}{V_{ca_i} \cdot (dist_{ij} + 1)}$
KI 3.	Biging & Dobbartin (1992)	$CI = \sum_{j=1}^{Kj} \frac{h_{caj}^{(SH)}}{h_{ca_i}}$	KI 6.	Hegy (1974)	$CI = \sum_{j=1}^{Kj} \frac{g_j}{g_i \cdot (dist_{ij} + 1)}$

Čia: K – medžių skaičius; i – parinktas medis; j – konkurentai; d_{dh} – skersmuo krūtinės aukštyje cm.; $dist_{ij}$ – atstumas tarp konkurento ir parinkto medžio m; h_{ca} – medžio horizontaliosios lajos projekcijos plotas m^2 – gradientinė tiesė jungianti paieškos kūgio pradžią ir konkurento viršūnę; HSCB – aukštis, kuriame paieškos kūgio pradžia; BAL – didesnių medžių skersplotis (cm^2); cv – lajos tūris; SH – paieškos kūgio susikirtimo aukštis su medžio ašimi; a_1, a_2, a_3, a_4 – regresijos koeficientai; cr – medžio lajos santykis; h – medžio aukštis; V_{ca} – vertikalios lajos projekcijos plotas (m^2); G – skersplotis.

Vertinant konkurencijos indeksų įtaką medžių prieaugiui būtina eliminuoti medžių skersmens įtaką. Tai buvo atlikta sukuriant prieaugio regresinį modelį tik nuo skersmens, o po to tobulinant jį, įvedant papildomą nepriklausomą kintamąjį konkurencijos indeksą. R^2 vertės skirtumas tarp dviejų modelių parodo konkurencijos indekso įtaką prieaugiui atmetus medžių skersmens įtaką (dalinė koreliacija) (Linkevičius 2014).

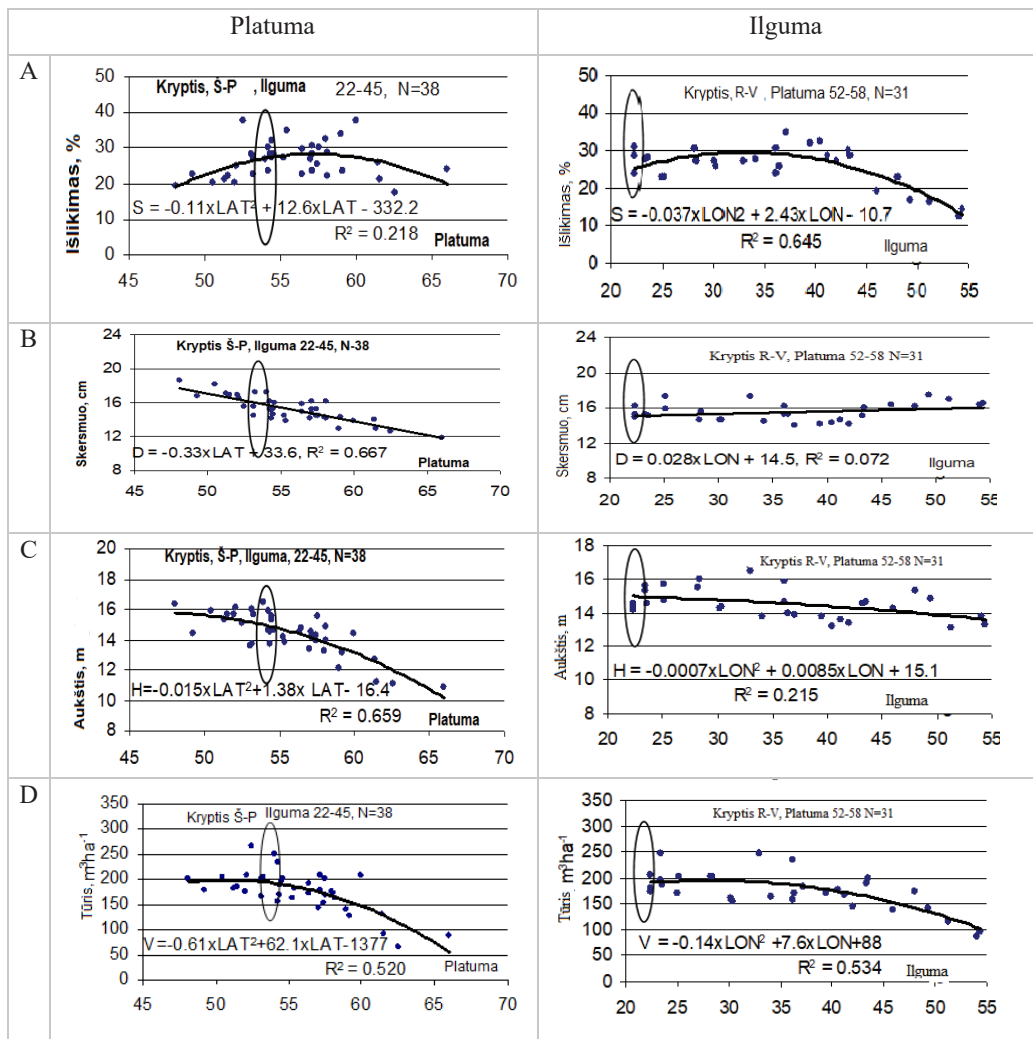
3. REZULTATAI IR JŲ APTARIMAS

3.1. Paprastosios pušies Prokazin serijos bandomųjų želdinių populiacijų medžių būklę ir produktyvumą sąlygojantys veiksniai

Tiriant paprastosios pušies Prokazin serijos populiacijų būklę ir produktyvumą sąlygojančius veiksnius pirmajame tyrimų etape visiems želdinių medžiams buvo nustatyti pagrindiniai dendrometriniai parametrai ir jų padėtis medyne. Antrajame etape atrinktų populiacijų medžiams buvo tiriamas metinis radialusis kamienų prieaugis. Baigiamajame etape išaiškinti veiksniai sąlygojantys tiek tirtų populiacijų dendrometrinius parametrus, tiek ir jų prieaugį. Gauti rezultatai įgalino vertinti paprastosios pušies populiacijų prisitaikymo prie Vidurio Lietuvos klimatinių sąlygų laipsnį bei galimybes, jų genetinę medžiagą naudoti pušynų tvarumui didinti Lietuvoje.

3.1.1. Pušų geografinės kilmės reikšmė jų dendrometrinių parametrų kaitai

Prokazin tipo serijos paprastosios pušies (*Pinus sylvestris*) populiacijų bandomuosiuose želdiniuose vidutinis medžių išlikimo intensyvumas (išlikimas) sudarė 25,61 % nuo 1976 m. pasodintų sodinukų skaičiaus. Kazlų Rūdos ir Leningrado populiacijos pušų išlikimas buvo didžiausias ir sudarė atitinkamai 38,54 % ir 37,89 %. Udmurtijos populiacijos pušims vietinės augimo sąlygos buvo mažiausiai tinkamos. Pušų atkritimas čia siekė net po 2–3 % per metus, o tai sąlygojo vos 12,27 % pušų išlikimą. Tokį žemą pušų išlikimą, galimai sąlygojo labai dideli klimato skirtumai tarp Vidurio Lietuvos ir Udmurtijos krašto, prie kurių tirtoji populiacija buvo prisitaikiusi. Tokiu būdu nustatyta, kad skirtumus tarp mažiausios ir didžiausios išlikimo vertės sąlygojo populiacijos kilmė, t. y. geografinė padėtis. Geografinės platumos, o ypač ilgumos reikšmė populiacijos išlikimui buvo statistiškai reikšminga. Jei kilmės platumą paaiškino iki 22 % pušų išlikimo variacijos, tai ilguma net 65 % variacijos (3.1 pav. A.). Pažymėtina tai, kad didžiausiu išlikimu pasižymėjo ne vietinės populiacijos, kurių kilmės geografinės koordinatės buvo 54° Š platumos ir 24° R ilgumos, o populiacijos kurių kilmės geografinės koordinatės buvo 57° Š platumos ir nuo 30° iki 35° R ilgumos. Tokiu būdu didžiausiu išlikimu pasižymėjo populiacijos, kurių kilmė buvo keliais laipsniai labiau nutolusios į Šiaurę ir į Rytus nuo vietinių pušų kilmės.



3.1 pav. Skirtingų populiacijų medynų pušų būklės ir taksaciniai parametrai pagal kilmės vietos koordinates. Elipsoidas žymi Lietuvos populiacijas. Čia A – išlikimas, B – Skersmuo, C – Aukštis, D – Tūris hektare

Atliktų tyrimų rezultatai rodo, kad populiacijos kilmei judant šiaurės kryptimi nuo Šiaurės platumos Š 47° iki Š 67° juostoje tarp Rytų ilgumos 22° ir R 45° pušų dendrometriniai parametrai reikšmingai mažėjo (3.1 pav.).

Pušų, atstovaujančių labiausiai į šiaurę nutolusioms populiacijoms, tūris buvo mažiausias (3.1 D), kas patvirtina Savva Yo gautus rezultatus (Savva et al., 2001). Šios populiacijos pušų išlikimas buvo irgi mažiausias. Tačiau pušų kilmės geografinei padėčiai judant pietų kryptimi, t. y. Šiaurės platumai mažėjant nuo Š 55° iki Š N 47°, pušų išlikimas taip pat mažėjo reikšmingai, pasiekdamas galiausiai panašų išlikimo lygį, kaip ir šiaurinių populiacijų pušų

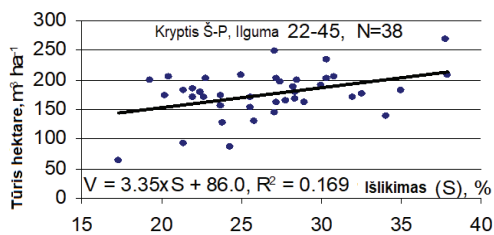
(3.1 pav.). Šių populiacijų pušų išlikimo intensyvumas svyravo apie 20 %, ir šis rodiklis turėjo nedidelės įtakos pušų tūriui 1 hektare. Pietinių populiacijų pušų didžiausią tūrį užtikrino didžiausi stiebo skersmenys ir aukščiai (3.1 B ir C). Pušys, atstovaujancios populiacijoms iš centrinės dalies (Š 53°–58°), demonstravo aukščiausią išlikimo lygį: 38,55 % pušų išliko vietinėje Višakio Rūdos populiacijoje ir 37,76 % Orlovo srities populiacijoje. Šių populiacijų pušų tūris buvo didžiausias ir viršijo 250 m³/ha. Šie rezultatai leidžia daryti prielaidą, kad populiacijų heterozigotiškumo indeksas gali turėti reikšmingos įtakos formuojantis pušynams atspariems aplinkos veiksniams. Didžiausias heterozigotiškumo reikšmes turėjo Baltijos šalių ir vakarinės bei centrinės europinės Rusijos dalies populiacijos – jos pasižymėjo geresne būkle ir didesniu produktyvumu, negu mažesnės heterozigotiškumo reikšmės šiaurės Rusijos ir Ukrainos ir ypač rytinės europinės Rusijos dalies populiacijos, kurių būklė buvo prasčiausia, o produktyvumas mažiausias. Teigiama, kad egzistuoja bendri dendrometrinių parametrų kaitos dėsniumai, priklausantys nuo populiacijos kilmės geografinės padėties, t. y. ilgumos ir platumos. Populiacijų produktyvumo mažėjimas dažnai stebimas jas perkeliant šiaurės–pietų kryptimi (Kuzmina, 1999). Antra vertus, populiacijas perkeliant iš pietinių regionų į šiaurinius, jos tampa mažiau atsparios ligoms ir kenkėjams, dėl ko taip pat dažnai sumažėja jų produktyvumas (Baumanis et al., 1982; Pikel'gas, 1982).

Populiacijų perkėlimas iš labiausiai į rytus nutolusių rajonų taip pat siejamas su tokių pušų atsparumo sumažėjimu ligoms, kenkėjams ir kitiems nepalankiems aplinkos veiksniams, kas savo ruožtu sąlygoja jų mažesnę produktyvumą. Tačiau gauti rezultatai patvirtino šį teiginį tik iš dalies. Populiacijos kilmei judant rytų kryptimi nuo Rytų ilgumos 22° iki R 45° juostoje tarp Šiaurės platumos Š 52° ir Š 58° tendencingai mažėjo tik pušų vidutinis aukštis ir tūris (3.1 pav.). Šios krypties populiacijų vidutinis skersmuo neturėjo aiškios kitimo tendencijos (3.1 B pav.), išlikdamas visų populiacijų maždaug to paties lygmens – apie 15–16 cm.

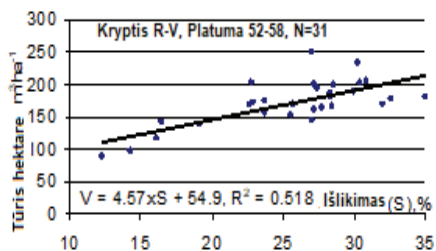
Išskirtinis dėmesys buvo skirtas mūsų vietinėms populiacijoms, kurios paprastai demonstruoja geriausius išlikimo ir produktyvumo rezultatus analogiškuose tyrimuose, išskyrus tiksliai medžių išlikimo intensyvumą (Jansons Baumanis, 2005). Šiuo atveju vietinių pušų populiacijų iš Mažeikių rajono išlikimas vidutiniškai siekė 27,66 %, o Višakio Rūdos pušų net 38,55 %. Tai buvo geriausios Lietuvos populiacijų išlikimo reikšmės. Jų tūris kito nuo 206 m³ iki 246 m³/ha. 3.1 paveiksluose vietinės populiacijos pavaizduotos elipsoidu.

Nustatyta tiesinė priklausomybė tarp medžių išlikimo ir jų tūrio 1 hektare, (3.2 pav.). Išskirtiniai vietinės Višakio Rūdos populiacijos pušų parametrai: 38,55 % pušų išlikimas ir 246,12 m³/ha tūris. Orlovo srities populiacijos rodikliai nežymiai skiriasi: 37,76 % išlikimas ir 266,87 m³/ha tūris. Antra vertus, Smolensko srities populiacijos pušų išlikimas siekia tik 27 %, o

jų tūris – 248,64 m³/ha. Prasčiausi Archangelsko srities populiacijos pušų parametrai: vos 17,34 % išlikimas ir 63,66 m³/ha tūris.



a



b

3.2 pav. Skirtingų populiacijų pušų tūris ir išlikimas (%), a – Šiaurės–Pietų gradientas, b – Rytų Vakarų

Išsiskiria Karelijos pušų populiacija. Demonstruodamos vidutinišką pušų išlikimą, šios populiacijos pušų tūris vienas mažiausių – tik 86,55 m³/ha. Medžių vidutinis skersmuo ir aukštis lėmė tokį šios populiacijos pušų produktyvumą.

Apibendrinus gautus rezultatus galima teigti, kad populiacijos kilmė per tiesioginį poveikį medžių dendrometriniams parametrus ir netiesioginį medžių išlikimo laipsniui yra vienas iš pagrindinių veiksnių turinčių reikšmingos įtakos populiacijoms prisitaikyti prie lokalių meteorologinių sąlygų. Į Vidurio Lietuvos klimatinės sąlygas atkeltų paprastosios pušies populiacijų augimo, išlikimo ir produktyvumo reakcija priklausė nuo jų kilmės vietos.

Pagal dendrometrinius ir būklės parametrus, labiausiai prisitaikiusios prie Vidurio Lietuvos meteorologinių sąlygų šalia vietinių Lietuvos populiacijų buvo joms artimos populiacijos. Didžiausiu išlikimu pasižymėjo populiacijos, kurių kilmė buvo keliais laipsniai labiau nutolusios į Šiaurę ir į Rytus nuo vietinių pušų kilmės koordinatų.

Pušies populiacijos, atkeltos iš Rusijos Udmurtijos srities, Karelijos, Archangelsko ar Baškirijos regionų, augo kur kas prasčiau ir jų medžių išlikimo skaičius buvo gerokai mažesnis už vietines Lietuvos populiacijas.

Kilmės vietos įtaka buvo reikšminga vidutiniams medynų produktyvumo rodikliams. Didėjant platumos reikšmėms vidutinis aukštis, skerspločių suma ir tūris viename ha mažėjo tendencingai. Kilmės vietos ilgumos reikšmė lėmė tokį patį vidutinio aukščio ir tūrio ha mažėjimą, išskyrus skerspločių sumą, kuriai ilgumos reikšmė neturėjo jokios įtakos.

3.1.2. Aplinkos veiksnių kompleksiškas poveikis pušų, atstovaujančių skirtingoms populiacijoms, dendrometrinių parametrų kaitai

Siekiant įvertinti paprastosios pušies populiacijų geografinės kilmės reikšmingumą populiacijos vidutinei konkurencijos indeksų reikšmei, lajų defoliacijai ir dendrometrinių rodiklių kintamumui buvo sukurti daugialypės regresijos modeliai.

Gauti rezultatai (3.1 lentelė) parodė, kad daugiau nei 97 % medynų tūrio hektare kintamumą paaiškino paprastosios pušies populiacijos kilmė, dendrometriniai rodikliai bei pušų išlikimas. Remiantis tuo, kad medžių tūris apskaičiuojamas pagal jų skersmenį aukštį ir formrodį, šie vidutiniai parametrai parodė daugiau nei 78 proc. medienos tūrio ha kaitą. Populiacijos kilmės vieta (kilmės vietos platumos ir ilgumos koordinatė), kuri išreikšta per polinominę lygtis (1 ir 2) populiacijos tūrį hektare lėmė šiek tiek mažiau nei 62 proc.

$$V = -0,4056 \times \text{Platuma}^2 + 38,71 \times \text{Platuma} - 723,9; \quad r^2 = 0,348, \quad p < 0,0001 \quad (1)$$

$$V = -0,0716 \times \text{Ilguma}^2 + 2,882 \times \text{Ilguma} + 162,2; \quad r^2 = 0,264, \quad p < 0,0017 \quad (2)$$

Išskirtinis rezultatas: abu parametrai, populiacijos ilguma ir platumą, yra statistiškai patikimi šiame modelyje. Medyno būklę charakterizuojantis parametras, toks kaip medžių išlikimas iki 36 %, paaiškino populiacijų tūrio 1 ha kaitą Prokazin tipo želdiniuose. Tuo tarpu vidutinis konkurencijos indekso rodiklis, nustatytas tarp medžių, nebuvo reikšmingas, kad lemtų medžių tūrio pasiskirstymą hektare.

Tirtų kilmių pušų lajų vidutinė defoliacija taip pat buvo reikšminga populiacijos tūrio kaitai, tačiau daugianariame modelyje dėl kolinarumo su kitais veiksniais ji prarado savo reikšmingumą ir buvo eliminuota iš galutinio modelio.

3.1 lentelė. Skirtingų kilmių pušų išlikimo laipsnio, tūrio ha ir lajos defoliacijos daigianariai regresiniai modeliai, priklausomai nuo populiacijos geografinės kilmės, dendrometriųjų parametrų, būklės ir konkurencijos indekso

Priklausomas kintamasis	Indek- sas	Kilmė		Dendrometriiniai parametrai			Būklė		Konkurencija KA 80		Modelio statistika			
		Platumas	Ilguma	D, cm	H, m	Lajos aukštis	Lajos skersmuo	Lajos plotas	Išlikimas %	Defoliacija %	Hegyl	Prezch	R ²	F
Tūris 1	B	0,267 0,0001		15,77 0,0000	9,577 0,0001			-2,501 0,0329	5,244 0,000	-6,727 0,2386		0,975	254,8	7,45
Tūris 2	B	15,454 0,0002		15,453 0,0000	9,825 0,0000			-2,268 0,0496	5,252 0,0000			0,974	302,3	7,49
Tūris 3	B	1,021 0,0000	1,010 0,0000									0,619	35,81	27,4
Tūris 4	B								4,385 0,0000			0,366	25,98	35,0
Tūris 5	B			-10,901 0,0017	22,906 0,0009		13,844 0,0068					0,812	61,81	19,5
Skersmuo 1	B	0,304 0,0526	-0,104 0,0014		0,514 0,0000				-0,105 0,0000	0,356 0,293		0,930	88,6	0,42
Skersmuo 2	B	0,329 0,0346	-0,102 0,0017		0,519 0,0000				-0,103 0,0000			0,928	105,7	0,42
Skersmuo 3	B	0,944 0,0009	-0,328 0,0000									0,700	51,40	0,83
Skersmuo 4	B	0,907 0,0006	-0,217 0,0001		0,375 0,0065							0,748	42,60	0,768
Skersmuo 5	B				0,711 0,0000				-0,122 0,0000			0,902	132,5	0,48
Skersmuo 6	B								-0,096 0,0001			0,631	37,60	0,92
Defoliacija 1	B	-0,008 0,8945	0,029 0,9097	-3,454 0,0000			1,423 0,0435		-0,461 0,0012		5,105 0,0197	0,646	12,17	2,97
Defoliacija 2	B			-3,512 0,0000			1,433 0,0182		-0,463 0,0008		5,194 0,0130	0,646	19,13	2,90
Defoliacija 3	B			-2,570 0,0000					-0,209 0,0235			0,538	25,68	3,24
Defoliacija 4	B											0,481	41,67	3,39
Išlikimas 1	B		0,232 0,4443		2,512 0,005		-1,706 0,0178				2,995 0,1527	0,809	28,33	2,81
Išlikimas 2	B			-5,061 0,0000		2,517 0,0055	1,723 0,0175					0,795	40,82	2,84
Išlikimas 3	B			-4,303 0,0000		2,869 0,0039	1,553 0,0487					0,745	41,95	3,13

Išaiškinti ryšiai tarp skirtingų populiacijų pušų vidutinio skersmens ir nagrinėjamų prognozuojamų kintamųjų parodė, kad populiacijos geografinės kilmės platumas, kuri išreikšta polinomine lygtimi (3), medžių aukštis ir lajų defoliacija yra vieni iš pagrindinių veiksnių, lemiančių populiacijų vidutinio skersmens kintamumą. Nustatyta, kad vidutinis medžių skersmuo didėja mažėjant populiacijos ilgumos laipsniui, kuris išreikštas per antro laipsnio polinominę funkciją (3), taip pat mažėjant medžių išlikimui bei defoliacijos laipsniui (3.2 lentelė).

3.2 lentelė. Tarpusavio priklausomybės tarp tirtų paprastosios pušies kilmės charakterizuojančių dendrometrinių, būklės ir kilmės parametrų koreliacinė analizė

Kintamasis	Kilmė		Dendrometriniai parametrai						Būklė	Konkurencija		
	PLAT	ILG	V, m ³ /ha	D _q , cm	H _q , m	H _{cb} , m	Lplotis	C _{ha} , m ²	Išlikimas %	DEF, %	CI _{Hg}	CI _{PRZ}
V m ³ /ha	0,592	0,514	–	0,390	0,815	0,846	0,866	–0,192	0,605	–0,441	–0,093	–0,091
D _q , cm	–0,783	0,338	0,390	–	0,750	0,675	0,526	0,468	–0,457	–0,693	–0,262	–0,292
H _q , m	–0,764	–0,364	0,815	0,750	–	0,963	0,880	0,119	0,106	–0,566	–0,189	–0,223
Išlikimas %	0,241	0,525	0,605	–0,457	0,106	0,220	0,351	–0,537	–	0,103	0,134	0,165
DEF,%	0,608	–0,024	–0,441	–0,693	–0,566	–0,533	–0,405	–0,307	0,103	–	0,413	0,420

Pastaba: N = 47, koreliacijos koeficientas reikšmingas, kai $r > 0,29$ ir $p < 0,05$. Reikšmingi koeficientai pajuodinti.

$$D = 0,0055 \times \text{Ilguma}^2 - 0,4034 \times \text{Ilguma} + 22,3; \quad r^2 = 0,158, \quad p < 0,0269 \quad (3)$$

Konkurencijos indeksai Hegyl ir Pretzch neturėjo reikšmingos įtakos tirtų populiacijų vidutiniam skersmens kintamumui. Likę parametrai, tokie kaip populiacijos kilmė, dendrometriniai rodikliai ir lajų būklė, paaiškino iki 93 % vidutinio skersmens rodiklių kintamumo. Net iki 70 % skersmens kintamumo paaiškino populiacijos geografinė kilmė. Būklės parametrai, tokie kaip medžių išlikimas ir medžių lajų defoliacija, buvo mažiau reikšmingi aiškinant skersmens kaitą. Jų paaiškinamumo lygmuo siekė 63 %, o kiti dendrometriniai parametrai, tokie kaip medžio aukštis, buvo mažiausiai reikšmingi, paaiškindami tik 56 % vidutinio skersmens kaitos.

Panašūs ryšiai nustatyti ir aiškinant populiacijų vidutinio aukščio kintamumą tirtuose Prokazino tipo želdiniuose (3.2 lentelė). Tik vidutiniai lajos parametrai reikšmingiausiai sąlygojo vidutinio aukščio kaitą. Kilmės vietos platumas buvo vienodai reikšmingas tiek vidutiniam medžių skersmeniui, tiek vidutiniam jų aukščiui. Konkurencijos indeksai taip pat neturėjo lemiamos įtakos medžių aukščiui. Išskirtiniai ryšiai buvo nustatyti tarp būklės parametrų ir vidutinio aukščio. Kita vertus, nebuvo nustatytų reikšmingų ryšių tarp medžių išlikimo ir jų aukščio.

Paprastosios pušies kilmė neturėjo reikšmingo poveikio tirtų populiacijų būklės rodikliams, tokiems kaip išlikimo laipsnis ir lajų vidutinė defoliacija kompleksiskame poveikyje kartu su kitais tirtais veiksniais (3.1 lentelė), nors porinės koreliacinės rezultatai rodo, kad išlikimui reikšminga buvo kilmės ilgumos koordinatė, o vidutinei lajos defoliacijai kilmės platumos koordinatė (3.2 lentelė). Jokio reikšmingo ryšio nenustatyta ir tarp medžių išlikimo laipsnio ir konkurencijos indeksų. Tik vidutinis medžių skersmuo, lajos skersmuo, medžių išlikimo proc. ir Pretzch konkurencijos indeksas yra esminiai veiksniai, lemiantys praeitų metų medžių lajų defoliaciją. Šių veiksnių kompleksiškas poveikis paaiškino iki 65 % populiacijų medžių lajų defoliacijos kaitos. Patikimiausias rodiklis, lemiantis vidutinę medžių lajų defoliaciją ir paaiškinantis iki 48 % kintamumo, yra vidutinis medžių skersmuo. Mažiausia įtaka lajų būklei (iki 5 % kaitos) nustatyta medžių išlikimo procentui, o konkurencijos indekso įtaka medžių lajų defoliacijai yra kiek mažesnė nei 16 %.

Atrasti ryšiai, paaiškinantys, kad dėl kolinearumo įtakos populiacijos kilmės vieta medžių vidutinio skersmens kaitai tampa nereikšmingu rodikliu galutiniame medžių išlikimo daugialypės regresijos modelyje.

Galiausiai medžių išlikimas statistiškai patikimai lėmė tiriamųjų pušies populiacijų vidutinius dendrometrinius rodiklius, tačiau šis poveikis gali būti dvejopas. Aukštesnis medžių išlikimas lėmė didesnę medžių tūrį populiacijose, tačiau sumažino vidutinį medžių skersmenį. Medžių išlikimas neturėjo reikšmingo poveikio vidutiniam jų aukščiui, tuo tarpu buvo nustatytas teigiamas poveikis medžių lajų pagrindo aukščiui ir lajos skersmeniui.

Apibendrinus gautus rezultatus galima teigti, kad daugiau nei 97 % medynų tūrio hektare kintamumo paaiškino paprastosios pušies populiacijos kilmė, dendrometriniai rodikliai bei pušų išlikimo lygmuo. Jei vidutiniai dendrometriniai parametrai lėmė daugiau nei 78 proc. medžių tūrio ha kintamumo, tai populiacijos kilmės vieta (kilmės vietos platumos ir ilgumos koordinatė), kuri buvo išreikšta per polinominės lygtis, populiacijos tūrį hektare lėmė net apie 62 proc.

Medyno būklę charakterizuojantis parametras, toks kaip medžių išlikimas iki 36 %, paaiškino populiacijų tūrio 1 ha kaitą Prokazin tipo želdiniuose. Tuo tarpu vidutinis konkurencijos indekso rodiklis, nustatytas tarp medžių, nebuvo reikšmingas, kad lemtų medžių tūrio pasiskirstymą hektare.

Tirtų kilmių pušų lajų vidutinė defoliacija taip pat buvo reikšminga populiacijos tūrio kaitai, tačiau daugianariame modelyje dėl kolinarumo su kitais veiksniais ji prarado savo reikšmingumą

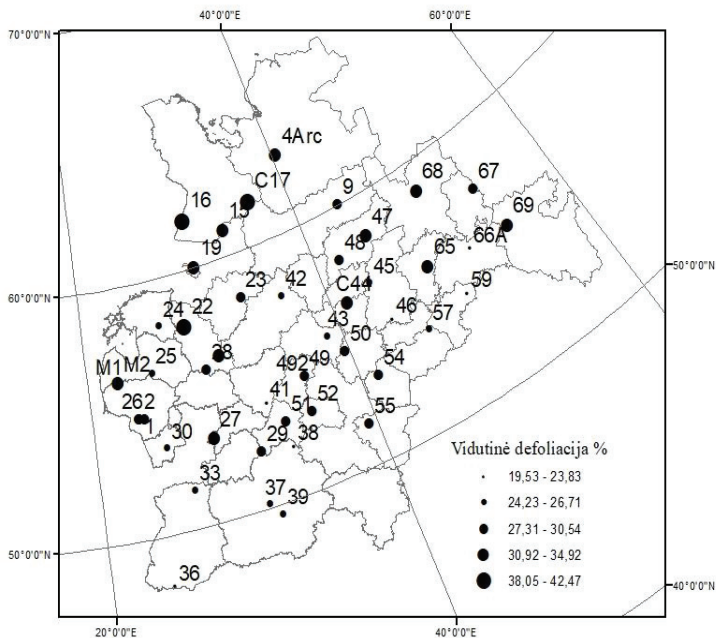
Populiacijos kilmės vieta reikšmingiausiai sąlygojo populiacijos medžių vidutinį skersmenį ir kiek silpniau tūrį. Dėl poveikio kolinearumo, medžių vidutinei defoliacijai ir išlikimui kilmės vietos poveikis buvo nereikšmingas.

3.1.3. Paprastosios pušies populiacijos kilmės reikšmė jos atskirų individų lajos būklei Vidurio Lietuvos sąlygomis

Defoliacijos laipsnis, yra jautrus kompleksinis dendroindikatorius. Kaip pirminis požymis, atspindintis prisitaikymą, yra svarbus rodiklis identifikuojant perspektyvias Lietuvoje augti medžių populiacijas. Lajų būklės ir medžių kilmės vietos glaudus ryšys indikuoja besikeičiančių aplinkos sąlygų įtaką paprastosios pušies prisitaikymui Prokazin bandomuosiuose želdiniuose. Statistiškai patikimai įvertintų dendrometrinių rodiklių (aukštis ir skersmuo) skirtumai populiacijose papildė žinias apie prisitaikymo lygmenį. Dėl šios priežasties populiacijų vidurinės lajų defoliacijos kaitai buvo skirtas išskirtinis papildomas dėmesys.

Lietuvos klimatas ir nauja aplinka lėmė paprastosios pušies geografinių populiacijų augimą naujoje vietoje, individų išlikimą ir populiacijos bei atskirų medžių būklę. Medžio laja ir ankstyvojoje diagnostikoje, ir ilgalaikiuose nuolatinuose tyrimuose naudojama kaip medžio bendro gyvybingumo atspindys. Tai vienas iš plačiausiai taikomų testų Europos miškų monitoringo sistemoje (Ozolinčius, 1994). Todėl savo tyrimuose pirmą kartą pabandėme nustatyti ir įvertinti bandomųjų paprastosios pušies geografinių kilmės želdinių iš Europos ir Azijos populiacijų medžių būklę po jų ilgametės adaptacijos naujoje vietoje ir atskleisti pagrindines medžių lajų defoliacijos tendencijas bei įvertinti jų prisitaikymo galimybes Lietuvoje. Pirmajame etape mes išanalizavome paprastosios pušies populiacijų būklę pagal medžių lajų defoliaciją ir gautų duomenų pagrindu įvertinome skirtingų geografinių populiacijų prisitaikymo galimybes Lietuvoje.

Stebimame poligone įvertinti pagal lajų būklę 47 bandomieji objektai (3.3 pav.).



3.3 pav. Vidutinės medžių iš skirtingų kilmės rajonų lajų defoliacijos pasiskirstymas pagal geografinę kilmę

Nustatyta vidutinė skirtingų populiacijų defoliacija – 28,51 % ± 0,26 (vidutiniškai pakenkti medžiai, 2 klasė). Sveikiausi medžiai auga iš šių kilmės rajonų: Smolensko, Rusija, 19,54 % ± 0,91, Lvovo, Ukraina, 22,15 % ± 1,22, Tverės, Rusija, 22,39 % ± 1,82. Labiausiai pakenktos medžių lajos nustatytos šiose kilmės rajonuose : Karelijos, Rusija, 42,48 % ± 2,95, Karelijos, Rusija, 40,32 % ± 3,21 ir Pskovo, Rusija, 38,05 % ± 2,24.

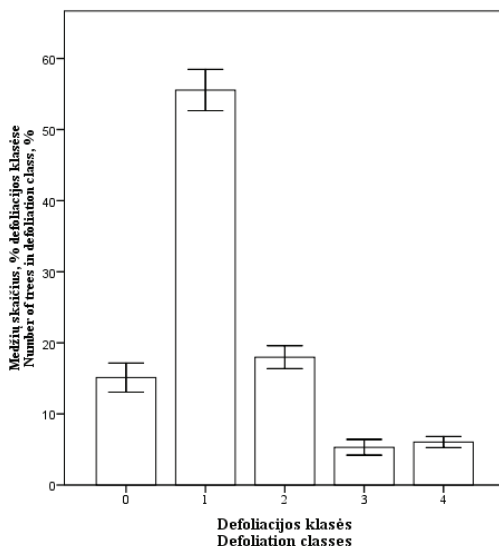
Paprastosios pušies skirtingų populiacijų (Mažeikių Kazlų rūdos ir Prienų), atstovaujančių Lietuvai, lajų vidutinė defoliacija 28,95 %. Sveikiausiomis lajomis pasižymi medžiai, augantys Mažeikių populiacijoje – 24,73 % ± 1,11. Višakio Rūdos populiacijose vidutinė defoliacija buvo 29,57 %, o Prienų populiacijos medžių lajų defoliacija – 29,18 %. Tačiau tos pačios Mažeikių populiacijos plotas, kuris pažymėtas M2 numeriu, buvo nustatyta didžiausia lajų defoliacija – 31,72 % ± 1,54.

3.3 lentelė. Vidutinės defoliacijos ir medžių skaičiaus įvairiose lajos būklės grupėse koreliacinis ryšys

Vidutinė defoliacija,%	100 %	0–10 %	11–25 %	26–60 %	61–99 %	0–25 %	25–99 %	0–99 %
R	0,750	–0,283	–0,621	0,575	0,783	–0,925	0,793	–0,750
P < 0,01	0,000	0,054	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000

Nustatyta, kad vidutinę lajos defoliacijos reikšmę patikimiausiai apibūdina (3.3 lentelė) labai (stipriai) pakenktų medžių skaičius, kuriam didėjant reikšmingai didėja ir vidutinė medžių defoliacija ($R = 0,78$, kai $p < 0,01$), o silpnai pakenktų medžių skaičius, kuriam didėjant vidutinė medžių lajų defoliacija mažėja ($R = -0,621$, kai $p < 0,01$). Taip pat svarbus indikatorius, apibūdinantis vidutinę lajos defoliacijos kaitą, yra žuvusių medžių skaičiaus didėjimas medyne, kuriam taip pat didėjant vidutinė defoliacija didėja ($R = 0,75$, $p < 0,01$). Sąlygiškai sveikų medžių skaičiaus kaita turėjo mažiausią įtaką pušų lajų vidutinei defoliacijai ($R = -0,283$, kai $p < 0,01$), nors tokių medžių skaičiaus didėjimas medyne sąlygojo mažesnę vidutinę defoliaciją. Iš Lietuvos kilusių populiacijų vidutinę defoliaciją patikimiausiai apibūdina sveikų ir silpnai pakenktų medžių skaičiaus didėjimas ($R = -0,966$, $p = 0,007$ kai $p < 0,01$).

Apibendrinus rezultatus, nustatyta, kad paprastosios pušies bandomuosiuose želdiniuose dominuoja silpnai pakenkti medžiai (defoliacija 11–25 %), kurie sudaro 55,6 % visų medžių skaičiaus. Vidutiniškai pakenkti medžiai sudaro 18 %, sąlyginai sveiki medžiai 15,1 %, stipriai pažeisti su ypač dideliu defoliacijos rodikliu – tik 5,3 %, o žuvę medžiai sudaro 6 % (3.4 pav.).



3.4 pav. Paprastosios pušies medžių pasiskirstymas defoliacijos klasėse procentais

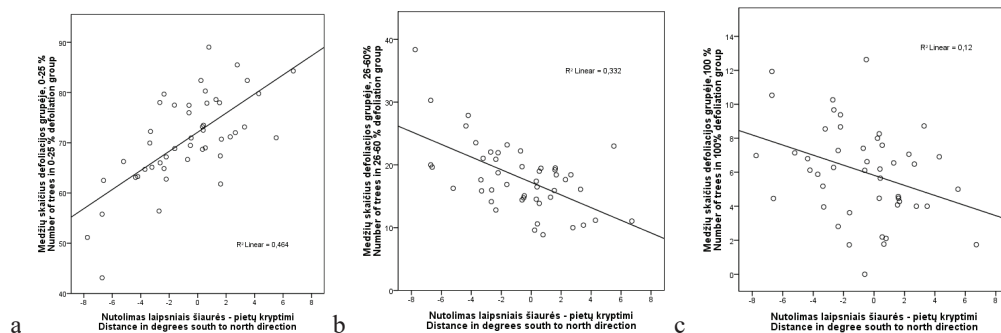
Paprastosios pušies populiacijų geografinės kilmės poveikio, jos medžių vidutinei defoliacijai įvertinti atlikta skirtingai pažeistų medžių skaičiaus įvairiose sveikumo grupėse ir populiacijos kilmės platumos bei ilgumos koordinatų Pirsono koreliacinė analizė. Gauti rezultatai pateikti 3.4 lentelė.

3.4 lentelė. Vidutinės lajų defoliacijos reikšmės ir medžių skaičiaus skirtingose defoliacijos klasėse priklausomybė nuo paprastosios pušies populiacijų kilmės geografinės padėties

Geografinė populiacijų padėtis ir medžių lajų defoliacijos klasių intervalai									
N=47	0–10 %	0–25 %	11–25 %	26–60 %	25–99 %	61–99 %	0–99 %	100 %	Vidut. %
Platuma	-0,1405	-0,6813	-0,5048	0,5765	0,5929	0,5003	-0,3462	0,3462	0,6163
	p=0,346	p=0,000	p=0,000	p=0,000	p=0,000	p=0,000	p=0,017	p=0,017	p=0,000
Ilguma	-0,1148	-0,0811	0,0088	0,2965	0,1173	-0,3652	-0,1685	0,1685	-0,0355
	p=0,442	p=0,588	p=0,953	p=0,043	p=0,432	p=0,012	p=0,258	p=0,258	p=0,813

Gauti rezultatai rodo, kad populiacijos kilmei tolstant į šiaurę (didėjant platumos koordinatei) reikšmingai mažėja sveikų ir silpnai pažeistų medžių ($R = -0,68$ ir $R = -0,50$, $p < 0,05$), o didėja vidutiniškai ir stipriai pažeistų medžių skaičius ($R = +0,58$ ir $R = +0,50$, $p < 0,05$) bei žuvusių medžių skaičius ($R = +0,35$, $p < 0,05$). Populiacijos kilmei tolstant į rytus reikšmingai mažėja tik labai pakenktų medžių skaičius želdiniuose ($R = -0,365$, $p < 0,05$), o daugėja vidutiniškai pakenktų medžių (26–60 %) ($R = 0,296$, $p < 0,05$).

Geografinių populiacijų adaptacijai naujoje vietoje išaiškinti buvo nustatyti ryšiai tarp medžių lajų defoliacijos ir populiacijos geografinės padėties, atsižvelgiant į Kazlų Rūdos mokomosios urėdijos, Jūrės girininkijos, 206 kvartalo, 2 sklypo centro koordinatas (platuma 54,79, ilguma 23,59). Įvertintas populiacijų perkėlimo atstumas laipsniais nuo patikslintos bandomųjų želdinių centro koordinatės. Nustatytas paprastosios pušies skirtingų populiacijų sodinukų perkėlimo šiaurės–pietų kryptimi (platuma) teigiamas poveikis medžių adaptacijai pagal lajų vidutinę defoliaciją, kai $R = 0,61$ $p = 0,00$, pavaizduotas 3.5 pav. (a, b ir c). Populiacijų kilmės padėtis rytų kryptimi (didėjant ilgumos koordinatei) neturėjo įtakos populiacijos vidutinės defoliacijos kaitai ($R = 0,035$, $p = 0,813$).



3.5 pav. Sveikų ir silpnai pažeistų (a), vidutiniškai pažeistų (b) ir žuvusių (c) pušų skaičius (%) geografiniuose želdiniuose priklausomai nuo želdinių kilmės geografinės padėties (platumos nuokrypis nuo bandomųjų želdinių centro (ŠP 54,79))

Nustatytas visų (N = 25) šiaurinių provenencijų defoliacijos vidurkis – 30,78 %, o 5 labiausiai į šiaurę nutolusių populiacijų vidutinė defoliacija siekė net 36,32 %. Medžių, atkeliavusių iš pietinių regionų į Lietuvos klimatinės sąlygas, lajos buvo sveikiausios. Nustatytas pietinių populiacijų (N = 22) defoliacijos vidurkis 26,43 %, o 5 populiacijų, kurios buvo kilusios iš labiausiai į pietus nutolusių tirtų rajonų vidutinė defoliacija buvo tik 25,16 %. Šie lajų sveikatingumo pokyčiai atspindi medžių perkėlimo ir adaptacijos galimybes Lietuvoje.

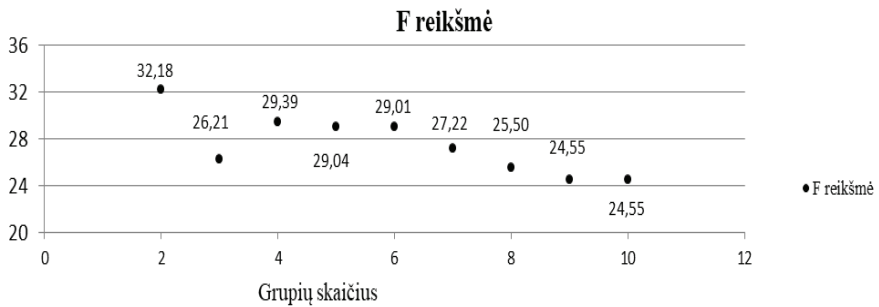
Pušų dendrometrinių parametru ir jų lajų vidutinės defoliacijos tarpusavio ryšiui išaiškinti tirtos populiacijos buvo suskirstytos į grupes, sudarančias ištisines teritorijas. Šiam tikslui nebuvo naudotasi jau išskirtoms grupėms pagal platumos ir ilgumos gradientus, o atsižvelgta į lajų vidutinės defoliacijos erdvinę kaitą priklausomai nuo populiacijos kilmės.

44 pušų populiacijos iš 47 tyrimo sklypų buvo grupuojamos atsižvelgiant į jų medžių vidutinį skersmenį, vidutinį aukštį ir lajų vidutinę defoliaciją. Medžių augimo parametrai reikšmingai skyrėsi bandomuosiuose želdiniuose (3.5 lentelė).

3.5 lentelė. Medžių augimo parametru reikšmingumas grupuojant populiacijas pagal vidutinį medžių aukštį, skersmenį ir lajų būklę

Dendrometrinių ir lajų būklės parametru reikšmingumas (R^2)			
Grupių skaičius	Vidutinis aukštis, m	Vidutinis skersmuo, cm	Vidutinė defoliacija, %
2	0,5545	0,4044	0,2921
3	0,5547	0,5469	0,5295
4	0,7531	0,6899	0,5736
5	0,7865	0,7108	0,7061

Pavyzdžiui, šiaurinės kilmės medžiai iš Karelijos užaugo iki 10,4 m. Tuo tarpu Smolensko populiacijos medžiai pasiekė vidutinį 16,3 m aukštį. Taip pat skyrėsi ir medžių skersmuo. Karelijos populiacijos medžiai pasiekė vidutiniškai 11,1 cm skersmenį, o Lvovo, Ukraina, populiacija 17,7 cm stiebo skersmenį. Šie populiacijų augimo ir būklės vidutiniai rodikliai pasirodė jautriausi atliekant įvairius klasterizavimo scenarijus. Skiriant paprastosios pušies populiacijų grupes, remtasi „Calinski-Harabasz pseudo F-statistic“ rezultatais (How spatially...). Šis „F“ kriterijus atspindi populiacijų augimo ir prisitaikymo išskirtinumus, pateiktus 3.6 pav.

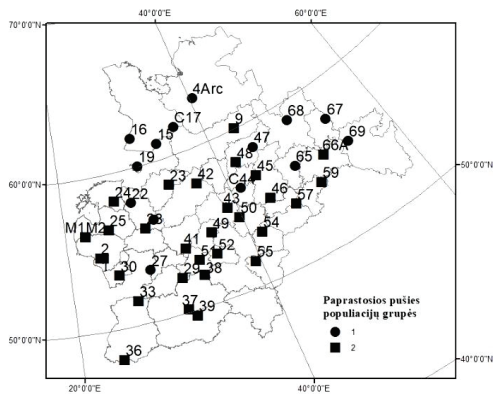


3.6 pav. „Calinski-Harabasz pseudo F – statistikos rezultatai

Didžiausia „ F “ reikšmė (32,18) gauta išskiriant dvi populiacijų grupes (3.7 pav. a), tačiau dvi grupės nėra tinkamos medžių defoliacijos erdvinei struktūrai vertinti atsižvelgiant į jų populiacijų kilmės geografinę padėtį. Dėl šios priežasties dendrometrinių ir medžių lajų defoliacijos rodikliams palyginti pasirinktos 4 grupės (3.7 pav. c), kurių F reikšmė mažai nusileidžia jos maksimaliai reikšmei ir yra lygi 29,39. Maksimalus grupių skaičius galėtų siekti 6, kai F lygi 29,01, tačiau erdvinė populiacijų analizė rodo, kad jau suformavus 5 grupes ištisinių populiacijų zonų išskirti tampa neįmanoma (3.7 pav. d) dėl jų persidengimo. Išskirtos keturios populiacijų grupės geriausiai atspindi skirtingas paprastosios pušies kilmės augimo ir prisitaikymo galimybes.

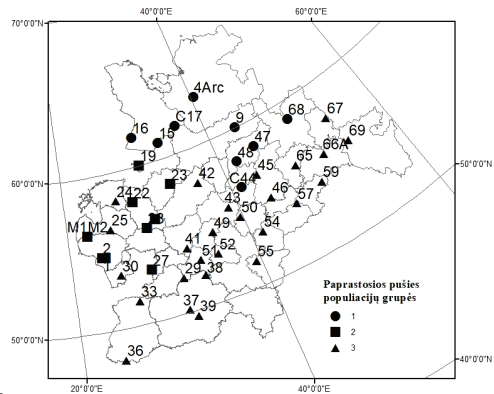
Medžiai augantys, bandomuosiuose želdiniuose, pagal augimo ir būklės panašumus sudarė atskiras, savito augimo, produktyvumo ir prisitaikymo grupes. Šie požymiai tipiškai ir reikšmingi kiekvienai grupei. Paprastosios pušies populiacijos pagal išskirtas grupes pasiskirstė taip: **I** grupė – 9, **II** grupė – 10, **III** grupė – 12, **IV** grupė – 16 populiacijų. Grupuojamų populiacijų atstovų augimo požymiai, (3.5 lentelė) – medžio aukštis $r^2 = 0,75$, skersmuo $r^2 = 0,68$ bei lajų defoliacija $r^2 = 0,57$ atskleidžia prisitaikymo prie pasikeitusių sąlygų galimybes. Keturių geografinių populiacijų grupių medžių vidutinė defoliacija ir dendrometriniai rodikliai pateikti (3.8 pav.).

Paprastosios pušies populiacijų grupės pagal dendrometrinius rodiklius ir lajų būklę



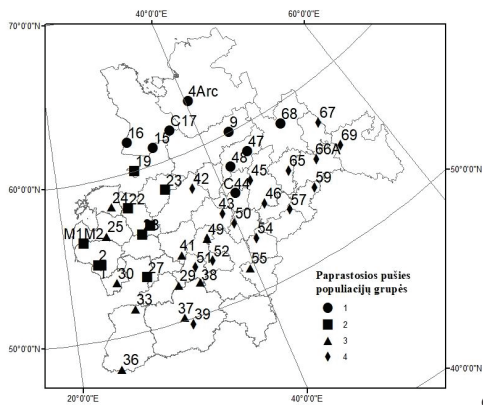
a

Paprastosios pušies populiacijų grupės pagal dendrometrinius rodiklius ir lajų būklę



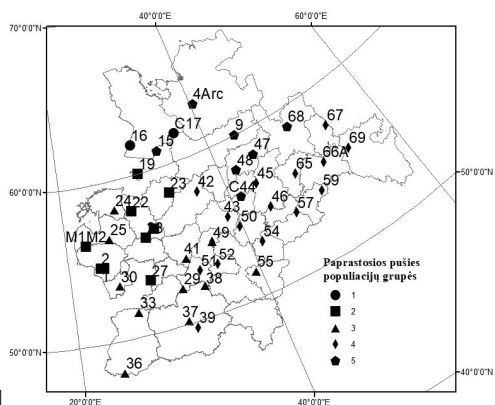
b

Paprastosios pušies populiacijų grupės pagal dendrometrinius rodiklius ir lajų būklę



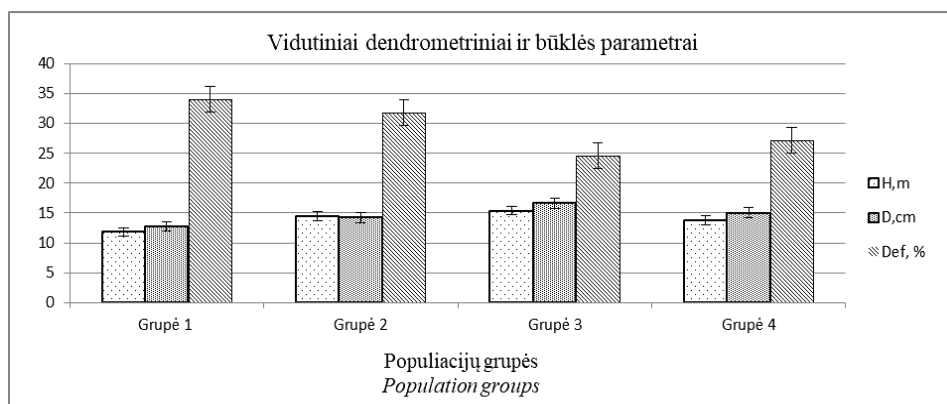
c

Paprastosios pušies populiacijų grupės pagal dendrometrinius rodiklius ir lajų būklę



d

3.7 pav. Paprastosios pušies geografinių populiacijų klasterizavimas (a) 2 grupės, (b) 3, (c) 4, (d) 5 grupė



3.8 pav. Keturių geografinių populiacijų grupių medžių vidutinė defoliacija ir dendrometriniai parametrai

Pirmoji grupė – prasčiausiai prisitaikiusių populiacijų grupė. Šių populiacijų kilmės šiaurės–pietų gradientas prasideda nuo 57° ir baigiasi šiauriausioje dalyje ties 66° platumos laipsniu. Rytų–vakarų gradientas prasideda 30,28 ir tęsiasi iki 50,06°. Šių atstovų medžių dendrometriniai rodikliai buvo prasčiausi. Nustatytas vidutinis medžių aukštis – 11,83 m, skersmuo – 12,77 cm bei defoliacija 33,95 %. Šios grupės išskyrimą lėmė: medžių aukštis, kuris paaiškino 44 %, skersmuo 46 % ir lajų būklė 58 % visų tirtųjų medžių pasiskirstymo.

Antroji grupė – silpnai prisitaikiusių populiacijų grupė. Šių populiacijų kilmės šiaurės–pietų gradientas prasideda 53,18° ir baigiasi 60°. Rytų–vakarų gradientas prasideda 22,4 ir baigiasi ties 33,28°. Šiose populiacijose augo medžiai, kuriems nustatytas vidutinis aukštis – 14,42 m, skersmuo – 14,21 cm bei defoliacija 31,77 %. Šios grupės skirtumus lėmė medžių aukštis, kuris paaiškino 37 %, skersmuo 26 %, o lajų būklė 41 % visų tirtųjų medžių pasiskirstymo.

Trečioji grupė – gerai prisitaikiusių populiacijų grupė. Šių populiacijų kilmės šiaurės–pietų gradientas prasideda 48,07° ir baigiasi 58,10°. Rytų–vakarų gradientas prasideda 22,4° ir baigiasi ties 39,2°. Šiose populiacijose augo medžiai, kuriems nustatytas vidutinis aukštis – 15,40 m, skersmuo – 16,62 cm bei defoliacija 24,52 %. Šios grupės skirtumus lėmė medžių aukštis, kuris paaiškino 35 %, skersmuo 30 %, o lajų būklė 36 % visų tirtųjų medžių pasiskirstymo.

Ketvirtoji grupė – vidutiniškai prisitaikiusių populiacijų grupė. Šių populiacijų kilmės šiaurės–pietų gradientas prasideda 49,27° ir baigiasi 57,45°. Rytų–vakarų gradientas prasideda 34,15° ir baigiasi ties 54,4°. Šiose populiacijose augo medžiai, kurių vidutinis aukštis nustatytas – 13,78 m, skersmuo – 15,05 cm bei defoliacija 27,10 %. Šios grupės skirtumus lėmė medžių aukštis, kuris paaiškino 37 %, skersmuo 62 %, o lajų būklė 45 % visų tirtųjų medžių pasiskirstymo.

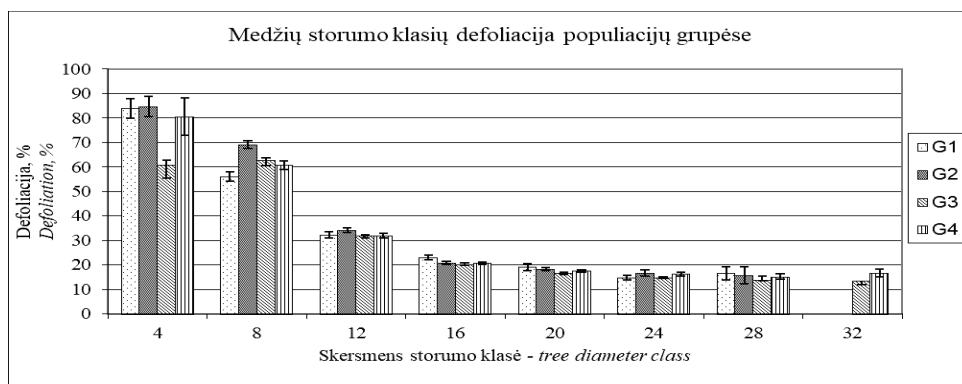
Dendrometrinių parametų įtakos medžių lajų defoliacijai analizė parodė, kad defoliacija ir medžių skersmuo $R = -0,7199$ bei medžių aukštis $R = -0,5651$ glaudžiai susiję.

Kaip reikšmingesnį indikatorių, apibūdinantį sveikas ir produktyviai augančias populiacijas, pasirinkome medžio skersmenį. Ankstyvajame amžiuje identifikuotos populiacijos taip pat reikšmingai skyrėsi pagal jų medžių vidutinį skersmenį (Abraitis ir Eriksson 1996). Nustatyta, kad populiacijoje dominuojantys stambūs ir išsivystę medžiai lemia geresnę jų būklę. Ir atvirkščiai, kuo daugiau populiacijoje užsteltbtų medžių, tuo prastesnė lajų būklė. Teigiama, kad medyne didžiausias ir dėsningas medžių iškritimas stebimas smulkių ir neužaugusių medžių grupėje (Augustaitis, 1997). Užsteltbtų ir atsilikusio augimo medžiams būdingi prasti sveikatingumo rodikliai. Šiems ryšiams patikrinti kiekvienos populiacijų grupės medžiai buvo suskirstyti pagal jų skersmens 4 cm storumo laipsnius bei apskaičiuotos šių medžių vidutinės defoliacijos. Gauti duomenys pateikti 3.6 lentelė ir 3.17 paveiksle. Medžių skersmens klasių pasiskirstymas keturiose paprastosios pušies populiacijų grupėse. Reikšmingi skirtumai tarp

atskirų grupių pušų vidutinės defoliacijos nustatyti (ANOVA analizė) tik mažiausiuose storumo laipsniuose, t. y. 4 ir 8 cm. Šie skirtumai, arti reikšmingumo lygmens $p < 0,05$, buvo ir 20 cm storumo laipsnyje. Paprastosios pušies populiacijų grupėse dominuoja 16 cm skersmens intervalu augantys medžiai. Jie atitinkamai sudaro : pirmojoje grupėje 30,91, antrojoje 31,95, trečioje 30,67 ir ketvirtoje 32,16 procentų augančių medžių, (kuriems nustatyta defoliacija). Skirtumų reikšmingumas tarp medžių vidutinių defoliacijos reikšmių buvo artimas statistiškai reikšmingam ir siekė $p < 0,1$. Šie skirtumai ir lėmė tirtų populiacijų skirstymo į 4 grupes reikšmingumą. Storiausių medžių lajų vidutinė defoliacija iš esmės nesiskyrė, kas patvirtino faktą, kad stambiausi medžiai išlieka geriausios būklės nepriklausomai nuo jų populiacijų kilmės geografinės padėties.

3.6 lentelė. Medžių skersmens klasių skirtumai keturiose paprastosios pušies populiacijų grupėse

Storumo klasė	SS	df	MS	F	P-reikšmė
4	31839,8	3	10613,3	13,263	3,91E-08
8	25616,5	3	8538,8	9,779	2,3E-06
12	2622,1	3	874,0	1,559	0,197
16	1700,6	3	566,8	2,077	0,101
20	1166,1	3	388,7	2,278	0,077
24	401,4	3	133,8	1,864	0,134
28	119,5	3	39,8	0,864	0,461
32	25,0	3	8,3	0,4	0,756



3.9 pav. Medžių skersmens klasių pasiskirstymas keturiose paprastosios pušies populiacijų grupėse

Išskirtų populiacijų grupių produktyvumo panašumai ir skirtumai suponuoja išvadas, jog tolimesni ir tikslesni tyrimai yra aktualūs. Todėl sekantys Prokazin bandomuosiuose želdiniuose tyrimai turėtų būti paremti medžių augimo priežasčių išaiškinimu. Taip pat nustatyti medžių augimo vietoje konkurenciją (Diez ir Pommerening, 2017; Linkevičius et al., 2014; Pretzsch 2009; Schroder et al., 2007), meteorologinių ir klimatinų veiksnių įtaką. Išsiaiškinti, kokie veiksniai lemia medžių augimą, prisitaikymą ir išlikimą bei jų adaptaciją.

Apibendrinus gautus rezultatus būtų galima teigti, kad:

Įvertinus 44 geografinių populiacijų medžių lajų būklę, mažiausiais parametrais ir blogiausia būkle išsiskyrė šiaurinės populiacijos. Sveikiausi medžiai auga Smolensko, Rusija, populiacijoje. Labiausiai pažeistomis lajomis pasižymėjo Karelėja, Rusija, populiacijoje. Bloga lajų būklė statistiškai patikimai apibūdino geografinę kilmę – perkėlimas šiaurės–pietų kryptimi. Pagal atliktą lajų būklės tyrimą galima teigti, kad galėtų būti tinkamiausios introdukcijai populiacijos iš pietinių ir netolimųjų pietrytinių regionų.

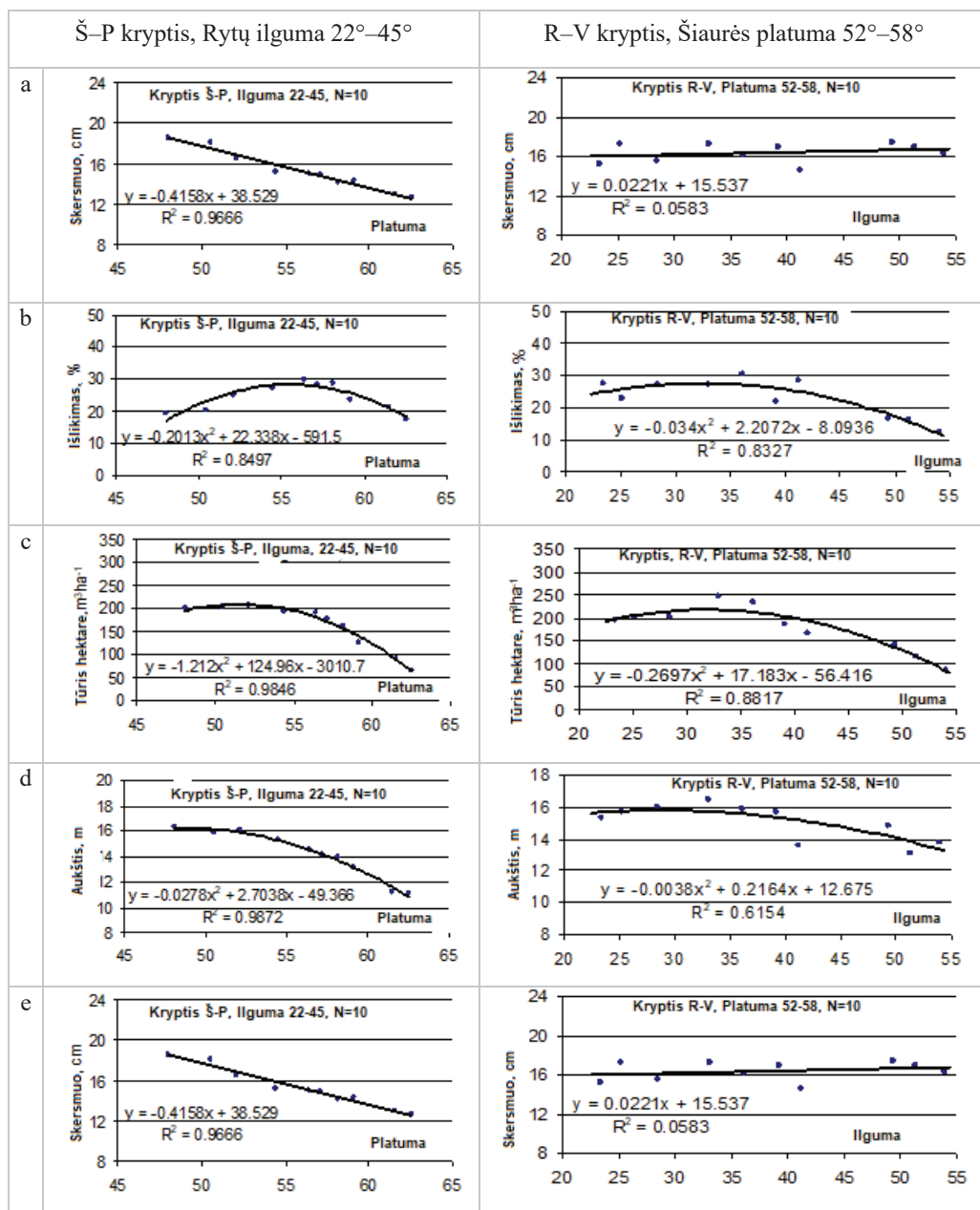
Įvertinus 44 geografinių populiacijų vidutinius stiebų dendrometrinius parametrus ir lajų būklę, pagal rodiklių artumą ir kintamumą išskirtos keturios populiacijų grupės. Nustatyta, kad pietrytinės populiacijos geriausiai adaptavosi prie Lietuvos klimato ir sėkmingai augo naujame areale. Vietinės lietuviškos populiacijos augo panašiai kaip pietrytinės, nežymiai joms nusileisdamos medžių dydžiu ir būkle. Nustatyta, kad tolimiausios šiaurinės populiacijos buvo sudarytos iš smulkiusių medžių su labiausiai išretėjusiomis lajomis. Šios šiaurinės geografinės populiacijos pasižymėjo blogiausiais sveikatingumo ir stiebų stambumo rodikliais.

Populiacijos kilmei tostant į šiaurę (didėjant platumos koordinatei) reikšmingai mažėja sveikų ir silpnai pažeistų medžių ($R = -0,68$ ir $R = -0,50$, $p < 0,05$), o didėja vidutiniškai ir stipriai pažeistų medžių skaičius ($R = +0,58$ ir $R = +0,50$, $p < 0,05$) bei žuvusių medžių skaičius ($R = +0,35$, $p < 0,05$), kas savo ruožtu didina vidutinę lajos defoliaciją. Populiacijos kilmei tostant į rytus reikšmingai mažėja tik labai pakenktų medžių skaičius želdiniuose ($R = -0,365$, $p < 0,05$), o daugėja vidutiniškai pakenktų medžių (26–60 %) ($R = 0,296$, $p < 0,05$), kas sąlygoja nereikšmingą poveikį vidutinei lajų defoliacijai.

3.1.4. Meteorologinių veiksnių poveikis pušų, atstovaujančių skirtingoms populiacijoms, augimui

Nustatyta, kad meteorologiniai veiksniai lemia vidutinės defoliacijos kaitą ir paaiškina iki 33 % jos variacijų. Augimo metu lapijos prieaugiui reikšmingesnės yra (balandžio, gegužės mėn.) temperatūra, o krituliai, lemiantys žemesnes temperatūras, sudaro neigiamas sąlygas augti lapijai. Tačiau praėjusių metų vasaros (birželio ir rugpjūčio), rudens (spalio, lapkričio) bei einamųjų metų žiemos (sausio vasario) krituliai lėmė tankesnes pušų lajas – mažesnę defoliaciją (Augustaitis, 2005). Šio darbo tyrimai paremti medžių vidutinių dendrometrinių rodiklių ir lajų būklės analizės rezultatais. Prokazin bandomuosiuose želdiniuose medžių augimo ir būklės ekstremumai ir dėsningumai atspindi skirtingų populiacijų prisitaikymą Lietuvoje.

Siekdami išsiaiškinti pagrindinius veiksnius, sąlygojančius nustatytus skirtumus tarp populiacijų, atlikome 20 specialiai atrinktų populiacijų pušų augimo reakcijų į klimato veiksnius tyrimą (3.10 pav. populiacijų atranka N = 20, Š–P ir R–V gradiento reikšmei, augalų augimui nustatyti).



3.10 pav. Populiacijų atranka N= 20, Š–P ir R–V gradiento reikšmei, augalų augimui nustatyti

Atrinktų populiacijų pagrindinės charakteristikos pateiktos 3.7 lentelė ir 3.8 lentelė. Populiacijų atrinkimą lėmė maksimali Š–P ir R–V gradiento poveikio reikšmė. Populiacijos atrinktos savo parametrais artimiausios nustatytos kaitos kreivei, maksimaliai padidinus jos paaiškinamumo lygmenį (r^2 artimas 1). Išskirtų populiacijų išmatuotos radialaus prieaugio sekos bei apskaičiuoti prieaugio indeksai. Meteorologinių veiksnių poveikis nustatytas apskaičiuotiems prieaugio indeksams.

3.7 lentelė. *Atrinktų, paprastosios pušies populiacijų vidutinės dendrometrinės charakteristikos, Š–P gradientas*

Kodas	Platuma	Išlikusių sk., %	Skersmuo, cm	Aukštis, m	ΣG, m ² /ha	Tūris m ³ /ha	Defoliacija, %
2	23,35	27,4	15,3	15,3	24,2	195,3	17,3
30	25,15	22,8	17,3	15,7	25,6	203,1	15,4
27	28,40	27,2	15,5	16,0	24,5	200,9	18,3
41	33,00	27,0	17,2	16,4	30,1	248,6	14,0
49_2	36,16	30,3	16,2	15,9	29,3	233,8	20,4
55	39,20	21,9	17,0	15,7	23,6	185,2	17,9
54	41,20	28,4	14,5	13,6	23,2	166,8	18,8
59	49,35	16,5	17,4	14,9	18,7	140,7	19,2
66A	51,26	16,1	17,0	13,1	17,3	116,8	19,2
67	54,00	12,3	16,4	13,8	12,3	87,5	20,0

3.8 lentelė. *Atrinktų, paprastosios pušies populiacijų vidutinės dendrometrinės charakteristikos, R–V gradientas*

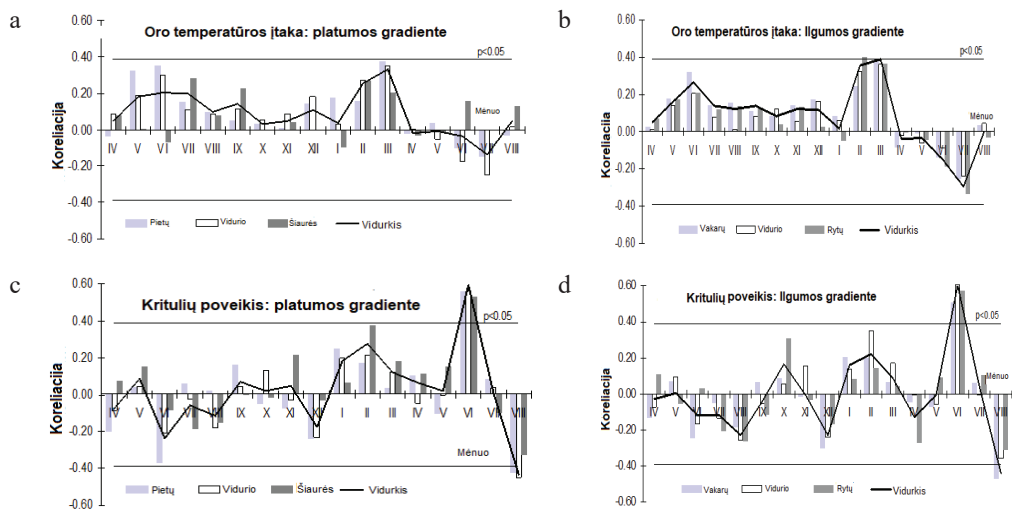
Kodas	Platuma	Išlikusių sk., %	Skersmuo, cm	Aukštis, m	ΣG, m ² /ha	Tūris m ³ /ha	Defoliacija, %
36	48,070	19,3	18,6	16,3	24,8	199,4	19,2
37	50,500	20,4	18,2	15,9	18,8	204,3	13,3
29	52,140	25,0	16,4	16,2	25,2	206,4	17,3
2	54,450	27,4	15,3	15,3	24,2	195,3	17,3
45	56,400	29,9	15,0	14,5	25,3	189,8	14,5
M3	57,150	28,4	14,8	14,2	24,0	179,3	19,1
23	58,150	29,0	14,2	13,9	22,2	161,3	14,2
9	59,150	23,8	14,3	13,1	18,4	127,7	19,1
16	61,500	21,4	12,9	11,2	14,5	91,3	16,7
4	62,540	17,3	12,7	11,1	10,6	63,7	21,4

Kilmės vietos ilgumos ir platumos reikšmė medžių prieaugiui buvo tirta, nustatant koreliacinius ryšius tarp mėnesinių vidutinių temperatūrų ir kritulių sumos rodiklių (3.11 pav.). Pateikti rezultatai rodo, kad meteorologinių veiksnių poveikis pušų prieaugiui reikšmingiau buvo išreikštas pušies populiacijų kilmių platumos gradientu negu jų ilgumos gradientu. Nepriklausomai nuo medžių populiacijos kilmės, ilgumos ir platumos laipsnių reikšmės,

dendrochronologinių tyrimų metu nustatytas reikšmingas teigiamas koreliacinis ryšys (apie 0,6, $p < 0,05$) tarp medžių rievių indekso ir einamų metų birželio mėnesio kritulių kiekio. Šis poveikis stipriau buvo išreikštas pietinėse populiacijose, palyginti su šiaurinėmis populiacijomis, taip pat kaip ir rytinėse populiacijose, palyginti su vakarinėmis. Tačiau priešingai, einamųjų metų rugpjūčio mėnesio mažas kritulių kiekis reikšmingiausiai lėmė (-0,4, $p < 0,05$) prastesnį medžių prieaugį. Šis poveikis buvo stipriausias medžiams iš vidurio platumos juostos ir vakarinėms populiacijoms iš ilgumos juostos.

Šiaurinėms populiacijoms didesni praeitų metų gruodžio mėnesio kritulių kiekiai bei einamųjų metų kritulių kiekis sausį ar vasarį turėjo teigiamą poveikį (iki 0,4) medžių rievių pločiui. Papildomai pietinėms ir vidurinėms populiacijoms neigiamą poveikį turėjo krituliai, iškritę praeitų metų gruodžio mėnesį. Tačiau kartu nustatytos teigiamos reakcijos į kritulių kiekius, iškritusius einamųjų metų sausio ir vasario mėnesiais. Įdomiausia tai, kad nepriklausomai nuo kilmės vietos, iškritus daugiau kritulių praėjusių metų vasaros mėnesiais (VI, VII ir VIII), nustatytas neigiamas poveikis medžių metinių rievių formavimuisi. Šį poveikį reikšmingiausiai pajuto pietinės populiacijos, o kilmės populiacijos – kilmės vietą priklausomai nuo platumos.

Platumos juostos pietinių ir vidurinių populiacijų medžiai teigiamai reagavo į aukštesnes birželio ir gegužės mėnesių temperatūras, užaugindami platesnes rieves (3.11 pav. a).



3.11 pav. Meteorologinių veiksnių poveikis pušų prieaugiui priklausomai nuo jų kilmės geografinės padėties gradiento: a – temperatūros poveikis prieaugiui kilmės platumos gradiente; b – temperatūros poveikis prieaugiui kilmės ilgumos gradiente; c – kritulių poveikis prieaugiui kilmės platumos gradiente; d – kritulių poveikis prieaugiui kilmės ilgumos gradiente

Papildomai aukštesnė praeitų metų birželio mėnesio temperatūra neigiamai veikė šiaurinių populiacijų augimą, ir tik praeitų metų liepos mėnesio temperatūra rėvių augimą veikė teigiamai. Tačiau einamųjų metų vasario ir kovo mėnesių temperatūra teigiamai veikė visų populiacijų medžius, augančius šiaurės–pietų platumos juostoje, o ypač populiacijų, atkeltų iš pietų ir vidurio platumos (koreliacijos koeficientas buvo artimas 0,4 ir $p < 0,05$). Įdomu tai, kad aukštesnė einamųjų metų vasaros mėnesių temperatūra turėjo neigiamą poveikį pietinėms ir vidurinėms populiacijoms, o šiaurinių populiacijų medžių augimą vasaros mėnesių temperatūra veikė teigiamai.

3.11 pav. (b) pavaizduotas metinis temperatūrų poveikis medžių rėvių augimui. Populiacijose iš ilgumos gradiento gauti rezultatai rodo, kad stipriausiai teigiamą poveikį medžių rėvių augimui (koreliacijos koeficientas artimas 0,4 ir $p < 0,05$) turėjo einamųjų metų vasario ir kovo mėnesių temperatūra. Tačiau einamųjų metų vasaros mėnesių temperatūra turėjo labiausiai neigiamą poveikį medžių rėvių augimui. Reikšmingų skirtumų tarp populiacijų, atstovaujančių skirtingoms ilgumos sritims nenustatyta.

Siekiant atskleisti meteorologinius veiksnius (šių, praeitų ir už praeitų metų mėnesio vidutinė temperatūra ir mėnesio kritulių suma), labiausiai sąlygojančius paprastosios pušies populiacijų prieaugį, buvo sukurti daugialypės tiesinės regresijos modeliai. 3.9 lentelė pateikti tik tie mėnesiai, kurių mėnesinė temperatūra buvo reikšminga pietinių, šiaurinių ir vidurinių populiacijų medžių augimui. Tik atrinkti patikimi veiksniai toliau bus aptariami.

Įdomu tai, kad tik pietinėms ir vidurinėms populiacijoms praeitų metų gegužės (T_{prV}) ir šių metų liepos mėnesių temperatūra ($T_{cr VII}$), taip pat temperatūra nuo einamųjų metų rugsėjo iki gruodžio mėnesių ($T_{cr IX-XII}$) ir šių metų rugpjūčio mėnesio krituliai ($P_{cr VIII}$) turėjo reikšmingą įtaką augimui, bet šiaurinėms populiacijoms šie rodikliai buvo nereikšmingi. Tačiau šiaurinėms populiacijoms einamųjų metų birželio mėnesio temperatūra ($T_{cr VI}$) patikimai veikė augimą, o pietinėms ir vidurinėms populiacijoms šis rodiklis buvo nereikšmingas.

Vidurinėms ir šiaurinėms populiacijoms praeitų metų sausio mėnesio krituliai ($P_{pr I}$) buvo reikšmingiausi, o pietinėms, vidurinėms ir šiaurinėms populiacijoms reikšmingiausi buvo einamųjų metų birželio mėnesio krituliai ($P_{pr VI}$). Šių sukurtų modelių kintamieji buvo tinkamiausi apibūdinti vidurinių populiacijų medžių augimo reakcijoms nustatyti ($R^2 = 0,774$), o mažiausiai tinkami – šiaurinių populiacijų medžių augimo reakcijoms nustatyti ($R^2 = 0,595$).

Reikšmingiausi mėnesinių temperatūrų ryšiai, sąlygojantys vakarinių, vidurinių ir rytinių populiacijų medžių augimą populiacijų kilmių ilgumos gradientu pateikti 3.10 lentelėje. Išskirti reikšmingi periodai tirtų populiacijų pušų prieaugiui: vidutinė temperatūra praeitų metų gegužės mėnesio ($T_{pr V}$) ir einamųjų metų liepos ($T_{cr VII}$) mėnesio, taip pat ir kritulių kiekis birželio mėnesį ($P_{cr VI}$).

3.9 lentelė. Daugialypės regresijos modelių parametrai, apibūdinanys ryšį tarp pagrindinių klimato rodiklių ir radialinio prieaugio augimą pietų vidurinėje ir šiaurinėje populiacijose

	Pietinės				Vidurinėsios				Šiaurinės			
	Visos		Parinktos		Visos		Parinktos		Visos		Parinktos	
	Koef B	p	Koef B	p	Koef B	p	Koef B	p	Koef B	p	Koef. B	p
Veiksnyss	-2,215	0,010	-1,381	0,027	-1,290	0,055	-0,769	0,102	-0,876	0,312	-1,193	0,097
T _{pr v}	0,091	0,004	0,094	0,004	0,067	0,009	0,069	0,005	0,013	0,673	0,007	0,825
T _{pr vi}	0,024	0,369			0,011	0,630			-0,051	0,110		
T _{pr vii}	0,019	0,297			0,019	0,222			0,051	0,023		
T _{er_ix-xii}	0,084	0,006	0,071	0,016	0,077	0,003	0,070	0,003	0,033	0,273	0,031	0,343
T _{er ii}	0,007	0,416			0,010	0,210			0,009	0,372		
T _{er vi}	0,019	0,414	0,027	0,243	0,006	0,749	0,017	0,347	0,037	0,179	0,058	0,045
T _{er vii}	-0,021	0,410	-0,047	0,039	-0,036	0,093	-0,056	0,004	-0,023	0,405	-0,021	0,410
P _{pr i}	0,003	0,116	0,003	0,107	0,004	0,007	0,004	0,004	0,006	0,007	0,005	0,021
P _{pr vi}	0,002	0,257	0,004	0,010	0,002	0,162	0,003	0,007	0,003	0,088	0,004	0,014
P _{pr viii}	-0,002	0,031	-0,002	0,041	-0,002	0,021	-0,002	0,015	-0,001	0,092	-0,002	0,090
P _{pr ix}	-0,002	0,087			-0,001	0,215			-0,002	0,269		
R ²	0,803		0,694		0,835		0,774		0,767		0,595	
p	0,005		0,002		0,002		0,000		0,011		0,015	
F	4,817		5,497		6,001		8,303		3,899		3,575	
Std. paklaidā	0,136		0,149		0,113		0,116		0,154		0,177	

3.10 lentelė. Daugianarės regresinės analizės prieaugio modeliai priklausomai nuo atrinktų meteorologinių parametų kilmų ilgumos gradiento vakarinėse, vidurinėse ir rytinėse pušies populiacijose

	Vakarai						Vidurintosios						Rytai					
	Visi		Atrinkti		Atrinkti		Visi		Atrinkti		Atrinkti		Visi		Atrinkti		Atrinkti	
	Koef B	P	Koef B	P	Koef B	P	Koef B	P	Koef B	P	Koef B	P	Koef B	P	Koef B	P	Koef B	P
Veiksnyis	-1,511	0,033	-0,873	0,084	-1,007	0,121	-0,926	0,047	-0,806	0,469	-0,806	0,469	-0,806	0,469	-0,598	0,441	-0,598	0,441
T _{pr v}	0,069	0,009	0,071	0,007	0,064	0,011	0,059	0,011	0,080	0,057	0,080	0,057	0,086	0,032				
T _{pr vi}	0,015	0,519			-0,009	0,683			0,000	0,991								
T _{pr vii}	0,021	0,194			0,013	0,401			0,020	0,442								
T _{er_ix-xii}	0,086	0,002	0,077	0,003	0,076	0,003	0,067	0,004	0,052	0,188	0,052	0,188	0,064	0,084				
T _{er ii}	0,009	0,274			0,010	0,196			0,017	0,214								
T _{er vi}	0,012	0,557	0,022	0,255	0,025	0,204	0,031	0,084	-0,008	0,816	-0,008	0,816	0,014	0,634				
T _{er vii}	-0,032	0,145	-0,054	0,007	-0,043	0,050	-0,053	0,004	-0,067	0,081	-0,067	0,081	-0,079	0,012				
P _{pr i}	0,004	0,020	0,004	0,018	0,004	0,008	0,004	0,004	0,004	0,159	0,004	0,159	0,003	0,174				
P _{er vi}	0,001	0,386	0,003	0,023	0,003	0,054	0,004	0,001	0,005	0,026	0,005	0,026	0,005	0,012				
P _{er viii}	-0,002	0,011	-0,002	0,011	-0,002	0,017	-0,002	0,006	-0,001	0,479	-0,001	0,479	-0,001	0,407				
P _{er ix}	-0,002	0,132			-0,002	0,127			0,002	0,438								
R ²	0,824		0,739		0,847		0,797		0,698		0,613							
p	0,002		0,000		0,001		0,000		0,044		0,011							
F	5,545		6,901		6,537		9,521		2,741		3,849							
Std. Paklaida	0,116		0,124		0,112		0,112		0,199		0,197							

Reikšmingiausi mėnesinių temperatūrų ryšiai, sąlygojantys vakarinių, vidurinių ir rytinių populiacijų medžių augimą populiacijų kilmės ilgumos gradientu pateikti 3.10 lentelėje. Išskirti reikšmingi periodai tirtų populiacijų pušų prieaugiui: vidutinė temperatūra praeitų metų gegužės mėnesio ($T_{pr\ v}$) ir einamųjų metų liepos ($T_{cr\ VII}$) mėnesio, taip pat ir kritulių kiekis birželio mėnesį ($P_{cr\ VI}$).

Vakarų ir vidurio populiacijoms einamųjų metų temperatūra nuo rugsėjo iki gruodžio mėnesio ($T_{cr\ IX-XII}$), praeitų metų sausio mėnesio krituliai ($P_{pr\ I}$) ir einamųjų metų rugpjūčio ($P_{cr\ VIII}$) mėnesio krituliai buvo reikšmingi, tačiau rytinėms populiacijoms jie neturėjo didesnio poveikio. Nustatyta išskirtinai reikšminga vidurinių populiacijų medžių reakcija į einamųjų metų birželio ($T_{cr\ VI}$) mėnesio temperatūrą. Šio sukurto modelio kintamieji buvo reikšmingiausi vidurinių populiacijų ($R^2 = 0,797$) medžių augimui nustatyti, o mažiausiai paveikė rytinių populiacijų medžių augimą ($R^2 = 0,595$). Siekiant įvertinti geografinio kintamumo įtaką populiacijų augimo reakcijoms, tiriamosios populiacijos buvo suskirstytos pagal jų kilmės platumos ir ilgumos gradientą ir galiausiai palygintos visos kartu (ilguma ir platumą) (3.11 lentelėje). Nustatyta, kad visi atrinkti klimatiniai rodikliai, išskyrus vieną – einamųjų metų birželio mėnesio vidutinę temperatūrą ($T_{cr\ VI}$), buvo svarbūs visose trijose grupėse, neišskiriant jokių reikšmingų jų skirtumų. Šio sukurto modelio kintamieji reikšmingiausiai paaiškino prieaugio kintamumą populiacijų kilmės ilgumos gradientu, kai siekė 78 %. Mažiau reikšmingi šie kintamieji buvo populiacijų kilmės platumos gradientu. Čia paaiškinamumo lygmuo siekė 71 %. Mūsų atliktų tyrimų metu, vertinant geografinių populiacijų būklę, žuvusių medžių kiekis medyne pasirodė labai svarbus aspektas. Tolimojoje Šiaurėje augančių medžių perkėlimas į Lietuvos klimatinę sąlygą yra nepalankus adaptacijai. Lajų sveikatingumo požymiai įrodo, kad sveikų medžių didelis kiekis medyne nulemia gerus vidutinius lajų defoliacijos rodiklius. Paprastosios pušies populiacijų iš pietinių regionų prisitaikymas ir adaptacija buvo įvertinti geriau nei šiaurinių. Šių populiacijų vidutiniškai pakenktų medžių skaičius buvo mažesnis nei šiaurinių, kurios pasižymėjo didesniu žuvusių medžių skaičiumi bei mažu sveikų medžių skaičiumi bendrijose. Toks medžių lajų būklės rodiklis galėtų būti vertinamas kaip tolimųjų šiaurės populiacijų perkėlimo atsakas į Lietuvos klimatą: „šiauriečių“ medžių lajų defoliacija didelė. Jiems Vidurio Lietuvos meteorologinės sąlygos yra netinkamos.

3.11 lentelė. Apibendrinantieji dauginarės regresinės analizės prieaugio modeliai priklausamai nuo atrinktų meteorologinių parametru kilmų platumos ir ilgumos gradientė bei visų kilmų populiacijose

	Platuma			Ilguma			Visos populiacijos							
	Visos		p	Parinktos		p	Visos		Parinktos		Visos		Parinktos	
	Koef B	Coef B		Koef B	p		Koef B	p	Koef B	p	Koef B	p	Coef B	p
Veiksny	-1,460	0,049	0,049	-1,114	0,041	0,041	-1,108	0,115	0,098	0,098	-1,284	0,065	-0,957	0,053
T _{pr V}	0,057	0,034	0,033	0,057	0,071	0,010	0,072	0,939	0,005	0,064	0,014	0,064	0,010	0,010
T _{pr VI}	-0,005	0,832		0,002	0,002	0,939				-0,002	0,942			
T _{pr VII}	0,030	0,087		0,018	0,274	0,274				0,024	0,141			
T _{er IX-XII}	0,009	0,296		0,012	0,157	0,157	0,069	0,004	0,004	0,010	0,200	0,063		0,008
T _{er II}	0,021	0,338		0,010	0,642	0,642				0,015	0,455			
T _{er VI}	-0,027	0,245		-0,047	0,046	0,046	0,023	0,225	0,225	-0,037	0,099	0,028		0,136
T _{er VII}	0,065	0,016		0,071	0,008	0,008	-0,062	0,002	0,002	0,068	0,009	-0,052		0,007
P _{pr I}	0,004	0,012		0,004	0,004	0,020	0,004	0,014	0,014	0,004	0,012	0,004		0,011
P _{er VI}	0,002	0,124		0,003	0,003	0,038	0,004	0,002	0,002	0,003	0,060	0,004		0,002
P _{er VIII}	-0,002	0,030		-0,001	0,047	0,047	-0,001	0,025	0,025	-0,001	0,031	-0,002		0,020
P _{er IX}	-0,002	0,145		-0,001	0,572	0,572				-0,001	0,284			
R ²		0,803			0,711			0,825		0,780		0,824		0,761
p		0,004			0,001			0,002		0,000		0,002		0,000
F		4,828			5,988			5,567		8,603		5,528		7,738
Std. paklaida		0,124			0,131			0,121		0,118		0,117		0,119

Medžių atkritimas ar jų gebėjimas prisitaikyti prie vietinių sąlygų ir išgyventi stresą – nepalankių klimatinių veiksnių poveikį yra vienas svarbiausių rodiklių, apibūdinančių populiacijos tvarų vystymąsi.

Apibendrinus gautus rezultatus nustatyta, kad:

Didžiausią metinį prieaugį pastaruoju laikotarpiu demonstravo paprastosios pušies populiacijos, kurių kilmė pateko į platumos viduriniąją zoną ir į ilgumos vakariniąją zoną.

Praėjusio sezono gegužės mėnesio, einamųjų metų rugsėjo–gruodžio ir birželio–liepos mėnesių vidutinė temperatūra kartu su praėjusio sezono sausio ir einamojo sezono birželio, rugpjūčio ir rugsėjo mėnesių kritulių suma paaiškino net iki 76 % visų tirtų populiacijų pušų kamienų radialiojo prieaugio kintamumo.

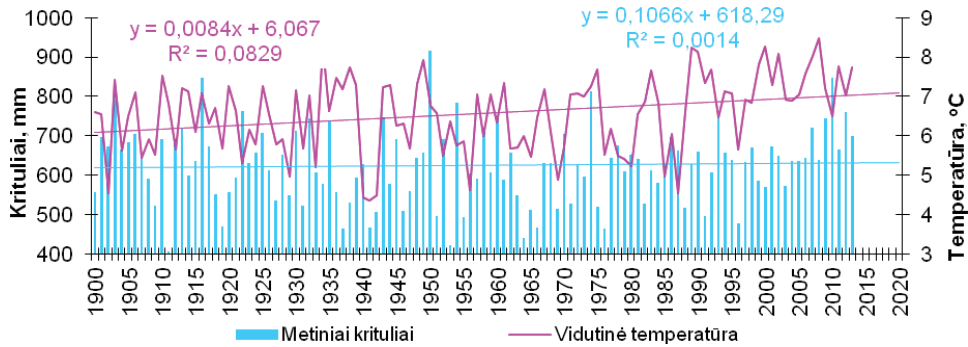
Meteorologiniai veiksniai reikšmingiau sąlygojo vakarinių, vidurinių ir pietinių populiacijų pušų prieaugį, tuo tarpu šių meteorologinių veiksnių kompleksiškas poveikis tiek šiaurinėms, tiek ir rytinėms populiacijoms buvo mažiausiai reikšmingas.

Išskirtinis mažiausią produktyvumą ir blogiausią būklę demonstruojančių populiacijų pušų prieaugį sąlygojančių veiksnių bruožai yra: a – karštos vasaros teigiamai sąlygoja šiaurinių populiacijų prieaugį, tuo tarpu rytinių – neigiamai; b – didesnis drėgmės kiekis labiausiai reikalingas šiaurinių populiacijų pušims augti.

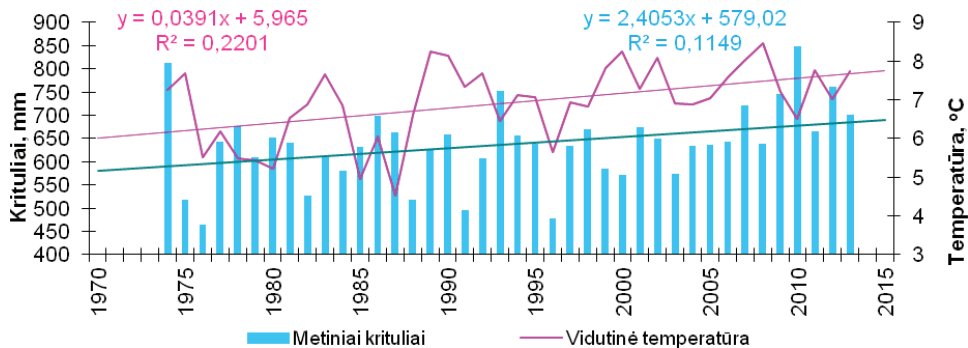
3.1.5. Skirtingų populiacijų augimo Vidurio Lietuvos sąlygomis prognozė ir rekomendacijos

Klimato atšilimas jau sukėlė didelę kaitą miškų ekosistemoje, o ateityje sukels dar daugiau pokyčių, susijusių su vietinių populiacijų išlikimu, kas įtakos kaupiamosios anglies atsargų sumažėjimą (Seppälä et al., 2009). Ozolinčius ir kiti (Ozolinčius et al., 2014) pagal klimato kaitos Lietuvoje scenarijų iki 21 a. teigė, kad dėl pakilusios oro temperatūros klimatinės sąlygos augti spygliuočiams, tokiems kaip paprastoji eglė ir paprastoji pušis, bus mažiau tinkamos. Tinkamiausia priemonė kovoti su šiais klimato pokyčiais – jau dabar planuoti naujas miškininkavimo priemones genetinės įvairovės plėtros srityje ir didinti prisitaikymą prie naujai kylančių grėsmių (Bernier and Schoene, 2009).

Atlikus vidutinių mėnesinių temperatūrų ir kritulių kiekio Kauno rajone parametrų kaitos analizę, gauti rezultatai rodo, kad vidutinė temperatūra tikrai kyla maždaug po 0,8 °C per 100 metų laikotarpį, o vidutinis kritulių kiekis praktiškai išlieka stabilus – vos po 10 mm per 100 m. (3.12 pav.). Visiškai skirtingi gauti rezultatai nagrinėjant meteorologinių veiksnių kaitą per pastarąjį 40 m. laikotarpį.



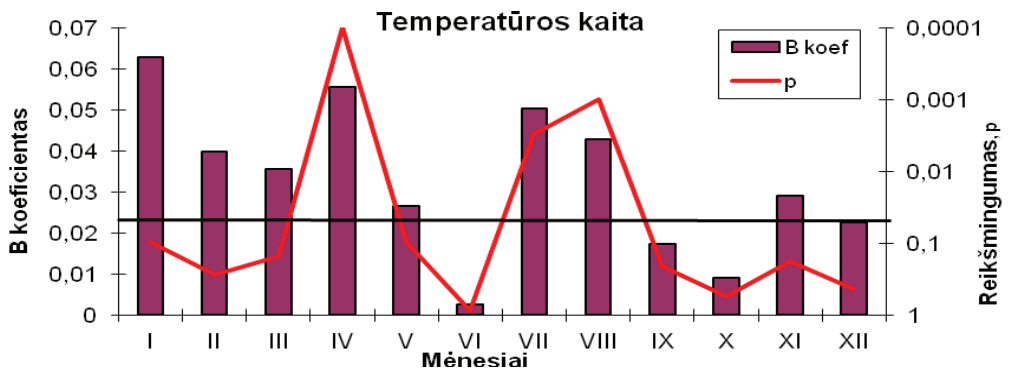
3.12 pav. Kauno rajono klimatinų rodiklių kaita nuo 1900 metų



3.13 pav. Kauno rajono klimatinų rodiklių kaita nuo 1974 metų

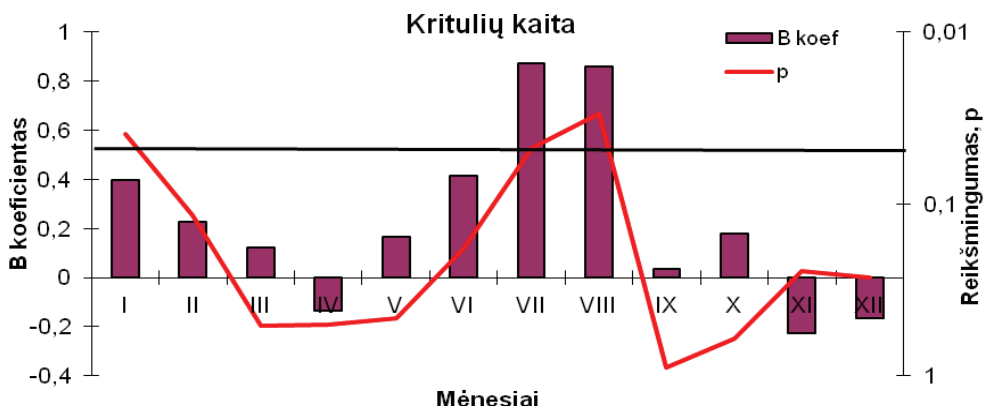
Kaip matyti iš pateiktų rezultatų, Kauno rajone vidutinė oro temperatūra didėja po 0,0391 °C per metus, t. y. 20 kartų intensyviau nei per visą 110 m laikotarpį. Kritulių kiekis šiuo laikotarpiu taip pat didėja intensyviai – maždaug po 2,4 mm per metus, arba taip pat maždaug 20 kartų intensyviau nei per 110 m. laikotarpį (3.13 pav.).

Klimatinių veiksnių kaitos intensyvumas nuo 1974 m. nustatytas tiesine lygtimi, išaiškinus kaitos tendrą ir pateikus šios lygties B koeficientą, o reikšmingumas, atlikus Pirsono koreliacinę analizę tarp kalendorinių metų ir nagrinėjamų meteorologinių veiksnių, kurį apibūdina „p“ reikšmė.



3.14 pav. Kauno rajono temperatūros kaita ir reikšmingumas 1974–2014 metų laikotarpiu

Detalizavus temperatūrų kaitą mėnesiais matyti, jog ypač reikšmingai išsiskiria temperatūros pokytis balandžio mėnesiais ($p = 0,0001$). Čia B koeficientas siekia net 0,0557, o tai reiškia, kad vidutinė šio mėnesio temperatūra per dešimtmetį kilo po $\sim 0,55$ °C. Taip pat labai reikšmingi liepos bei rugpjūčio mėnesio temperatūros pokyčiai (atitinkamai reikšmingumo koeficientai siekia 0,001 ir 0,003) (3.14 pav.). Šių mėnesių vidutinė temperatūra per pastaruosius 40 metų Kauno rajone kilo taip pat maždaug po $\sim 0,50$ °C per dešimtmetį.



3.15 pav. Kauno rajono kritulių kaita ir reikšmingumas 1974–2014 metų laikotarpiu

Detalizavus kritulių kaitą mėnesiais matyti, jog ypač reikšmingai išsiskiria kritulių pokytis sausio ($p = 0,039$), liepos ($p = 0,047$) ir rugpjūčio ($p = 0,03$) mėnesiais. Čia B koeficientai atitinkamai yra: 0,3958, 0,8726 ir 0,8617. Balandžio, rugsėjo bei spalio mėnesių kritulių kiekių tendencijų kaita yra visiškai nereikšminga (3.15. pav.).

Tarp visų populiacijų, augančių šiaurės–pietų kryptimi, Lietuvos populiacijos yra vienos iš atspariausių. Vis dėl to populiacijos, esančios 30–40° R ilgumos juostoje, palyginti su Lietuvos vietinėmis populiacijomis, demonstravo geresnį išlikimo procentą. Tačiau populiacijų, atkeltų iš Tolumų Rytų išlikimas buvo ypač žemas. Shutaev ir Giedtrych (Shutyaev and Giertych, 2000) teigė, jog populiacijos iš šiaurės vakarų regiono (Fenoskandijos) demonstruoja labai gerą išlikimo procentą, tačiau medžių aukštis ir skersmuo yra labai maži. Autoriai nurodo, kad paprastosios pušies populiacijos, atkeltos iš Baltijos regionų, pasižymi aukštais stiebais ir dideliu skersmeniu, tačiau jų išliekamumas nėra didelis. Vakarinio paplitimo populiacijos iš Baltarusijos ir Ukrainos, taip pat kaip ir iš centrinės Rusijos dalies, auga aukštais stiebais ir dideliu skersmeniu, bet demonstruoja mažą išlikimo procentą. Taip pat autoriai nurodė, kad perkėlimui į kitus regionus yra tinkamos tik kelios pušų populiacijos. Dauguma jų vietinėmis klimato sąlygomis auga labai gerai, tačiau netinka bet kokiam perkėlimui į kitą klimatinę zoną.

Paprastajai pušiai išlikti gyvybingai reikia atitinkamų mineralinių medžiagų ir vandens kiekio bei tinkamo apšviestumo (Pretsch 2010). Taip pat autorius nurodo, kad pagrindinis veiksnys lemiantis medžių augimą ir konkurenciją yra šviesa. Varžantis dėl palankių augimo sąlygų (šviesos, vandens, mineralinių medžiagų), atsiranda konkurencija tarp medyne augančių medžių (Brand and Magnussen, 1988). Tačiau paprastosios pušies populiacijų konkurencijos įtakos tyrimai apsiriboja tik išlikimo skaičiaus analize, nors tai yra sudėtinga ir svarbi sąlyga, lemianti medžių išlikimą. Mūsų atliktuose tyrimuose (3.2 lentelė) nurodoma, jog konkurencijos įtaka labiausiai išreikšta skersmeniu d_{bh} , palyginti su medžio aukščiu ir lajų defoliacija. Konkurencija medynuose stiprėja didėjant kilmės vietos ilgumos ir platumos reikšmėms. Taip pat mūsų tyrimų rezultatai rodo, kad pietinės populiacijos auga greičiau, palyginti su šiaurinėmis. Medžiai auga aukštesni ir pasiekia didesnę stiebo skersmenį, be to natūralus medžių atkritimas yra didesnis.

Savva ir kt. (Yu V. Savva et al., 2001) nustatė daugiau augimą lemiančių veiksnių, tokių kaip vasaros mėnesių oro temperatūra arba kritulių kiekis žiemos mėnesiais. Remiantis ankstesniais tyrimais (Augustaitis ir kt., 2018) nurodoma, kad vidutinės balandžio, liepos, rugpjūčio, rugsėjo ir gruodžio mėnesių temperatūros turėjo teigiamą tendenciją Lietuvoje nuo 1980 metų, tuo tarpu neigiama tendencija pasireiškė priklausomai nuo kritulių, iškritusių rugsėjo ir gruodžio mėnesiais. Padidėjęs kritulių kiekis taip pat buvo pastebėtas vasario, gegužės, rugpjūčio ir spalio mėnesiais, tačiau tai neturėjo statistiškai reikšmingos įtakos medžių augimui. Remiantis anksčiau atliktais tyrimais Lietuvoje nustatyta, kad vidutinė mėnesių temperatūra buvo reikšmingesnė nei krituliai. Mūsų platumoje augančioms pušims teigiamą poveikį turėjo vėlyvos žiemos (vasaris), ankstyvo pavasario (kovas, balandis) ir vėlyvos vasaros (rugsjūtis) oro temperatūra. (Augustaitis and Bytnerowicz 2008; Augustaitis and Juknys 2003; Juknys et al.

2002). Birželį ir liepą iškritę gausesni krituliai lėmė geresnę paprastosios pušies metinį priaugį. Taip pat pažymima, kad didesnis kritulių kiekis ramybės laikotarpiu dažnai buvo reikšmingesnis negu vegetacijos metu. Šie rezultatai patvirtina anksčiau pateiktas išvadas, ypač apie kritulių kiekį birželio mėnesį.

Nagrinėjant atskirai kiekvieno mėnesio rodiklių poveikį augimui nustatyta, kad ne visos populiacijos reagavo vienodai, nors šie skirtumai statistiškai ne visada buvo reikšmingi. Patikimus skirtumus gavome tik sudarę tiesinės regresijos modelius, nagrinėdami visus pagrindinius klimatinius rodiklius kartu, bet ne atskirai. Gauti rezultatai rodo, kad tik kai praeitų metų birželio ir liepos mėnesių vidutinė temperatūra ir praeitų metų kritulių kiekis birželį ir liepą buvo įtraukti į šį regresijos modelį, jie tapo reikšmingi.

Apibendrinus meteorologinių veiksnių pagrindines tendencijas, matyti, kad skirtingų populiacijų augimui ateityje didžiausią įtaką gali turėti būtent tie parametrai, kurie kinta reikšmingai, t. y. jų $p < 0,05$. Tai balandžio, liepos ir rugpjūčio mėnesių vidutinė temperatūra bei sausio, liepos ir rugpjūčio mėnesių kritulių kiekiai. Paprastosios pušies populiacijos iš Lietuvos ir iš centrinės rytų arealo dalies yra puikiai prisitaikiusios prie besikeičiančio klimato ir gali būti atsparios naujiems klimatiniams pokyčiams. Šių populiacijų pušų išlikimo intensyvumas, kaip ir jų produktyvumas – didžiausi. Būtent šios populiacijos pasižymi aukšta genetinė įvairove, dėl ko ateityje jos gali tapti tvarių pušynų Lietuvoje vystymo garantu.

Tačiau siekiant praturtinti genetinius paprastosios pušies išteklius rekomenduotina papildomai naudoti sėklas, atkeltas ir iš pietinių regionų, nors teigiama, kad tolimesnių populiacijų perkėlimas į vietines sąlygas dažniausiai sukelia nepageidaujamas reakcijas dėl jų ribotų adaptacinių galimybių. Vis dėlto gauti rezultatai parodė, kad pietinių populiacijų medžių augimo ir produktyvumo rodikliai buvo aukštesni už vietinių populiacijų.

Vidurio Lietuvos klimatinės sąlygos turėtų būti palankios ir pušims, atstovaujančioms ir kiek į šiaurę nutolusioms populiacijoms (liepos mėnesio temperatūros ir liepos mėnesio kritulių poveikis) bei kiek į rytus nutolusioms populiacijoms (sausio–kovo mėn. vidutinės temperatūros poveikis). Tačiau dėl mažo produktyvumo rodiklio ir prastos medžių lajų būklės populiacijos iš šiaurinių ir rytinių regionų turėtų būti mažiau tinkamos ateities medynams formuoti. Gauti rezultatai galėtų sudaryti teorinį pagrindą auginant ateities miškus Lietuvoje.

3.2. Aplinkos veiksnių įtaka paprastosios pušies atskirų genetinių grupių individų parametrams, lajų būklei ir kamienų prieaugiui formuoti

Išanalizavus skirtingų Rytinio paprastosios pušies paplitimo arealo populiacijų prisitaikymo prie Vidurio Lietuvos sąlygų ypatumus, analizavome skirtingų genetinių grupių pušies individų augančių viename medyne reakcijas į aplinkos pokyčius, jų prisitaikymo prie intensyviai besikeičiančios aplinkos įvairovei nustatyti. Gauti rezultatai turėtų leisti vertinti vietinių paprastosios pušies populiacijų galimybes slopinti klimato šiltėjimą bei jo sąlygotinas naujas grėsmes miškų tvarumui.

3.2.1. Tirta pusamžio sąlygiškai natūralaus pušyno DNR polimorfizmas

Programoje Structure gautų klasterių skaičiaus modeliavimas pagal deltaK kriterijų ir tikimybių standartinės paklaidas (Kerpauskaitė, 2017; Danusevičius, 2016) parodė (3.12 lentelė) parodė, kad labiausiai tikėtinas genetinių klasterių skaičius 60-ties metų amžiaus Vaišniūnų medyne (A3), pagal 400 medžių genetinės informacijos duomenis yra 4. **Genetiniu požiūriu tai sveika struktūra, kadangi yra mažesnė giminingų individų poravimosi tikimybė.**

3.12 lentelė. Tikėtino klasterių skaičiaus rodiklio deltaK reikšmės ir tikimybių priklausyti tam tikram klasteriui standartinės paklaidos (Stdev LnP(K)) duotas kiekvienam klasterių skaičiui (K). Pagal programos Structure Harvester analizės rezultatus

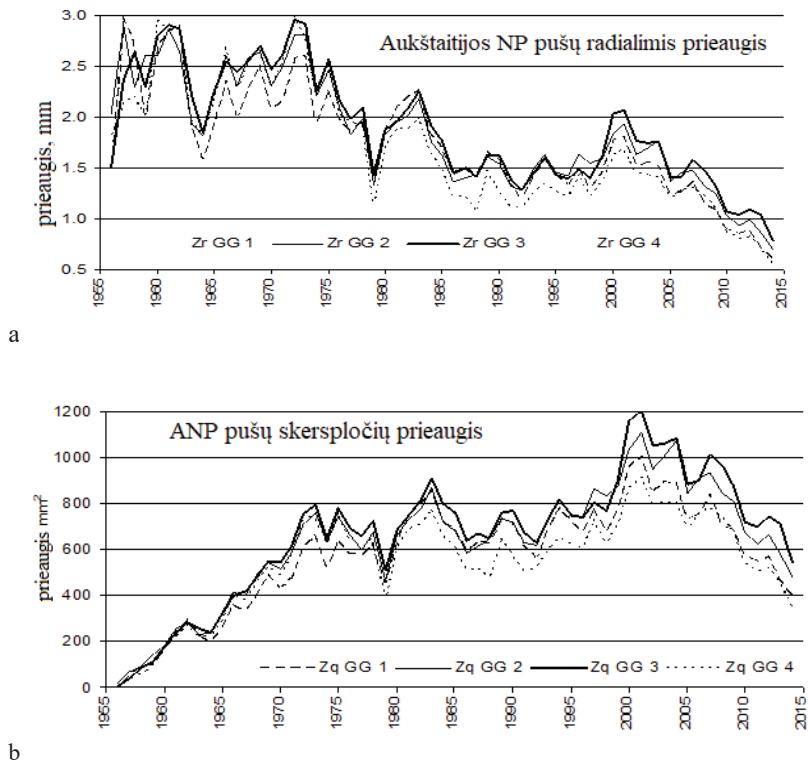
K	Pakartojimai	Vidurkis LnP(K)	Std.nuok.LnP(K)	Ln'(K)	Ln''(K)	Delta K
1	20	-13381	0,13485	—	—	—
2	20	-13283	1,26419	98,1	22,57	17,8533
3	20	-13207	1,28164	75,53	40,89	31,9044
4	20	-13173	1,99981	34,64	35,9	17,9517
5	20	-13174	4,1526	-1,26	1,355	0,3263
6	20	-13174	4,18985	0,095	—	—

3.2.2. Medžių genetinės įvairovės reikšmė jų lajų būklei, dendrometriniams parametrams ir radialiajam periodiniam prieaugiui

Tiriant 4 skirtingų genetinių medžių grupių dendrometrinius parametrus, lajų būklę ir radialinį prieaugį, taikant ANOVA t testą, buvo nustatyta medžių genomo įtaka šių rodiklių skirtumams. Tik eliminavus medžius, netinkamus atstovauti genetinei grupei, t. y. su mažiau nei 60 proc. tikimybe, genetinių grupių pušys reikšmingai išsiskyrė pagal jų aukštį ir lajų defoliaciją. Skirtingų genetinių grupių vidutinis medžių skersmuo skyrėsi, tačiau šis skirtumas

tik beveik siekė statistiškai patikimo lygmens ribą. Medžių, atstovaujančių skirtingoms genetinėms grupėms, konkurencijos lygmuo taip pat reikšmingai skyrėsi (3.13 lentelė).

Reikšmingi skirtumai nustatyti išanalizavus metinį radialių bei skerspločių prieaugį (3.16 a ir b paveiksluose). Daugeliu atvejų augimo skirtumai išryškėja nuo 2000-ųjų metų. GG-4 grupės medžiams mažesnis prieaugis buvo būdingas jau nuo pirmųjų medyno vystymosi metų. Išskirtinis šio medyno pusamžių pušų augimo bruožas – reikšmingas tiek radialiojo, tiek ir kamieno skerspločių prieaugio mažėjimas nuo 2000-ųjų metų.



3.16 pav. Skirtingų genetinių grupių medžių (a) Zr metinio radialiojo ir (b) Zq skerspločių prieaugio diagrama

Pagal prieaugio kaitos ypatumus išskyrėme laikotarpius, per kuriuos nagrinėjome konkurencijos indeksų ir genetinių grupių poveikį. Išskirti šie laikotarpiai: stabilaus prieaugio – 1986–1999 m.; mažėjančio prieaugio – 2001–2013 m. ir 1975–1979 m.; didėjančio prieaugio 1980–1985 m.

Nustatyta, kad skirtingiems medyno dendrometriniams ir būklės parametrams turėtų būti naudojami skirtingi konkurencijos indeksai (3.13 lentelė). Kūgio baziniu aukščiu iki lajos plačiausios vietos besiremiantys konkurencijos indeksai didžiausią įtaką turėjo pušų lajų

defoliacijai ir lajų pagrindo aukščiui. Konkurencijos indeksai, besiremiantys medžio pagrindu, turėjo reikšmingiausios įtakos kitiems tirtiems parametrams: medžio skersmeniui, aukščiui ir radialiajam prieaugiui.

Nustatytas atvirkštinis ryšys tarp konkurencijos indeksų ir medžių dendrometrinių bei prieaugio parametrų. Konkurencijos indeksui didėjant, medžių dendrometriniai rodikliai mažėja. Tik su medžių lajų defoliacija nustatytas tiesioginis ryšys – kai konkurencijos indeksui didėjant, medžio būklė blogėja.

3.13 lentelė. Išskirtų genetinių grupių pušų vidutinės charakteristikos ir jų skirtumų reikšmingumas (ANOVA testas)

Parametrai	GG – 1		GG – 2		GG – 3		GG – 4		P lygmuo
	Skaičius	Vid.	Skaičius	Vid.	Skaičius	Vid.	Skaičius	Vid.	
Skersmuo D, cm	64	22,2	78	22,9	106	23,6	95	21,6	0,069
Aukštis, m	64	21,6	78	21,8	106	22,2	95	21,1	0,012
Lajos aukštis, m	64	13,1	78	13,3	106	13,6	95	13,1	0,304
Lajos plotas, m ²	64	17,2	78	17,4	106	18,0	95	17,4	0,226
Defoliacija, %	64	18	78	16,5	106	15,0	95	22,9	0,007
CI PRETZ SB 80	64	17,4	78	15,2	106	12,8	95	33,1	0,008
Zr (2010–2014), mm	63	0,805	76	0,904	105	1,003	93	0,765	0,011
Zr (2005–2009), mm	63	1,229	76	1,371	105	1,437	93	1,210	0,029
Zr (2000–2004), mm	63	1,643	76	1,772	105	1,873	93	1,527	0,009

Apibendrinant (3.13 lentelė) nustatyta, jog geriausiais dendrometriniais rodikliais, sveikiausiomis lajomis ir didžiausiu medienos prieaugiu pasižymėjo trečios genetinės grupės (GG–3) medžiai, tuo tarpu prasčiausi parametrai ir blogiausia būklė buvo būdinga ketvirtos genetinės grupės (GG–4) medžiams.

Gauti rezultatai patvirtino nustatytus dėsningumus pažeistuose pušynuose, kur intensyviau pažeistų medžių radialusis prieaugis buvo mažesnis nei sąlygiškai sveikų medžių (Augustaitis, 2007; Augustaitis *et al.*, 2002.). Medžio genomo reikšmingą įtaką prieaugiui patvirtina ir tai, kad pušys, pasižyminčios geresne būkle, formavo didesnę prieaugį ir palankiais (Zr1986–1999; Zr1980–1985), ir nepalankiais (Zr2001–2013; Zr1975–1979) laikotarpiais (3.16 pav.).

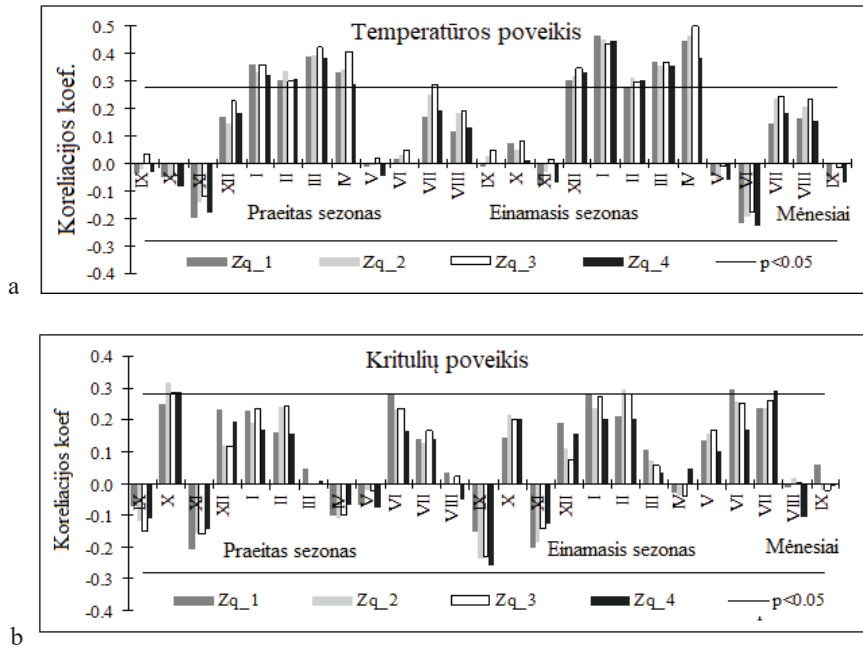
Išskirtiniu GG skiriamuoju bruožu reiktų laikyti lajos defoliacijos skirtumus, kurie genetinių grupių pušims buvo reikšmingi. Konkurencijos indekso skirtumo reikšmingumas tarp GG $p = 0,008$ rodė, kad medžiai, kurie pasižymėjo gera lajų būkle, didesniu skersmeniu ir prieaugiu per visą savo vystymosi laikotarpį, augdami laisviau negu kiti formavo ir didesnę lają bei priklausė vienai genetinei grupei.

Apibendrinus rezultatus būtų galima teigti, kad konkurencijos, kaip ir genetinės įvairovės įtaka yra viena iš svarbiausių formuojantis pušų medynams. Tačiau ir medžių genomai turi reikšmingos įtakos medžio fenotipo formavimosi procese. Sveikesnės, didesnių parametrų pušys, pasižyminčios didesniu prieaugiu bei didesne laja, ne tik kad patiria mažesnę konkurencinę įtampą, bet ir dažniausiai priklauso vienai genetinei grupei. Selekcinės atrankos būdu atrinkus tokių individų palikuonis būtų galima tikėtis auginti ateities Lietuvoje sveikesnius ir produktyvesnius pušynus.

3.2.3. Meteorologinių veiksnių poveikis medžių metinei rievei formotis pušyno skirtingose genetinėse grupėse

Vidutinio klimato zonoje augančių medžių radialiajam prieaugiui didžiausią įtaką turėjo praeitų metų rudens (rugsėjo, spalio) ir žiemos mėnesių bei einamųjų metų ankstyvojo pavasario (vasario, kovo, balandžio) ir rugpjūčio temperatūra (Augustaitis 2010). Dažnai šį poveikį sustiprina žiemą ir vasarą iškritę krituliai (Matisons et al., 2019). Šiuos atradimus patvirtina mūsų tyrime gauti rezultatai. Nustatyta, kad šiltesnis ramybės laikotarpis nuo gruodžio iki balandžio mėnesio reikšmingai teigiamai sąlygojo tirtų pušų skerspločio prieaugį visuose išskirtose genetinėse grupėse (3.17 pav.). Tokį teigiamą medienos formavimosi efektą skatino ir šiltesnės liepos bei rugpjūčio mėnesių temperatūros, tačiau šis poveikis buvo tik artimas reikšmingam ($p < 0,1$). Tik karštis birželio mėnesį slopino tirtų pušų prieaugį, nors ir šis poveikis buvo tik artimas reikšmingam.

Tokie rezultatai patvirtina (Augustaitis et al., 2007, 2015, 2018) išvadas, gautas brandžiuose ir perbrendusiuose pušynuose, augančiuose Lietuvos šiaurės rytų zonoje. Medžių priklausančių 3 GG grupei, augimui nustatytas didesnis teigiamas ir mažiau reikšmingas neigiamas vidutinių temperatūrų poveikis. Priešingai nei 3 GG grupės medžių reakcijai, **artimas reikšmingam neigiamas temperatūrų poveikis buvo nustatytas 4 GG priklausantiems medžiams**. Tai galėtų būti išskirtinė šios grupės reakcija, informuojanti, kad jie yra blogiausiai prisitaikę prie lokalių klimato sąlygų, ir medynui senstant gali natūraliai pranykti. Reikšminga ir vienoda skerspločių prieaugio (BAI) augimo reakcija priklausomai nuo temperatūros nustatyta medžiams, priskirtiems 1 ir 2 genetinėms grupėms, pasireiškianti jų produktyvumo ir lajų būklės rodikliais.



3.17 pav. Mėnesio vidutinės temperatūros (a) ir kritulių kiekio (b) įtaka metiniam kamieno skerspločio prieaugiui (Zg) pušų, priklausančių 4-ms išskirtoms genetinėms grupėms čia Zq – x skerspločių prieaugis; x – atitinkama genetinė grupė.

Daugialypės regresijos modeliai pateikti 3.14 lentelėje buvo sukurti remiantis mėnesiniais meteorologiniais rodikliais, kurių įtaka prieaugiui buvo reikšminga $p < 0,05$ ar artima šiai ribai $p < 0,1$.

Pagrindiniai meteorologiniai veiksniai, kurie sudarė šį modelį, buvo: kritulių kiekis spalio, lapkričio, vasario, birželio ir liepos mėnesiais bei vidutinė sausio, birželio ir liepos mėnesių vidutinė temperatūra.

3.14 lentelė. Daugialypės regresijos modeliai skirti išaiškinti 4 genetinių grupių skerspločių prieaugio (Zq) formavimosi ypatumus priklausomai nuo dviejų sezonų vidutinės mėnesinės temperatūros ir kritulių kiekio

Tiriamas veiksnys: Zq_3 (didžiausi rodikliai ir sveikiausios lajos) R = 0,821; R ² = 0,675; Koreg. R ² = 0,614; F (8,43)=11,15; p < 0,000; Std.paklaida: 128,32:					Tiriamas veiksnys: Zq_4 (mažiausi rodikliai ir prasčiausios lajos) R = 0,767; R ² = 0,589; Koreg. R ² = 0,512; F (8,43)=7,71; p < 0,000; Std.paklaida: 121,92:				
	B	Std. pakl.	t(43)	p-lygmuo		B	Std. pakl.	t(43)	p-lygmuo
veiksny	-120,092	321,041	-0,374	0,71	veiksny	205,816	305,051	0,675	0,503
Kr X	1,899	0,607	3,130	0,003	Kr X	1,674	0,577	2,904	0,006
Kr XI	-1,991	0,802	-2,484	0,017	Kr XI	-1,768	0,762	-2,322	0,025
Kr II	2,072	0,757	2,736	0,009	Kr II	1,109	0,72	1,541	0,131
Kr VI	1,055	0,504	2,095	0,042	Kr VI	0,505	0,479	1,056	0,297
Kr VII	2,289	0,531	4,311	0,000	Kr VII	1,944	0,505	3,852	0,000
Tm I	21,334	4,487	4,754	0,000	Tm I	18,325	4,264	4,298	0,000
Tm VI	-28,969	12,029	-2,408	0,020	Tm VI	-26,873	11,43	-2,351	0,023
Tm VIII	62,196	14,279	4,356	0,000	Tm VIII	43,837	13,568	3,231	0,002
Tiriamas veiksnys: Zq_2 (Šiek tiek prastesnės charakteristikos medžiai nei GG 3) R = 0,806; R ² = 0,650; Koreg. R ² = 0,585; F (8,43)=9,98; p < 0,000; Std.paklaida: 124,43:					Tiriamas veiksnys: Zq_1 (Šiek tiek prastesnės charakteristikos medžiai nei GG 2) R = 0,800; R ² = 0,640; Koreg. R ² = 0,573; F (8,43) = 9,54; p < 0,000; Std.paklaida: 129,78:				
		Std. pakl.	t(43)	p-lygmuo		B	Std. pakl.	t(43)	p-lygmuo
veiksny	-8,467	311,317	-0,027	0,978	veiksny	214,998	324,697	0,662	0,511
Kr X	2,027	0,588	3,444	0,001	Kr X	1,571	0,614	2,560	0,014
Kr XI	-1,904	0,777	-2,45	0,018	Kr XI	-2,415	0,811	-2,979	0,005
Kr II	1,539	0,734	2,096	0,042	Kr II	1,572	0,766	2,052	0,046
Kr VI	1,018	0,488	2,084	0,043	Kr VI	1,203	0,509	2,362	0,023
Kr VII	1,96	0,515	3,806	0,000	Kr VII	1,85	0,537	3,445	0,001
Tm I	20,749	4,351	4,768	0,000	Tm I	22,272	4,539	4,907	0,000
Tm VI	-25,705	11,665	-2,204	0,033	Tm VI	-31,185	12,166	-2,563	0,014
Tm VIII	53,237	13,847	3,845	0,000	Tm VIII	47,227	14,442	3,270	0,002

Atrinkti nepriklausomi kintamieji geriausiai (net 67 %) paaiškino prieaugio kaitą, pušų, priklausančių didžiausiais rodikliais pasižymėjusiai genetinei grupei, t. y. GG–3. Kiek mažiau reikšmingi šie veiksniai buvo pušims priklausančioms GG–2 ir GG–1 grupėms. Kompleksinis visų veiksnių poveikis paaiškino atitinkamai 64 % ir 65 % skerspločių formavimosi. 4 GG medžių skerspločių prieaugio formavimąsi meteorologiniai veiksniai paaiškino prasčiausiai, t. y. tik iki 59 % prieaugio kintamumo. Būtent šios genetinės grupės pušys buvo mažiausiai produktyvios.

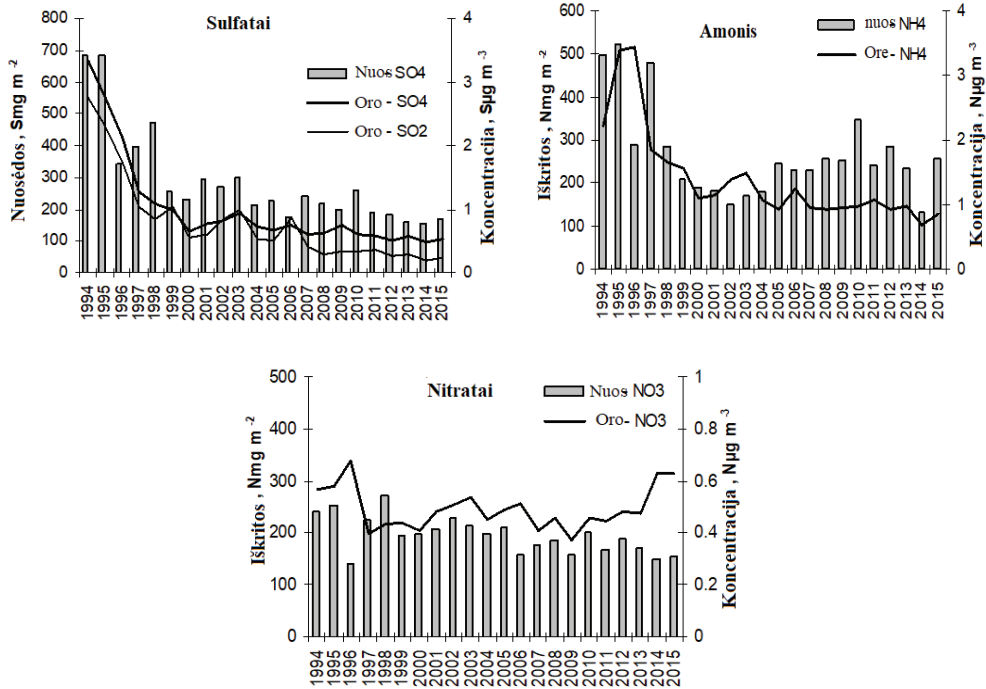
Apibendrinus rezultatus nustatyta, jog pastarųjų dviejų sezonų sausio, balandžio mėnesio bei einamųjų metų birželio–rugpjūčio mėnesių vidutinė temperatūra lėmė medžių, atstovaujančių skirtingoms genetinėms grupėms Aukštaitijos NP pusamžiam pušyne, augimo intensyvumo skirtumus.

Temperatūros poveikis prieaugiui buvo stipresnis nei kritulių, kuris tik išimtiniais atvejais siekė reikšmingumo lygmenį ($p < 0,05$). Geriausias būklės ir produktyviausių medžių augimui nustatytas reikšmingiausias teigiamas pavasario ir vidurio vasaros mėnesių bei mažiausiai reikšmingas neigiamas birželio mėnesio vidutinių temperatūrų poveikis. Blogiausias būklės ir prasčiausioms pušims – priešingai: mažiausiai reikšmingas teigiamas ankstyvo pavasario ir vidurio vasaros mėnesių bei labiausiai reikšmingas neigiamas birželio mėnesio vidutinių temperatūrų poveikis. Tai išskirtinės šių genetinių grupių pušų reakcijos, informuojančios apie jų prisitaikymo prie besikeičiančio klimato laipsnį.

Vis dėlto gausesni einamųjų metų krituliai medžių ramybės būsenos metu nuo gruodžio iki vasario ir praeitų dviejų vegetacijos laikotarpių – nuo gegužės iki rugpjūčio mėnesių, lėmė spartesnę visų GG grupių medžių augimą. Dėl neigiamo gausesnių kritulių kiekio rugsėjo ir lapkričio mėnesiais ne tik mažėjo pušų medynų prieaugis (Augustaitis et al., 2018, 2015), bet ir prastėjo lajų būklė (Augustaitis, 2011; Augustaitis et al., 2010a, 2010b; 2007). Tai tipiška medžių reakcija į meteorologinių veiksnių poveikį šiaurės rytiniame Lietuvos regione. Šie gauti rezultatai puikiai atspindi paprastosios pušies augimą lemiančius veiksnius įtaką Lietuvoje (Augustaitis et al., 2018, 2015; Juknys et al., 2014, 2003).

3.2.4. Aplinkos užterštumo kompleksiškas poveikis medžių metinei rivei formuotis skirtingose pušyno genetinėse grupėse

Nuo 1994 metų, Aukštaitijos monitoringo stotyje renkami duomenys pagal kokybės kontrolės programą EMEP, 1977 nustatant sieros dioksido (SO_2), sulfato (SO_4^{2-}) koncentracijos ore, nitratų sumos ($\Sigma\text{NO}_3^- = \text{NO}_3^- + \text{HNO}_3$) amonio sumas ($\Sigma\text{NH}_4^+ = \text{NH}_4^+ + \text{NH}_3$) bei SO_4^{2-} ir NO_3^- , NH_4^+ nusėdimą. Rezultatai pristatyti moksliniuose straipsniuose (Sopauskiene et al., 2001; Augustaitis, 2011; Augustaitis et al., 2015). Dėl išmetamųjų teršalų sumažėjimo Europoje, taip pat ir Lietuvoje, Aukštaitijos nacionalinio parko monitoringo stotyje, nustatytas reikšmingas teršalų sumažėjimas iki 2000 metų, išskyrus nitratų koncentracijos ore ir jų nusėdimą 3.18 paveikslas. Daugiausia dėl suaktyvėjusios veiklos ir regioninių plėtros Aukštaitijos MS fiksuotas amonio nusėdimo lygio didėjimas nuo 2005 iki 2015 metų iki $250 \text{ mgN}\cdot\text{m}^{-2}$, o 2010 metais, daugiau nei $350 \text{ mgN}\cdot\text{m}^{-2}$ bei palyginus 1999 iki 2004 metų periodą, nustatytas daugiau nei $200 \text{ mgN}\cdot\text{m}^{-2}$ koncentracijos padidėjimas.



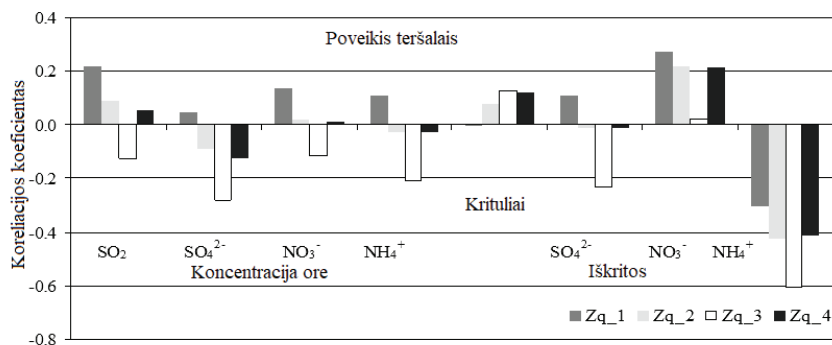
3.18 pav. Pagrindinių ore esančių teršalų ir rūgštinančių komponentų koncentracijos kaita Aukštaitijos monitoringo stotyje nuo 1994 iki 2015 metų

Teršalų reikšmingas poveikis medžių prieaugiui yra nustatomas, kai užterštumo lygis viršija kritines reikšmes, pvz. AB „Achema“ poveikio zonoje, 3–7 km nuo gamyklos (Juknys et al., 2014; 2003, gauti rezultatai parodė, kad foninio užterštumo teritorijose rūgščiosios komponentės ore ir jų iškritos taip pat turėjo reikšmingos įtakos pušims formuoti metinę rievę, ypač genetinėje grupėje GG–3 – stambiausių ir didžiausių prieaugi demonstruojančių pušų grupėje, kai meteorologinių veiksnių poveikis buvo eliminuotas (3.19 pav.).

Rūgštinančių komponentių poveikis prieaugio liekanoms (įvertinus meteorologinius veiksnius) parodė, kad kitų genetinių grupių pušys skirtingai reagavo į rūgštinančių komponentių poveikį.

Daugumoje atvejų nustatytas neigiamas, nors ir nereikšmingas, rūgštinančių komponentių ore poveikis medžių prieaugiui, o ypač genetinės grupės GG–3 medžiams, kurie pasižymi geriausiais dendrometriniais parametrais. Iškritų poveikyje nustatyti išskirtiniai atvejai: neigiama amonio junginių įtaka visų GG medžių prieaugio liekanoms, teigiamas nitratų iškritų poveikis prieaugio liekanoms. Tik trečios, geriausios būklės pušų prieaugiui amonio iškritų poveikis buvo statistiškai reikšmingas. Prasciausias būklės ir mažiausių dendrometrinių parametru pušų prieaugio liekanoms aplinkos užterštumo rodikliai turėjo mažiausios įtakos.

Nustatytos medžių reakcijos į aplinkos taršą leidžia teigti, kad medžio genomai turi reikšmingos įtakos medžių jautrumui ir atsparumui, kai aplinka užteršta rūgštinančiomis komponentėmis. Todėl medžio genetinės įvairovės rodikliai yra naudotini rengiant miškininkavimo priemones teršiamose teritorijose, didinant pušų prisitaikymą ir atsparumą nepalankiems aplinkos veiksniams.



3.19 pav. Tirtų rūgštinančių komponentių ir pušų skerspločio liekanų tarpusavio priklausomybės išskirtose genetinėse grupėse

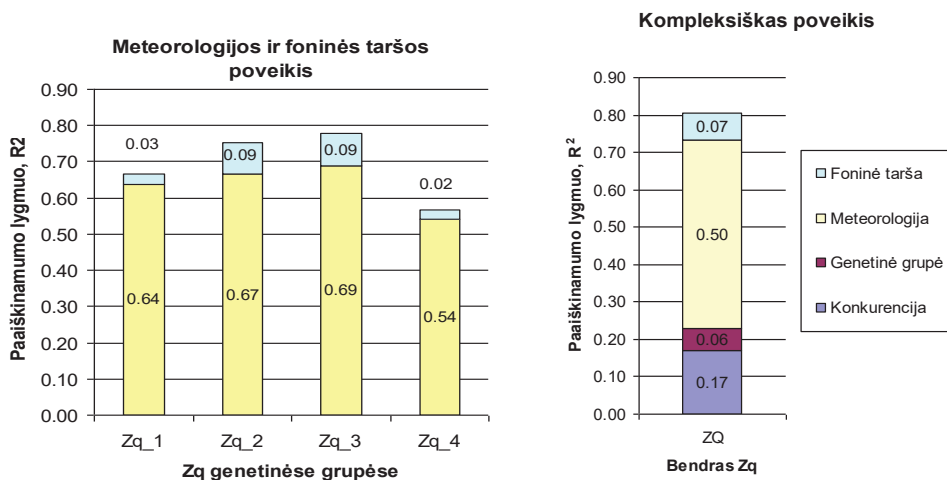
Sukurti daugialypės regresijos modeliai leidžia teigti, kad azoto junginiai reikšmingai sąlygoja pušų prieaugį, tik jeigu amonio junginių poveikis yra neigiamas, o nitratų teigiamas – skatinantis pušų prieaugį (3.15 lentelė). Tokia pušų reakcija į rūgštinančias komponentes buvo būdinga visiems medžiams, kurie atstovavo skirtingoms GG, skyrėsi tik poveikio reikšmingumas.

Nustatyta, kad nitratų ir amonio iškritos reikšmingiausiai paaiškino geriausios genetinės grupės GG–3 pušų skerspločių prieaugio liekanų kaitą, kai meteorologinių veiksnių poveikis buvo eliminuotas. Šie junginiai paaiškino daugiau nei 43 % skerspločių formavimosi kaitos. Antrajai genetinei grupei priklausančių medžių reakcija į šiuos junginius buvo kiek silpniau išreikšta. Šie junginiai paaiškino 33 % prieaugio liekanų kaitos. Silpniausias teršalų poveikis nustatytas GG–1 ir GG4 grupės pušims. Paaiškinamumo lygmuo šių grupių pušims sudarė vos 25 ir 27 % ir šis kompleksiškas poveikis buvo nereikšmingas ($p > 0,05$).

Šie gauti rezultatai patvirtina jau anksčiau išaiškintus dėsningumus, jog prasčiausiai prisitaikę prie aplinkos medžiai ir demonstruojantys prasčiausius būklės bei dendrometrinius parametrus ir nerodo jokių reikšmingų reakcijų nei į palankius, nei į nepalankius aplinkos veiksnius (3.20 pav. A). Todėl galima teigti, kad medžiai, kurie priklauso 4 GG, yra mažiausiai prisitaikę prie lokalių aplinkos sąlygų ir turi didelę tikimybę žūti medyno tolesnio vystymosi etapuose.

3.15 lentelė. Kompleksiškas azoto iškritų poveikis pušų skerspločio prieaugiui, skirtingų genitinių grupių pušims

GG–3 liekanų regresinis modelis R = 0,655 R ² = 0,430 F (2,17) = 6,40 p < 0,008 Std. paklaida: 102,3					GG–4 liekanų regresinis modelis R = 0,520 R ² = 0,270 F (2,17) = 3,14 p < 0,068 Std. paklaida: 98,55				
	B	Std. pakl.	t(17)	p-lygmuo		B	Std. pakl.	t(17)	p-lygmuo
veiksny	29,35	171,213	0,171	0,866	veiksny	-210,433	164,997	-1,275	0,219
NO ₃ ⁻	1,241	0,91	1,363	0,191	NO ₃ ⁻	1,511	0,877	1,722	0,103
NH ₄ ⁺	-0,906	0,253	-3,577	0,002	NH ₄ ⁺	-0,564	0,244	-2,310	0,034
GG–2 liekanų regresinis modelis R = 0,580 R ² = 0,336 (2,17) = 4,30 p < 0,030 Std. paklaida: 109,4					GG–1 liekanų regresinis modelis R = 0,500 R ² = 0,250 F (2,17) = 2,84 P < 0,085 Std. paklaida: 105,9				
	B	Std. pakl.	t(17)	p-lygmuo		B	Std. pakl.	t(17)	p-lygmuo
veiksny	-152,263	183,22	-0,831	0,417	veiksny	-290,099	177,353	-1,636	0,120
NO ₃ ⁻	1,936	0,974	1,988	0,063	NO ₃ ⁻	1,902	0,943	2,017	0,060
NH ₄ ⁺	-0,736	0,271	-2,716	0,015	NH ₄ ⁺	-0,498	0,262	-1,898	0,075



3.20 pav. Rūgštinančių komponentų ir meteorologinių veiksnių reikšmingumas jiems kompleksiskai veikiant pušų skerspločio prieaugį skirtingose išskirtose pušų genitinėse grupėse (A), ir visų tirtų aplinkos veiksnių kompleksiško poveikio reikšmingumas pušų bendram skerspločio prieaugiui (B)

Kompleksiškai įvertinus visų tirtų veiksnių poveikį skirtingų genitinių grupių pušų prieaugiui, nustatyta, kad reikšmingiausiai pušų kamienų prieaugį sąlygoja meteorologiniai veiksniai, paaiškindami iki 50 proc. prieaugio kintamumo. Tai ypač svarbus rezultatas pastaruoju laikotarpiu, kai ypač intensyviai keičiasi klimatas 3.20 pav. B.

Kelis kart silpnesniu poveikiu pušims augti pasižymi konkurencijos įtampa. Šis rodiklis paaiškina 17 proc. augimo kintamumo bendrame 4 veiksnių poveikyje.

Foninis užterštumas, kuris net kelis kartus yra mažesnis už kritinį taip pat išlieka reikšmingas pušims augti. Jo paaiškinamumo lygmuo siekia 7 proc.

Mažiausiu reikšmingumu pasižymi genetinės grupės poveikis pušims augti. Šis genetinis rodiklis paaiškina 6 proc. prieaugio kintamumo bendrame 4 veiksmų poveikyje. Tokį žemą paaiškinamumo lygmenį būtų galima aiškinti mažai reikšminu genetinės informacijos skirtumu tarp išskirtų pušų genetinių grupių.

Apibendrinus nustatyta, kad tirti vidiniai ir išoriniai aplinkos veiksniai, veikdami kompleksiskai (3.20 pav.), paaiškino virš 80 % pusamžio pušyno medžių kamieno skerspločių prieaugio kaitos. Meteorologiniai veiksniai reikšmingiausiai sąlygojo pusamžių visų genetinių grupių pušų skerspločių prieaugį foninio užterštumo teritorijoje. Kiek silpnesnį poveikį prieaugiui darė medžių konkurencijos indeksas. Dar mažesniu poveikiu pasižymėjo foninio užterštumo lygis, kuris iki 10 kartų buvęs mažesnis nei kritinis, ir kurį pasiekus medžiuose prasideda reikšmingi neigiami procesai. Medžių genomo įtaka sąlygiškai natūraliame pušyne, augančiame sąlygiškai švarioje aplinkoje, buvo mažiausiai reikšminga.

3.2.5. Tirtų genetinių grupių dendrometrinių rodiklių ir genetinės įvairovės rodiklių sąsajos

Palyginus natūralios kilmės ir vystymosi pušyno išskirtų genetinių grupių pušų genetinės įvairovės ir multilokusinių vidurkių reikšmes (3.16 lentelė), nustatyta, kad sveikiausios ir didžiausius dendrometrinius parametrus bei intensyviausią prieaugį demonstruojančios pušys pasižymėjo didžiausiu skirtingų alelių skaičiumi ir Shannon įvairovės indeksu, kas, matyt galėtų, sąlygoti jų didžiausią heterozigotiškumą bei mažiausią inbrydingą. Tai medyno ateities medžiai, kurie užtikrina jo aukštą produktyvumą lygi ir gerą lajos būklę.

3.16 lentelė. Tirtų medyno atskirų genetinių klasterių genetinės įvairovės rodikliai, jų multilokusiniai vidurkiai ir standartinės paklaidos (pateiktos po kiekvienu vidurkiu). N – medžių skaičius (Kerpauskaitė, 2017)

Med./Klasteris	N	Na	Ne	I	Ho	He	uHe	F _{IS}
A3/1	81	9,75	4,37	1,26	0,50	0,51	0,51	0,03
		2,34	1,37	0,29	0,10	0,10	0,10	0,03
A3/2	99	9,33	4,76	1,30	0,53	0,54	0,55	0,06
		2,36	1,51	0,28	0,10	0,10	0,10	0,04
A3/3	116	10,33	4,57	1,31	0,54	0,54	0,55	0,01
		2,54	1,34	0,28	0,10	0,10	0,10	0,03
A3/4	99	10,08	4,63	1,30	0,53	0,54	0,54	0,02
		2,64	1,37	0,29	0,10	0,10	0,10	0,02
Bendrai	400	13,25	5,53	1,39	0,53	0,55	0,55	0,05
		3,16	1,90	0,30	0,10	0,10	0,10	0,02

Na = skirtingų alelių skaičius (multilokusinis vidurkis ir suma, taip retų alelių skaičius).

Ne = efektyvių alelių skaičius = $1 / (\sum p_i^2)$

*I = Shannon informatyvumo rodiklis = $-1 * \sum (p_i * \ln(p_i))$*

Ho = realusis heterozigotiškumas = heterozigotų skaičius / N (bendro individų skaičiaus).

He = laukiamas heterozigotiškumas = $1 - \sum p_i^2$

*uHe = imties dydžiui pritaikytas laukiamas heterozigotiškumas = $(2N / (2N-1)) * He$*

F_{IS} = lauktinis inbrydingas = $(He - Ho) / He = 1 - (Ho / He)$

Kur p_i yra i-tojo alelio dažnis populiacijoje, o suma p_i² yra šių alelių dažnių kvadratų suma.

Prasčiausios būklės ir žemiausio produktyvumo pušys neišsiskyrė skirtingomis genetinės įvairovės reikšmėmis, kas rodo, kad šiuos dendrometrinius skirtumus pirmiausiai lėmė medžių konkurencija (medžių išsidėstymas medyne), kuri šiems medžiams buvo intensyviausia dėl jų padėties medyne. Reikšmingų streso veiksnių nebuvimas neleido išryškinti genetinės įvairovės reikšmės medžių būklei ir produktyvumui. Todėl gilinantis į genetinės įvairovės reikšmę medžiams išgyvenant stresą, tyrimai buvo atlikti medynuose, intensyviai pažeistuose spyglius graužiančių vabzdžių ir labai didelės laikinos lokaliai taršos.

Apibendrinus skyriaus rezultatus galima teigti, kad: konkurencijos indeksas, paremtas medžio lajos plotu ir atstumu iki kito medžio, geriausiai apibūdino kamieno skerspločio prieaugio kaitą tarp visų tyrinėtų konkurencijos indeksų.

Po to, kai buvo pašalinti medžiai, kurių tikimybė būti priskirtiems prie GG neviršijo 50 %, buvo nustatyti reikšmingi aukščio ir lajų būklės skirtumai tarp 4 GG medžių.

Medžiai, kuriems buvo nustatytas geriausias išsivystymo lygis, buvo priskirti vienai genetinei grupei, kaip ir tie medžiai, kurių būklė ir dendrometriniai rodikliai buvo prasčiausi.

Nustatytas neigiamas amonio ir teigiamas nitratų kiekio poveikis prieaugiui pasireiškė visoms pušims, atstovaujančioms visoms išskirtoms genetinėms grupėms, tik geriausių medžių grupėje šis poveikis buvo reikšmingiausias, o prasčiausių – nereikšmingas.

Natūraliame ir sąlygiškai švarioje aplinkoje augančiame pušyne medžių genetinės įvairovės, nustatytos pagal neutralios genomo dalies alelių ilgius, įtaka dendrometriniams medžių parametrams ir skerspločių prieaugiui kompleksiško aplinkos veiksnių poveikio kontekste buvo mažiausia. Nepaisant to, sveikiausios ir didžiausius dendrometrinius parametrus bei intensyviausių prieaugį demonstruojančios pušys pasižymėjo didžiausiu skirtingų alelių skaičiumi ir Shannon įvairovės indeksu, kas, matyt, sąlygotų jų didžiausių heterozigotiškumą bei mažiausių inbrydingą

3.3. Skirtingų genetiškai giminingų paprastosios pušies individų grupių reakcija į spyglius graužiančių kenkėjų padarytą žalą

Šis disertacijos skyrius skirtas trečiojo uždavinio tikslui pasiekti: nustatyti skirtingų genetiškai giminingų paprastosios pušies individų grupių reakciją į spyglius graužiančių kenkėjų padarytą žalą. Tyrimo metu buvo analizuojama kenkėjų sukkelto streso įtaka pušies medynams, jų atsikūrimo galimybėms pasibaigus kenkėjų antplūdžiui, išaiškinti kriterijai užtikrinantys tokių pažeistų pušynų tvarumą kenkėjų invazijų aplinkoje. Ištirta, ar pušynų intensyvaus pakenkimo ir

atsigavimo (pasibaigus kenkimui) laikotarpiams, šie veiksniai sukelia bendruosius ar specifinius produktyvumo ir būklės pokyčius ir kokią įtaką pažeidimo intensyvumui turi pušies individų genetinė įvairovė. Taip analizuota ar išlikę individai yra genetiškai giminingi.

3.3.1. Tirtų medynų DNR polimorfizmas

DNR tyrimai parodė, kad dviejų medynų populiacijoje rasta 150 alelių, todėl ši aukšta genetinė įvairovė leidžia šiuos medynus palyginti. Įvairaus intensyvumo kenkėjų stresą patyrusių medynų genetinės įvairovės rodikliai iš esmės reikšmingai nesiskyrė 3.17 lentelė. Tačiau alelių variantų įvairovė buvo šiek tiek didesnė kontroliniame medyne (D1), kas rodo, kad kenkėjai galėjo rinktis tam tikros alelinės grupės medžius. Alelių dažnio homogeniškumas buvo taip pat truputį didesnis kontroliniame D1 medyne (Ne), kas rodo, kad, kenkėjų pažaidimai turėjo tendenciją koncentruotis tam tikros genetinės struktūros medžiuose. Heterozigotiškumas tai pat didesnis buvo sveikame medyne, tačiau svarbiausias ir labiausiai išskiriantis medynus rodiklis buvo inbrydingo koeficientas, kuris gerokai didesnis pažeistame medyne. Tai rodo, kad dėl aukšto jų tėvų giminstės inbrydingo medžiai tapo neatsparūs kenkėjo pažeidimams arba dėl intensyvaus pažeidimo žuvo tik tam tikros genetinės grupės medžiai, o giminingi išgyveno stresą.

3.17 lentelė. Tirtų medynų atskirų genetinių grupių genetinės įvairovės rodikliai

Med./Klasteris	N	Na	Ne	I	Ho	He	uHe	F _{IS}
D1 kontrolė	156	12,18	5,94	1,51	0,6	0,61	0,61	0,006
		3,02	1,82	0,30	0,10	0,10	0,10	0,03
D2 pažeistas	142	12,36	5,88	1,51	0,57	0,60	0,60	0,056
		3,064	1,847	0,303	0,097	0,099	0,099	0,022

N – medžių skaičius

Na = skirtingų alelių skaičius (multilokusinis vidurkis ir suma, taip retų alelių skaičius).

Ne = efektyvių alelių skaičius = $1 / (\text{Suma } p_i^2)$

I = Shannon informatyvumo rodiklis = $-1 * \text{Suma } (p_i * \ln(p_i))$

Ho = realusis heterozigotiškumas = heterozigotų skaičius / *N* (bendro individų skaičiaus).

He = laukiamas heterozigotiškumas = $1 - \text{Suma } p_i^2$

uHe = imties dydžiui pritaikytas laukiamas heterozigotiškumas = $(2N / (2N-1)) * He$

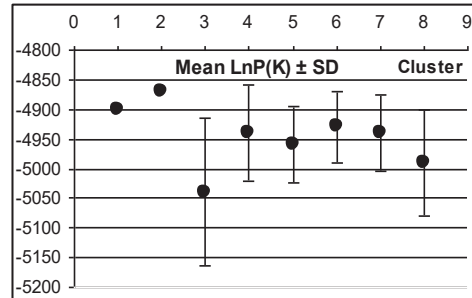
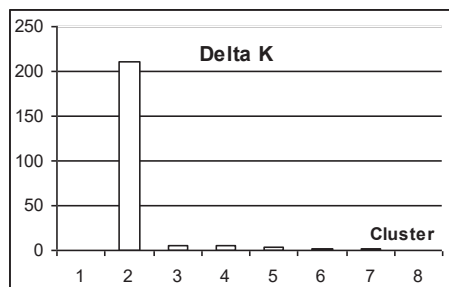
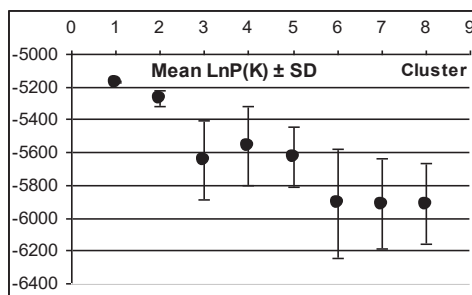
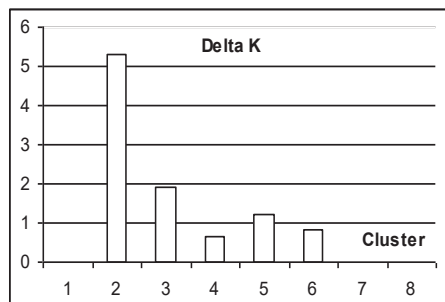
F_{IS} = lauktinis inbrydingas = $(He - Ho) / He = 1 - (Ho / He)$

Kur pi yra *i*-tojo alelio dažnis populiacijoje, o suma p_i^2 yra šių alelių dažnių kvadratų suma.

Programoje Structure pagal deltaK kriterijų ir tikimybių standartines paklaidas (3.21 pav.) genetinių klasterių skaičius 1 ha ploto buvo 2 (3.18 lentelė), tačiau kontroliniame, kenkėjų nepažeistame pušyne išskirti III klasterį iš dalies taip pat buvo galima, dėl ne tokio didelio K2 ir K3 tikimybių skirtumo. Trečios grupės kontroliniame medyne išskyrimas buvo sąlygotas sprendimo galinčio sudaryti sąlygas dėl kenkėjų poveikio dingusiai genetinei grupei pažeistame pušyne identifikuoti (Kerpauskaitė, 2017; Danusevičius, 2016).

3.18 lentelė. Tikėtino klasterių skaičiaus rodiklio deltaK reikšmės ir tikimybių priklausyti tam tikram klasteriui standartinės paklaidos (skliausteliuose) duotas kiekvienam klasterių skaičiui (K). Pagal programos Structure Harvester analizės rezultatus

K	Marcinkonys (D1) Sveikas	Margonys (D2) pažeistas
2	5,3 (51)	213,7(1)
3	1,9 (241)	1,8 (147)
4	0,6 (241)	1,3 (94)
5	1,2 (181)	0,8 (66)
6	0,8 (336)	0,8(56)
7	0,0	0,4 (66)

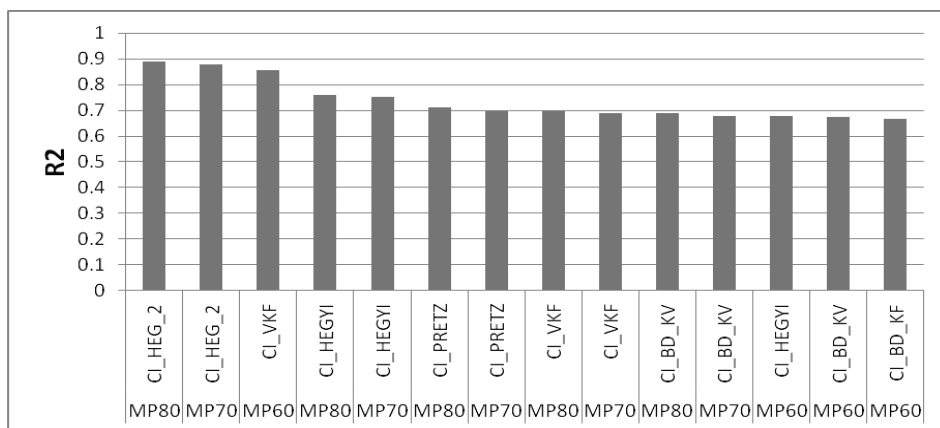


3.21 pav. Genetinių klasterių (cluster) išskyrimas pagal Delta K reikšmes ir jos standartinės paklaidas $\ln P(K)$ tiriamuosiuose pušnyuose: Dzūkija DZ-1 – kontrolinis pušynas (viršuje); Dzūkija DZ-2 – pažeistas pušynas (apačioje)

Apibendrinant genetinės įvairovės rodiklių palyginimas pagal DNR žymenis parodė, kad spyglius graužiančių kenkėjų pažeisto pušyno heterozigotiškumo laipsnis yra mažesnis, o lauktinas inbrydingas didesnis nei greta panašiomis sąlygomis augančio nepažeisto kontrolinio medyno. Darome prielaidą, kad spyglius graužiantys kenkėjai pasirinko medyną, kuriame augantys medžiai buvo mažiau gyvybingi dėl didesnio inbrydingo laipsnio.

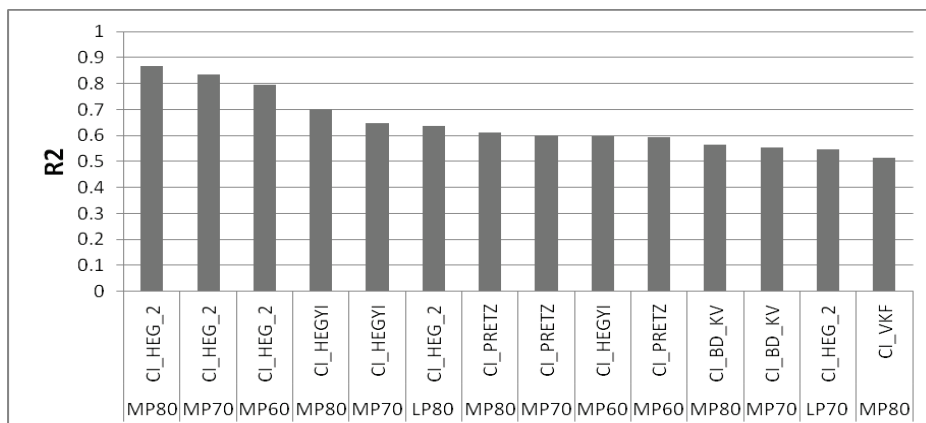
3.3.2. Medžių konkurencijos reikšmė išgyvenant stresą, sukeltą spyglius graužiančių kenkėjų

Tiriant genetinių grupių medžių skersmenis ir sąveiką su konkurencijos indeksais, dėl labai didelės tarpusavio koreliacijos CI_HEGYI, CI_HEG2 indeksai buvo eliminuojami iš tolesnės analizės. Juos atmetus, geriausias rezultatas R^2 0,87 pažeistame pušyne DZ-2 buvo gautas pritaikius CI_VKF indeksą, grindžiamą vertikalių lajų pločiu (3.22 pav.).



3.22 pav. Konkurentų parinkimo metodų (konkurencijos indeksai) ir konkurencijos indeksais tirtų kombinacijų medžių skersmeniui reikšmingumas pažeistame DZ-2 medyne.

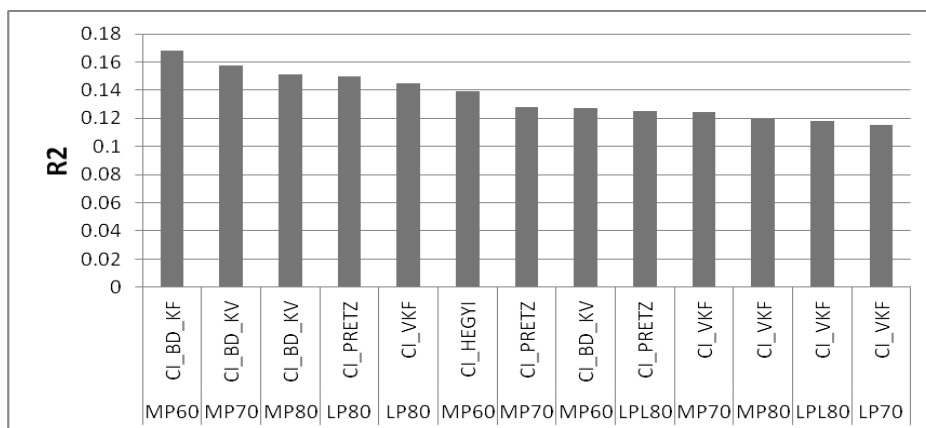
Ta pati konkurencijos indekso CI_PRETZ ir KPM MP80 reikšmė demonstravo geriausius rezultatus ir kontroliniame medyne. R^2 reikšmė buvo lygi 0,61 (paaiškinama 61 %) skersmens variacijos (3.23 pav.).



3.23 pav. Konkurentų parinkimo metodų (konkurencijos indeksai) ir konkurencijos indeksų tirtų kombinacijų medžių skersmeniui reikšmingumas kontroliniame DZ-1 medyne

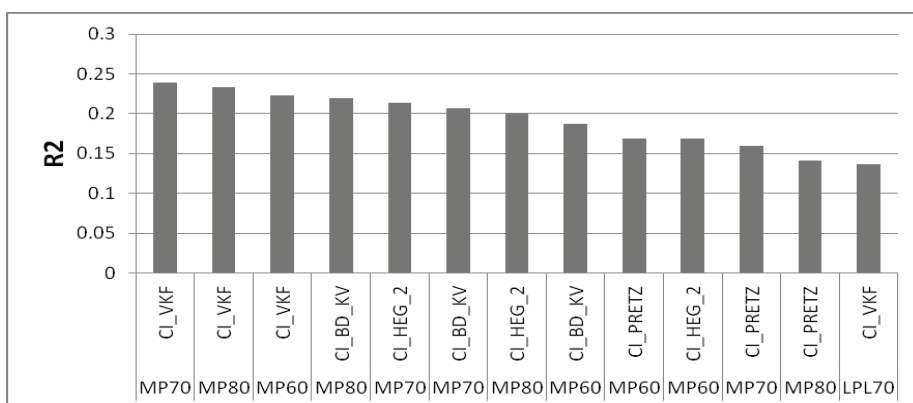
Vertinant konkurencijos indeksų įtaką medžių skersmens prieaugiui naudojami dalinės koreliacijos metodai, aprašyti metodų skyriuje.

Pastoviamo tiriamajame medyne „Dz-2“ 3.24 pav. didžiausios dalinės koreliacijos, pakeltos kvadratu (R^2 , 0,168), buvo gauta naudojant CI_BD_KF konkurencijos indeksą kartu su KPM MP60. Dalinės koreliacijos R^2 vertė buvo lygi 0,168.



3.24 pav. Konkurentų parinkimo metodų ir konkurencijos indeksų tirtų kombinacijų įtaka medžių skersmens prieaugiui pažeistame DZ2 medyne

Pastoviamo tiriamajame medyne „DZ-1“, 3.25 pav. geriausi rezultatai buvo pasiekti naudojant konkurencijos indeksą CI_VKF kartu su KMP MP70. Dalinės koreliacijos R^2 vertė buvo lygi 0,239.



3.25 pav. Konkurentų parinkimo metodų ir konkurencijos indeksų tirtų kombinacijų įtaka medžių skersmens prieaugiui kontroliniame medyne

Apibendrinus konkurencijos indekso reikšmę pažeistame ir kontroliniame medynuose geriausiai skersmens prieaugį paaikšina CI_VKF konkurencijos indeksas, grindžiamas vertikalių lajų pločiu. Naudojant dalinės koreliacijos metodą, pažeistame medyne geriausiai apibūdina CI_BD_KF konkurencijos indeksas kartu su KPM MP60. Sveikame kontroliniame medyne išsiskyrė CI_VKF kartu su KMP MP70 konkurencijos indeksai

3.3.3. Medžių konkurencijos ir išskirtų genolinių grupių (klasterių) reikšmė pušų dendrometriniams, būklės ir kamieno prieaugio parametrms

Išaiškinius konkurencijos įtaka medyno lygmeniu toliau buvo analizuojama jo reikšmė išskirtų genolinių grupių (klasterių) pušų dendrometriniams, būklės ir prieaugio parametrms (3.21 lentelė). Konkurencinės sąlygos buvo įvertintos konkurencijos indeksu ir KPM geriausia kombinacija, nustatyta pagal dalinės koreliacijos R^2 reikšmes analizuojamame tiriamajame medyne. Vabzdžių pažeistame tiriamajame medyne „DZ-2“ buvo išskirtos dvi geninės grupės (klasteriai) (3.21 lentelė).

3.21 lentelė. Išskirtų genolinių grupių medžių parametrai (D – skersmuo, H – aukštis, H_L – lajos aukštis, F – defoliacija, CI_BD_KF MP 60 – efektyviausias konkurencijos indeksas, Zr – radialusis prieaugis) ir jo skirtumų reikšmingumas pažeistame medyne

Parametras	GG 1			GG 2			GG 3			SSB	SSW	P-reikšmė
	Imtis	Vidurkis	Dispersija	Imtis	Vidurkis	Dispersija	Imtis	Vidurkis	Dispersija			
D	53	256,8	66,1	71	236,9	61,4				12035,1	491555,9	0,086
H	53	219,4	23,0	71	215,3	23,0				504,4	64000,2	0,4097
H_L	53	156,3	14,2	71	158,5	15,3				150,3	26650,0	0,7351
F	53	18,8	93,2	71	19,66	103,01				80,7	18200,7	0,4437
CI BD KF MP 60	53	30,2	460,9	71	38,6	868,5				1655,6	86165,0	0,1123
Zr-2004-14	53	0,972	0,431	71	0,811	0,376				0,788	19,560	0,028
Zr-2001-03	53	0,656	0,395	71	0,537	0,354				0,429	16,885	0,081
Zr-1996-00	53	0,740	0,309	71	0,711	0,382				0,026	15,167	0,650
Zr-1995-97	53	0,459	0,231	71	0,440	0,278				0,011	8,198	0,683
Zr-1992-95	53	0,404	0,156	71	0,383	0,165				0,013	3,176	0,479
Zr-1983-89	53	1,409	0,445	71	1,329	0,457				0,194	24,918	0,332

Pirmos geninės grupės medžiai augo mažesnės konkurencijos sąlygomis. Matyt, dėl to jų dendrometriniai parametrai, tokie kaip skersmuo ir aukštis buvo didesni, o būklė geresnė negu antros geninės grupės pušų. Šios būklės pušų kamienų prieaugis taip pat buvo didesnis. Nepaisant šių nustatytų reikšmių, negalima daryti išvados, kad genolinių grupių medžių išaiškinti parametrai skyrėsi reikšmingai. Jų reikšmingumo lygmuo buvo $p > 0,05$. Tik 2004–2014 metų laikotarpio

kamienų prieaugis, dėl kenkėjų žalos buvo reikšmingas. Arti reikšmingo skirtumo buvo ir medžio skersmuo ir kamieno prieaugis už 2001–2003 m. laikotarpį.

3.22 lentelė. Išskirtų genetinių grupių medžių parametrai (*D* – skersmuo, *H* – aukštis, *H_L* – lajos aukštis, *F* – defoliacija, *CI_VKF MP70* – efektyviausias konkurencijos indeksas, *Zr* – radialusis prieaugis) ir jo skirtumų reikšmingumas kontroliniame medyje

Parametras	GG 1			GG 2			GG 3			SSB	SSW	P-reikšmė
	Imtis	Vidurkis	Dispersija	Imtis	Vidurkis	Dispersija	Imtis	Vidurkis	Dispersija			
D	32	398,84	7178,65	49	394,20	7550,54	44	360,41	6671,5	11732	192387	0,2563
H	32	241,78	693,34	49	244,30	774,87	44	237,52	792,44	526,3	16027,6	0,4756
H _L	32	126,44	732,90	49	128,63	578,78	44	133,41	859,92	1001,4	87477,9	0,4994
CI_VKF MP70	32	2,53	1,47	49	2,61	6,55	44	3,34	7,30	19,2	674,1	0,3803
F	32	17,34	29,01	49	18,43	161,28	24	19,43	137,46	93,6	2491,0	0,4279
Zr2011–14	15	1,153	1,83	19	1,390	1,919	24	0,853	1,19	2,78	6,09	0,0002
Zr2002–10	15	1,682	2,12	19	1,922	3,243	24	1,267	2,354	4,22	11,12	0,0006
Zr1992–01	15	1,334	1,13	19	1,422	2,209	24	0,910	1,357	2,83	8,70	0,0015
Zr1985–91	15	1,961	1,88	19	2,041	2,173	24	1,469	3,248	3,62	19,69	0,0206

Čia: (*D* – skersmens, *H* – aukščio, *H_L* – lajos aukščio, *F* – defoliacijos, *CI_VKF MP70* – efektyviausio konkurencijos indekso, *Zr* – radialiojo prieaugio), (*SSB* – imčių vidurkių skirtumai, *SSW* – vidinė kvadratų suma)

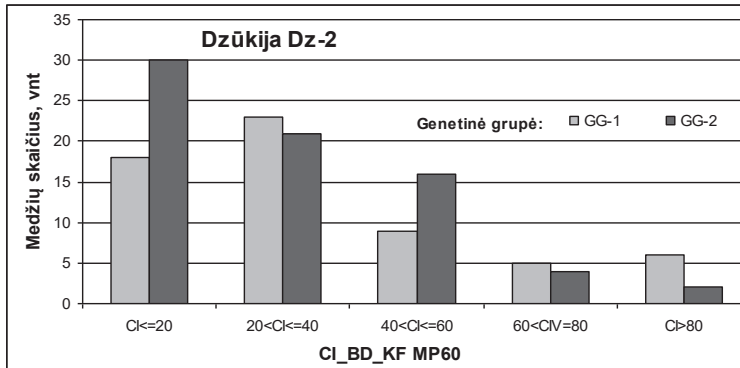
Tiriamajame medyje „DZ-1“ išskirtos trys skirtingos genetinės grupės (3.22 lentelė). Pušys, priskirtos antrai genetinei grupei, turėjo didžiausius aukščius ir geriausius prieaugio rezultatus, nors kitais rodikliais pirmo klasterio pušys jas lenkė. Tai būtų galima aiškinti trečios grupės išskyrimu, nors visi statistiniai parametrai rodė, kad šiame medyje galimos taip pat tik 2 genetinės grupės. Tuo tarpu pušų, priskirtų 3 klasteriui, konkurencinės augimo sąlygos buvo prasčiausios (konkurencijos indekso reikšmė 3,34). Šios grupės medžiai vienareikšmiškai demonstravo taip pat mažiausius dendrometrinius parametrus, prasčiausią būklę bei kamieno radialųjį prieaugį. Šiame medyje tik išskirtų genetinių grupių pušų prieaugio skirtumai buvo statistiškai reikšmingi.

Apibendrinus gautus rezultatus galima teigti, kad medžių dendrometrinius parametrus, jų lajų būklę ir prieaugį išskirtose genetinėse grupėse sąlygojo medžių konkurencija.

3.3.4. Išskirtų genetinių grupių pušų pasiskirstymas pagal konkurencinio indekso intervalus

Tiriant pušų priskyrimą pagal konkurencinę įtampą išskirtose genetinėse grupėse spyglius graužiančių kenkėjų pažeistame „DZ-2“ (3.26 pav.) ir nepažeistame „DZ-1“ medyje (3.27 pav.), išskirti 5 ir 6 konkurencinės įtampos intervalai, kurie įgalina tiriamuosius medžius

suskirstyti į grupes priklausomai nuo konkurencinės įtampos, t. y. nuo praktiškai laisvai augančių iki užsteltų medžių.



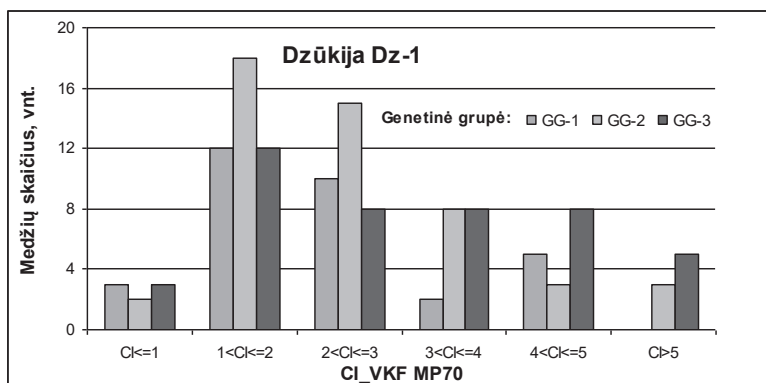
3.26 pav. Pažeisto DZ–2 tiriamojo medyno išskirtų genетinių grupių pušų pasiskirstymas pagal konkurencinius intervalus. Čia $CI < 20$ rodo, kad medis praktiškai nepatiria konkurencinės įtampos, $CI > 80$ rodo, kad medis auga stiprioje konkurencinėje įtampoje ir dažniausiai yra užsteltas

Pirmos genетinės grupės medžių daugiausia buvo 2 konkurencinio indekso intervale, t. y. jie auga silpnoje konkurencinėje įtampoje. Tačiau šios grupės medžių buvo rasta tiek pirmame, tiek ir penktame konkurenciniame intervale. Antros GG grupės medžių daugiausiai rasta pirmame konkurenciniame intervale, t. y. tai laisviausiai augantys ir medyne dominuojantys ar viršaujantys medžiai. Šie rezultatai rodo, kad nors ir nežymiai bet antros genетinės grupės medžiai sunkiai pergyvena konkurencinę įtampą, dėl ko jų skaičius buvo mažiausias aukštos konkurencinės įtampos intervaluose. Tai galimai viena iš pagrindinių priežasčių, dėl ko šios grupės medžiai pasižymėjo prastesniais dendrometriniais ir prieaugio parametrais.

Kontroliniame medyne „DZ-1“ dėl didesnio medžių tankumo, dominuojantys medyne pušys pasižymi konkurencijos indeksu, priklausančių antrajam intervalui, t. y. jie auga silpnoje konkurencijoje su kaimyniniais medžiais. Išskirtinė galėtų būti pirmoji pušų genетinė grupė, kurios medžiai sunkiai pergyvena konkurencinę įtampą. Tyrimo metu jų jau nebuvo rasta tarp užsteltų medžių. Tai galėtų būti viena iš pagrindinių priežasčių kodėl šių medžių jau nerasta pažeistame pušyne.

Daugiausiai pušų buvo antroje genетinėje grupėje, t. y. geriausių dendrometrinių ir būklės parametrų grupėje. Šios grupės medžių pasiskirstymas konkurencijos intervalais analogiškas kaip ir pirmos genетinės grupės pušų pažeistame pušyne. Trečios genетinės grupės medžiai šiame medyne geriausiai toleruoja didelės konkurencijos augimo sąlygas, nors jų produktyvumas – mažiausias. Tai gali būti taip pat viena iš pagrindinių priežasčių, kodėl šie

medžiai yra išlikę ir dėl ko tokie medžiai pažeistame pušyne buvo labiausiai pažeidžiami, dėl ko jų nudžiūvimas galėjo būti didžiausias pažeistame pušyne.



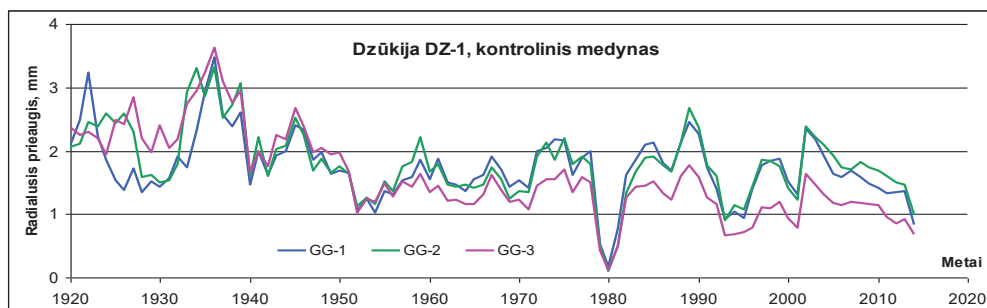
3.27 pav. „DZ1“ kontrolinio tiriamojo medyno pušų pasiskirstymas pagal konkurencinius intervalus, kai išskirtose genetinėse grupėse

Pažymėtina, jog trečios genetinės grupės išskyrimas kontroliniame medyne įgalino išskirti grupę, kuri po intensyvaus spyglių graužiančių vabzdžių pažeidimo pažeistame medyne išnyko dėl nepakankamo šios grupės medžių prisitaikymo augti didelėje konkurencijoje su kaimyniniais medžiais.

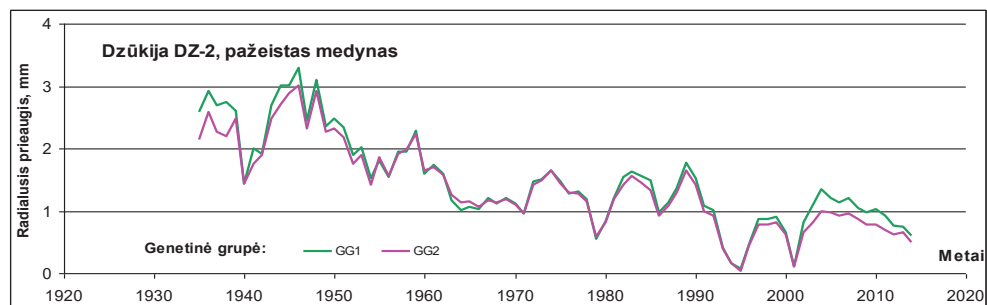
Apibendrinus gautus rezultatus nustatyta, kad vabzdžiai tikriausiai eliminavo tą pušų gentinę grupę, kuri normaliomis sąlygomis negalėjo iškęsti didesnės konkurencinės įtampos, dėl ko jų parametrai, būklė ir prieaugis buvo kiek tai blogesni nei geriausios genetinės grupės pušų.

3.3.5. Atskirų genetinių grupių pušų augimo ypatumai ir sąlygojantys veiksniai

Tyrimų metu buvo išmatuotos pušų, kurioms atliktas DNR tyrimas, radialusis prieaugis ir apskaičiuotos vidutinės jo sekos. Gauti rezultatai pateikti 3.28 pav. ir 3.29 pav. Pušys, kurios pasižymėjo geresne būkle ir didesniais dendrometriniais parametrais bei intensyvesniu skersmens augimu, dažniausiai priklausė vienai genetinei grupei (3.21 ir 3.21 lentelės). Geriausios būklės ir didžiausių dendrometrinių parametru pušys buvo priskirtos 2 genetinei grupei kontroliniame ir 1 GG pažeistame pušyne, o blogiausios būklės ir mažiausių parametru pušys – 3 ir 2 GG kontroliniame ir pažeistame pušyne atitinkamai.



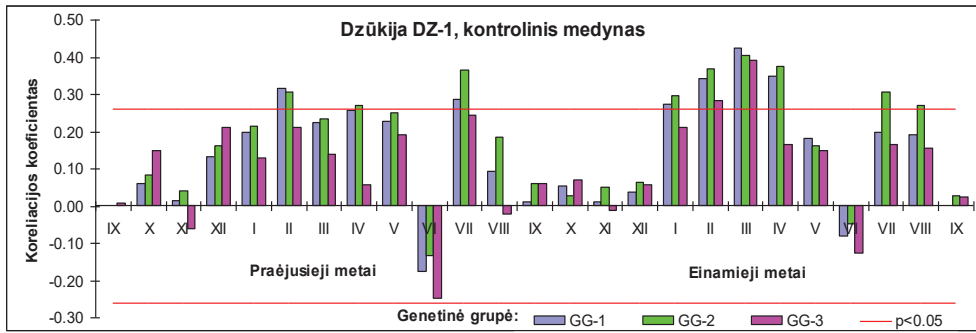
3.28 pav. Kontrolinio pušyno skirtingoms genetinėms grupėms priklausančių pušų kamienų radialaus prieaugio sekos



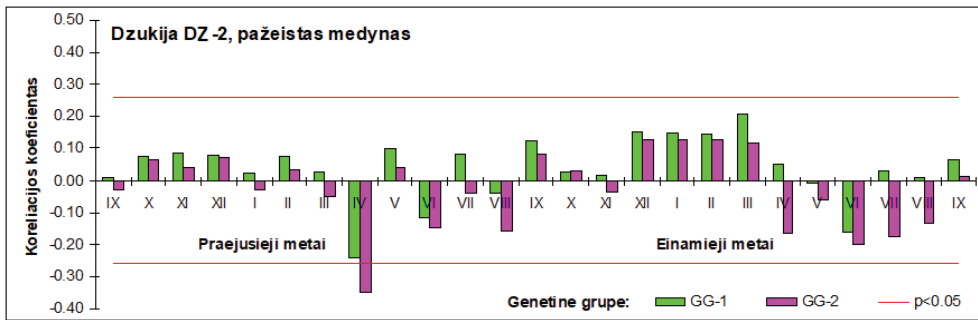
3.29 pav. Pažeisto pušyno skirtingoms genetinėms grupėms priklausančių pušų kamienų radialaus prieaugio sekos

Išmatuotų pušies prieaugio sekos (3.30 pav. ir 3.31 pav.) parodė, kad prasčiausios genetinės grupės pušys pasižymi dideliu jautrumu karščiui birželio mėnesį, o didesnę prieaugį sąlygoja ankstyvo pavasario šiluma (vasario–kovo mėn.). Išskirtinis bruožas – šių pušų prieaugį silpniausiai lėmė šiltėjantys liepos ir rugpjūčio mėnesiai. Kitų grupių pušų prieaugis reikšmingai priklausė nuo šių mėnesių temperatūros, kurių didėjimas pastaruoju laikotarpiu skatina ir šių grupių pušų prieaugį.

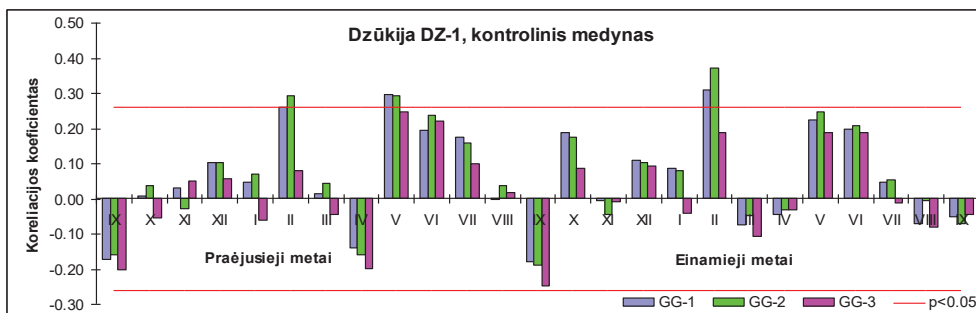
Didžiausių parametų pušų prieaugį meteorologiniai veiksniai sąlygoja reikšmingiausiai. Sausio–balandžio ir liepos–rugsjūčio mėnesių aukštesnė temperatūra teigiamai sąlygoja šių pušų kamienų prieaugį.



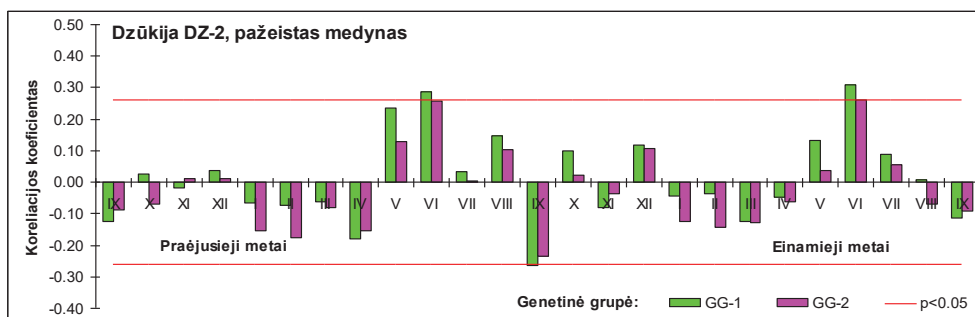
3.30 pav. Mėnesio vidutinės temperatūros poveikis nepažeisto pušyno DZ1 atskirų genetinių grupių pušų kamienų skerspločio prieaugiui



3.31 pav. Mėnesio vidutinės temperatūros poveikis pažeisto pušyno Dz 2 atskirų genetinių grupių pušų kamienų skerspločio prieaugiui



3.32 pav. Mėnesio kritulių kiekio poveikis kontrolinio pušyno atskirų genetinių grupių pušų kamienų skerspločio prieaugiui



3.33 pav. Mėnesio kritulių kiekio poveikis pažeisto pušyno atskirų genetinių grupių pušų kamienų skerspločio prieaugiui

Pažeistame pušyne gauti oro temperatūros poveikio prieaugiui rezultatai iš esmės skiriasi nuo rezultatų, gautų kontroliniame medyne. **Čia net geriausios genetinės grupės pušų prieaugis praktiškai nepriklauso nuo meteorologinių sąlygų, kas paaiškinama ypač reikšmingu kenkėjų poveikiu.** Išskirtiniai prasčiausios genetinės grupės medžių rezultatai. Karštas vegetacinis laikotarpis turi nors ir nereikšmingą, bet neigiamą poveikį prieaugiui. Tai kenkėjų ir sausros bei kaitros epizodų neigiamas poveikis pušims augti.

Kritulių poveikio pušų prieaugiui analizės rezultatai (3.32 ir 3.33 pav.) parodė, kad didesni kritulių kiekiai turi teigiamą poveikį prieaugiui ypač vegetaciniu laikotarpiu. **Išskirtinis pažeisto medyno bruožas – reikšmingas birželio mėnesio kritulių teigiamas poveikis prieaugiui. Būtent birželio mėnesį pastaruoju laikotarpiu registruojamos intensyviausios sausros, todėl ši priklausomybė rodo, kad esant papildomam neigiamam veiksniumi vandens poreikis dar labiau išauga.**

Apibendrinus gautus rezultatus, matyti, kad iš esmės nėra galimybės identifikuoti tokios pušų genetinės grupės, kuri streso metu žūtų dėl nepalankių meteorologinių sąlygų. Nors atskirų genetinių grupių augimo intensyvumas ir priklausomybės nuo meteorologinių veiksnių skiriasi, tačiau skirtumai nėra reikšmingi, jie sąlygoti bendrų kaitos tendencijų. Todėl trečios grupės išskyrimas kontroliniame medyne pasiteisino tik iš dalies. Vadinasi, būtų galima teigti, kad pušų populiacija, išgyvenusi spyglius graužiančių kenkėjų invaziją, išlieka genetiškai įvairi, o pavienės žūstančios pušys gali būti didesnės konkurencinės kovos rezultatas. Šį teiginį turėtų patvirtinti tyrimai, kuriuose ir bus nagrinėjama konkurencijos reikšmė pušų išlikimui nepalankiu laikotarpiu.

Išaiškintas dėsningumas – pažeisti medžiai vegetacijos laikotarpiu pasidaro neatsparūs aukštai temperatūrai ir sausroms.

3.3.6. Tirtų genetinių klasterių dendrometrinių rodiklių ir genetinės įvairovės rodiklių sąsajos

Nustatę didžiausius dendrometrinius parametrus ir geriausią lajų būklę demonstruojančių pušų genetines grupes išanalizavome jų genetinės įvairovės rodiklius (3.23 lentelė) atliktų tyrimų duomenis nustatyta, kad blogiausios būklės ir žemiausius produktyvumo parametrus demonstravusioms pušims buvo būdingas mažiausias skaičius skirtingų ir efektyvių alelių, mažiausias Shannon indeksas bei heterozigotiškumo skaičius. Priešingai šioms grupėms, geriausius produktyvumo parametrus demonstravusioms pušims buvo būdingas didelis skaičius skirtingų ir efektyvių alelių, taip pat aukštas Shannon indeksas bei didžiausias heterozigotiškumo lygmuo.

3.23 lentelė. Tirtų medynų atskirų genetinių klasterių genetinės įvairovės rodikliai. N – medžių skaičius

Med./Klasteris	N	Na	Ne	I	Ho	He	uHe	F _{IS}
DZ-1/1	38	7,42	3,85	1,13	0,49	0,48	0,48	0,00
		1,98	1,19	0,28	0,11	0,10	0,10	0,05
DZ-1/2	60	9,75	5,64	1,39	0,59	0,56	0,57	-0,04
		2,53	1,87	0,30	0,11	0,10	0,10	0,03
DZ-1/3	58	7,75	4,24	1,27	0,56	0,55	0,56	-0,01
		1,93	1,15	0,26	0,10	0,09	0,10	0,03
DZ-2/1	66	11,00	5,455	1,435	0,548	0,570	0,575	0,040
		2,936	1,775	0,297	0,093	0,094	0,095	0,023
DZ-2/2	76	8,333	4,529	1,253	0,502	0,526	0,529	0,045
		2,105	1,351	0,282	0,102	0,101	0,102	0,029

Tai leidžia teigti, kad aukšti genetinės įvairovės rodikliai didina pušų atsparumą kenkėjams bei nepalankiems meteorologiniams veiksniams, dėl ko galiausiai tokios pušys pasižymi aukštu produktyvumo lygiu bei gera lajos būkle.

3.4. Paprastosios pušies genetiškai panašių medžių grupių reakcija į teršalų (azoto ir sieros dioksido) poveikį

Pastaruoju laikotarpiu vis didėjančių diskusijų kelia tarpusavio sąveikų tarp oro teršalų, klimato kaitos ir miško kenkėjų ir jų kompleksiško poveikio miško ekosistemoms analizė. Šioje srityje prisilaikoma nuomonės, kad būtent oro teršalai sukeldami, kad ir nežymius pažeidimus medyje, prisideda prie žymiai didesnių galimų pažeidimų sukeltamų kitų nepalankių biotinių ir abiotinių aplinkos veiksnių, tokių kaip šaltis, sausra bei ligos ir kenkėjai. (Paoletti, et al., 2007). Todėl paprastosios pušies genetiškai panašių medžių grupių reakcijas į antropogeninį stresorių – lokalaus užterštumo azoto ir sieros junginiais poveikį buvo mėginama atskleisti AB „Achemos“ lokalsios taršos poveikio teritorijoje.

3.4.1. Reprerzentatyvių taršos pakenktų medynų DNR polimorfizmas

Medynų genetinės įvairovės rodiklių multilokusiniai vidurkiai (3.24 lentelė) rodo, kad nors mažiausias skirtingų alelių skaičius, nustatytas kontroliniame, toliausiai nuo AB „Achema“ nutolusiame pušyne, jame efektyvių alelių skaičius yra didžiausias. Matyt, dėl to šiame medyne yra didžiausias ir Shannon informatyvumo rodiklis. Mažiausiomis šių parametrų reikšmėmis pasižymėjo 7 km nuo AB „Achema“ nutolęs pušynas. Nei realusis, nei laukiamas heterozigotiškumas tarp tirtų medynų reikšmingai nesiskyrė. Tik lauktinas inbrydingas kontroliniame medyne buvo nežymiai didesnis negu likusiuose medynuose. Mažiausią inbrydingo koeficientą JV–2 medyne lėmė medyno pildymas skirtingos genetinės sudėties medžiaga. Likusius, kad ir iš esmės reikšmingai nesiskiriančius skirtumus turėjo lemti skirtinga įvairių laikotarpių teršalų apkrova šiuose pušynuose, dėl kurios poveikio galėjo pakisti medyno genetinės įvairovės rodikliai, kadangi buvo manytina, jog taršos stresas gali pažeisti mažiau tolerantiškus arba silpnus medžius. Šiuo atveju lauktinas genetinės įvairovės rodiklių sumažėjimas dėl tam tikros alelinės grupės eliminavimo pasitvirtino tik iš dalies, t. y. efektyvių alelių skaičius buvo didžiausias kontroliniame pušyne. Antra, buvo lauktinas heterozigotiškumo padidėjimas, kadangi tikėtina, kad silpni ir atsiliekančios medžiai natūraliomis sąlygomis yra arba mažiau prisitaikę augti toje adaptacinėje aplinkoje (pvz., dėl genų srauto poveikio), arba yra giminingų tėvų palikuonys (yra mažesnio heterozigotiškumo, mažesnio alelių dažnio homogeniškumo (He rodiklis) ir mažesnės alelinės įvairovės). Ši prognozė AB „Achema“ poveikio zonoje augančiuose pušynuose nepasitvirtino.

3.24 lentelė. Medynų genetinės įvairovės rodiklių multilokusiniai vidurkiai ir jų standartinės paklaidos (pateiktos po kiekvienu vidurkiu). N – medžių skaičius (imtų tyrimui 1 ha ploto tiriamajame medyne)

Medynas	N	Na	Ne	I	Ho	He	uHe	F _{IS}
JV-1	150	11,25	5,12	1,39	0,54	0,56	0,56	0,03
		2,62	1,60	0,29	0,10	0,10	0,10	0,03
JV-2	150	11,58	4,98	1,38	0,55	0,56	0,56	0,01
		2,95	1,64	0,29	0,09	0,10	0,10	0,02
JV-3	132	10,92	5,43	1,40	0,54	0,56	0,56	0,04
		2,76	1,84	0,30	0,10	0,10	0,10	0,03

Na = skirtingų alelių skaičius (multilokusinis vidurkis ir suma, taip retų alelių skaičius)

Ne = efektyvių alelių skaičius = $1 / (\text{Suma } p_i^2)$

I = Shannon informatyvumo rodiklis = $-1 * \text{Suma } (p_i * \ln(p_i))$

Ho = realusis heterozigotiškumas = heterozigotų skaičius / N (bendro individų skaičiaus).

He = laukiamas heterozigotiškumas = $1 - \text{Suma } p_i^2$

uHe = imties dydžiui pritaikytas laukiamas heterozigotiškumas = $(2N / (2N-1)) * He$

F_{IS} = lauktinas inbrydingas = $(He - Ho) / He = 1 - (Ho / He)$

Kur p_i yra i-tojo alelio dažnis populiacijoje, o suma p_i² yra šių alelių dažnių kvadratų suma.

Programoje Structure gautų klasterių skaičiaus modeliavimas pagal deltaK kriterijų (Kerpauskaitė, 2017) ir tikimybių standartines paklaidas parodė, kad labiausiai tikėtinas genetinių klasterių skaičius 1 ha ploto bareliuose mūsų tirtuose medynuose vyravo tarp 2 ir 3 JV-2 medyne tikėtinas klasterių skaičius buvo didžiausias – 3. Kitas svarbus pastebėjimas, kad JV-2 ir JV-3 medynuose genetinė struktūra buvo reikšmingesnė nei JV-1 medyne (didesnės deltaK reikšmės, (3.25 lentelė). Tai jau galėtų būti taršos pažeidimų pasekmė, kai galimai eliminuoti kelių genetinių grupių atstovai (bet ne atskiros grupės, nes genetinė įvairovė reikšmingai nepaveikta, žr. aukščiau), kas pasunkina šių grupių išskyrimo galimybes. Tai rodo, kad dėl poveikio intensyvumo pravartu tyrinėti ne išlikimą, bet tolerantiškumo stresui ir genetinės įvairovės rodiklių sąsajas. Dėl šios priežasties visuose stebimuose pušynuose buvo išskirtos po 3 genetines grupes taršos poveikiui šių grupių pušų individams nustatyti.

3.25 lentelė. Tikėtino klasterių skaičiaus rodiklio deltaK reikšmės ir tikimybių priklausyti tam tikram klasteriui standartinės paklaidos (skliausteliuose), duotos kiekvienam klasterių skaičiui (K). Pagal programos Structure Harvester analizės rezultatus

K	JV-1	JV-2	JV-3
2	84,1 (2,26)	178 (0,42)	101,2 (0,5)
3	0,61 (195)	179 (0,48)	1,2 (15)
4	0,06 (232)	0,9(1,7)	2,5 (9)
5	0,51 (211)	0,1(1,4)	0,6 (8)
6	0,74 (193)	2,7(1,2)	0,3 (10)
7	0,97 (201)	0,6 (8,7)	0,3 (9)

Todėl manome, kad taršos poveikis išlikusiems po nepalankaus laikotarpio pušynams buvo nepakankamai stiprus, palyginti su kitais žuvusiais ar stipriai pažeistais ir šiandieną jau iškirstais pušynais, kad reikšmingai eliminuotų įvairios alelinės įvairovės ar heterozigotiškumo medžius. Todėl dauguma medžių medynuose išliko po ypač šaltos 1979 m. žiemos ir taršos poveikio. Taigi tolesniame darbe pabandėme nustatyti genetinių grupių sąsajas su jų tolerancija taršos ir klimato poveikiui, t. y. pamėginta nustatyti, ar įvairių genetinių grupių medžiai skiriasi savo lajos defoliacijos laipsniu, dendrometrinių parametru bei kamieno radialaus prieaugio reikšmėmis.

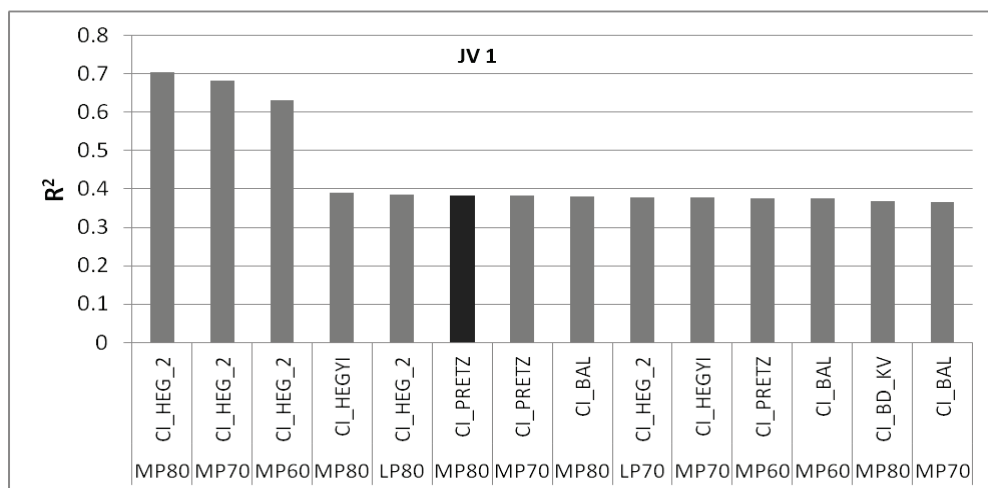
Apibendrinus rezultatus galima teigti, kad taršos poveikis neturėjo reikšmingos įtakos išliekančių medžių genetinei įvairovei. Ryškėja tik mažesnė genetinių grupių diferenciacijos reikšmingumo tendencija stipriausiai paveiktame medyne. Lauktinas genetinės įvairovės rodiklių sumažėjimas dėl tam tikros alelinės grupės eliminavimo aukšto užterštumo laikotarpiu pasitvirtino tik iš dalies, t. y. tik efektyvių alelių skaičius didžiausias kontroliniame pušyne.

3.4.2. Konkurencijos reikšmė reprezentatyvių taršos pakenktų medynų išlikusių pušų dendrometriniams parametrų, lajų būklei ir kamieno prieaugiui į skersmenį

Konkurencinė įtampa yra viena iš pagrindinių sąlygų medžiui išgyventi stresą. Jos poveikis ne visada būna aiškiai išreikštas ir vienareikšmis. Tankesni medynai galimai yra labiau prisitaikę išgyventi natūralius nepalankius veiksnius, tokius kaip vėjalaūža ar vėjovarta. Tankesni medynai taip pat yra atsparesni ir užterštuose rajonuose, kur aplinkiniai individai sudaro barjerus didesnėms koncentracijoms skverbiantis į medyno vidų. Todėl konkurencijos indekso reikšmės išaiškinimas išgyvenus stresą yra vienas reikšmingiausių uždavinių ugdant miškų tvarumą.

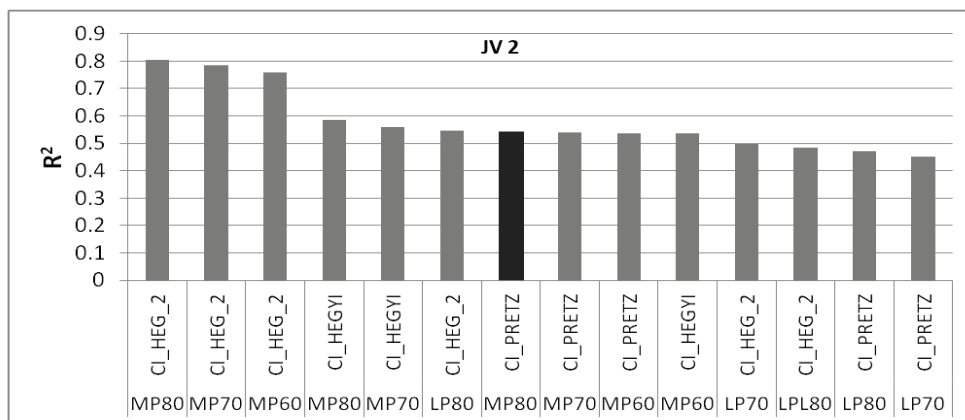
Tiriant genetinių grupių medžių skersmenis ir sąveiką su konkurencijos indeksais, dėl labai aukštos tarpusavio koreliacijos CI_HEGYI, CI_HEG2 indeksai neanalizuojami.

Atmetus koreliuotus indeksus, geriausias rezultatas arčiausiai gamyklos esančiame „Jonava JV–1“ medyne buvo gautas naudojant CI_PRETZ indeksą, pagrįstą horizontaliu lajos plotu, kuris kartu su konkurentų parinkimo metodu (KPM) MP 80 paaiškino 38 % medžių skersmens variacijos (3.34 pav.).



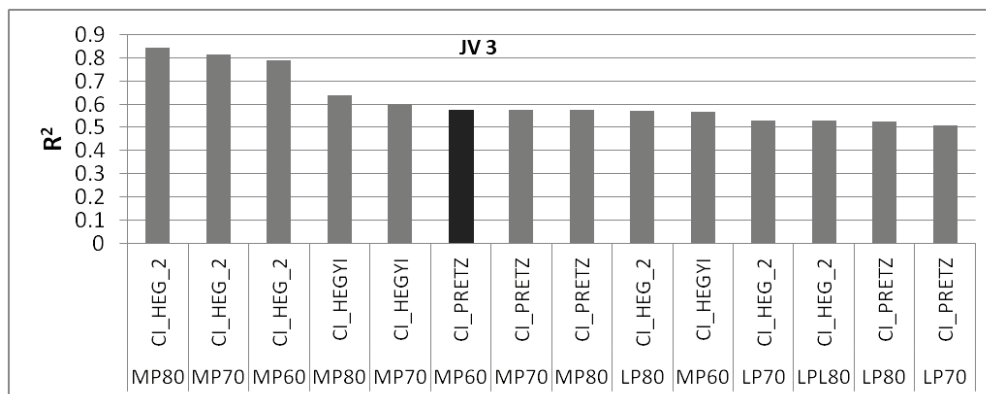
3.34 pav. Konkurentų parinkimo metodų ir konkurencijos indeksų tirtų kombinacijų įtaka medžių skersmeniui „JV–1“ medyne. Pateikiami 14 geriausių kombinacijų determinacijos koeficientai (R²)

Tyrimų medyne „Jonava JV–2“ atmetus koreliuotus indeksus, geriausi rezultatai buvo gauti taip pat pritaikius CI_PRETZ konkurencijos indeksą, konkurentus parenkant MP 80 metodu. Šios kombinacijos determinacijos koeficiento (R²) reikšmė buvo lygi 0,54 (paaiškinama 54 % skersmens variacijos), 3.35 pav.



3.35 pav. Konkurentų parinkimo metodų ir konkurencijos indeksų tirtų kombinacijų įtaka medžių skersmeniui „JV–2“ medyne. Pateikiami 14 geriausių kombinacijų determinacijos koeficientai (R^2)

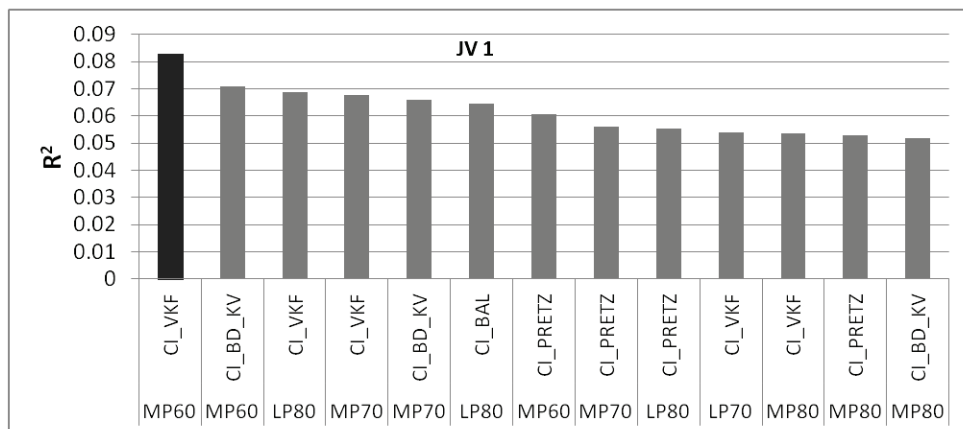
Tiriamajame medyne, esančiame toliausiai nutolusiame nuo gamyklos „Vėpriai“, geriausi rezultatai buvo gauti pritaikius CI_PRETZ konkurencijos indeksą, konkurentus parenkant MP 60 metodu. Šios kombinacijos determinacijos koeficiento (R^2) reikšmė buvo lygi 0,58 (paaiškinama 58 %) skersmens variacijos, 3.36 pav.



3.36 pav. Konkurentų parinkimo metodų ir konkurencijos indeksų tirtų kombinacijų įtaka medžių skersmeniui „JV–3“ medyne. Pateikiami 14 geriausių kombinacijų determinacijos koeficientai (R^2)

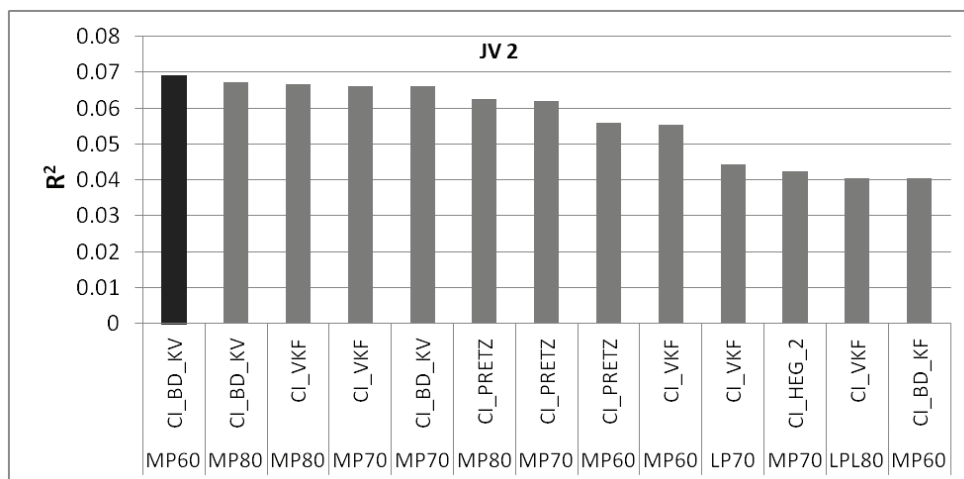
Konkurencijos indekso reikšmė medžių prieaugiui vertinama naudojant dalinės koreliacijos metodus (3.27 lentelė). Pateikiama 14 geriausių konkurencijos indeksų ir KPM kombinacijų kiekvienam bareliui atskirai.

Tiriamajame medyne „JV–1“ didžiausias (3.37 pav.) dalinės koreliacijos pakeltos kvadratu ($R^2 = 0,083$), buvo gauta naudojant CI_VKF konkurencijos indeksą kartu su KPM MP60.



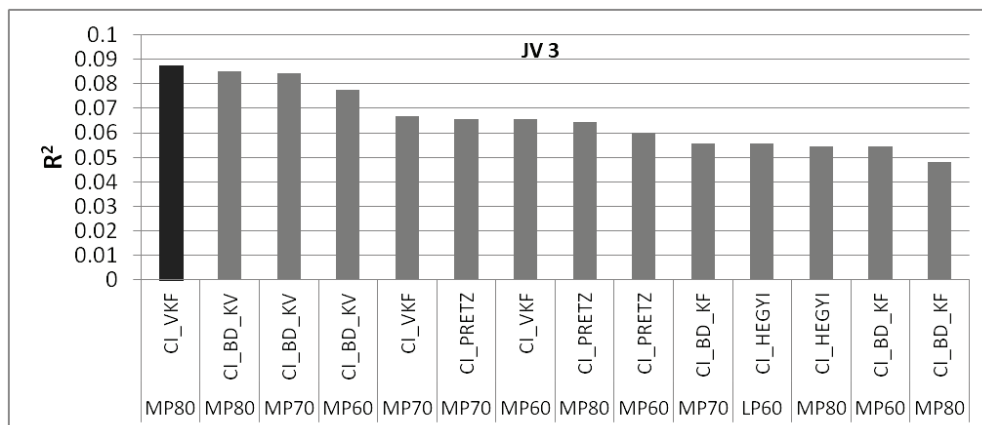
3.37 pav. Konkurentų parinkimo metodų ir konkurencijos indeksų tirtų kombinacijų įtaka medžių skersmens prieaugiui „JV–1“ tiriamajame medyne. Pateikiamos 14 geriausių kombinacijų dalinė koreliacija, pakelta kvadratu (R^2)

Tiriamajame medyne „JV–2“ 0147 tiriamajame medyne, geriausi rezultatai (3.38 pav.) buvo pasiekti naudojant konkurencijos indeksą CI_BD_KV kartu su KMP MP60. Dalinės koreliacijos R^2 vertė buvo lygi 0,069.



3.38 pav. Konkurentų parinkimo metodų ir konkurencijos indeksų tirtų kombinacijų įtaka medžių skersmens prieaugiui „JV–2“ tiriamajame medyne. Pateikiamos 14 geriausių kombinacijų dalinė koreliacija, pakelta kvadratu (R^2)

Tiriamajame medyne „JV–3“, geriausi rezultatai (3.39 pav.) buvo gauti naudojant konkurencijos indeksą CI_VKF kartu su KMP MP80. Dalinės koreliacijos R^2 vertė buvo lygi 0,088.



3.39 pav. Konkurentų parinkimo metodų ir konkurencijos indeksų tirtų kombinacijų įtaka medžių skersmens prieaugiui „JV–3“ tiriamajame medyne. Pateikiamos 14 geriausių kombinacijų dalinė koreliacija, pakelta kvadratu (R^2)

Arčiausiai gamyklos esančiame „JV–1“ medyne pušys (3.28 lentelė) priklausančios 1 klasteriui, augo labiausiai įtemptomis konkurencijos sąlygomis. Vidutinė konkurencijos indekso reikšmė buvo lygi 4,43. Pušys, priklausančios klasteriui 3, augo laisviau. Konkurencijos indekso reikšmė buvo šiek tiek mažesnė – 2,53. Mažiausios konkurencijos sąlygomis augo pušys, priklausančios 2 klasteriui. Konkurencijos indekso reikšmė buvo lygi 2,18. Pažymėtina, kad minėti konkurencijos indeksų skirtumai klasteriuose buvo statistiškai reikšmingi (p reikšmė lygi 0,0399).

Konkurencijos indekso reikšmė gerai atspindėjo genetinės grupės medžių dendrometrines ir prieaugio charakteristikas, t. y. konkurencijos indeksui didėjant medžių dendrometriniai parametrai ir prieaugis mažėjo, o medžių lajų defoliacijos laipsnis didėjo. Šie skirtumai buvo statistiškai patikimi.

7 km atstumu nuo gamyklos esančiame tiriamajame medyne „JV–2“ pušys buvo paskirstytos į tris genetines grupes (3.29 lentelė). Mažiausia konkurencinė įtampa buvo būdinga 3 GG (13,27). Didesnė konkurencija buvo būdinga 2 GG (22,51). Didžiausia vidutinė konkurencija buvo nustatyta 1 GG pušims (27,53). Pažymėtina, kad skirtumai tarp GG buvo statistiškai reikšmingi (p reikšmė 0,0046).

Šiame pušyne, kaip ir „JV–1“, konkurencijos indekso reikšmė taip pat gerai atspindėjo genetinės grupės medžių dendrometrines ir prieaugio charakteristikas, t. y. konkurencijos indeksui didėjant medžių dendrometriniai parametrai ir prieaugis mažėjo, o medžių lajų defoliacijos laipsnis didėjo. Šie skirtumai buvo statistiškai patikimi.

3.28 lentelė. Medžių parametrų pasiskirstymas priklausomai nuo genetinių grupių „JV-1“ tiriamajame medyne

Parametras	Klasteris 1			Klasteris 2			Klasteris 3			SSB	SSW	P-reiškė
	Imtis	Vidurkis	Dispersija	Imtis	Vidurkis	Dispersija	Imtis	Vidurkis	Dispersija			
D	9	303,67	2656,25	42	362,88	4550,06	35	360,63	5095,06	27382,77	381034,58	0,0561
H	9	237,00	2038,50	42	254,69	776,61	35	247,83	1061,38	2609,87	84235,95	0,2819
H_L	9	170,67	674,00	42	170,26	430,34	35	169,66	482,11	10,70	39428,00	0,9888
Defoliacija	9	30,56	190,28	41	20,73	44,45	31	21,45	56,99	733,26	5009,95	0,0049
CI_VKF MP60	9	4,43	10,22	42	2,18	2,64	35	2,53	8,02	37,36	462,84	0,0399
ZR_2010-14	2	0,42	0,07	29	1,59	0,51	25	1,32	0,39	3,07	23,67	0,0394
Zr_1997-08	2	0,57	0,01	29	1,68	0,54	25	1,32	0,32	3,54	22,73	0,0216
Zr_1991-96	2	0,53	0,03	29	1,38	0,43	25	1,19	0,37	1,61	20,80	0,1385
Zr_1988-90	2	1,08	0,01	29	2,07	0,95	25	2,06	1,48	1,88	62,14	0,4544
Zr_1978-87	2	0,59	0,02	29	1,00	0,36	25	0,95	0,29	0,33	17,18	0,6075
Zr_1965-77	2	1,04	0,06	29	1,73	0,38	25	1,49	0,33	1,42	18,71	0,1432

Čia: D – skersmens, H – aukščio, H_L – lajos aukščio, F – defoliacijos, CI_VKF MP60 – efektyviausio konkurencijos indekso, Zr – radialiojo prieaugio; SSB – imčių vidurkių skirtumai, SSW – vidinė kvadratų suma.

3.29 lentelė. Medžių parametų pasiskirstymas priklausomai nuo genetinių grupių „JV-2“ tiriamajame medyje

Parametras	Klasteris 1			Klasteris 2			Klasteris 3			SSB	SSW	P-reikšmė
	Imtis	Vidurkis	Dispersija	Imtis	Vidurkis	Dispersija	Imtis	Vidurkis	Dispersija			
D	40	353,63	8088,96	39	378,23	8778,55	48	399,83	4966,06	46596,09	882458,96	0,0412
H	40	268,40	1227,84	39	282,56	1192,36	48	270,44	422,46	4694,70	113051,00	0,0802
H_L	40	188,10	679,89	39	195,69	681,64	48	178,48	711,32	6474,79	85849,89	0,0110
Defoliacija	40	23,50	127,18	39	19,74	57,83	48	17,19	41,39	872,05	9102,75	0,0034
CI_BD_KV MP60	40	27,53	611,78	39	22,51	540,99	48	13,27	144,64	4640,06	51214,74	0,0046
ZR_2010-14	40	1,20	0,28	39	1,36	0,43	48	1,40	0,34	1,04	43,21	0,2304
Zr_1997-08	40	1,23	0,25	39	1,40	0,31	48	1,33	0,31	0,55	36,14	0,3928
Zr_1991-96	40	0,81	0,20	39	0,92	0,22	48	0,88	0,31	0,25	30,56	0,6055
Zr_1988-90	40	1,42	0,42	39	1,50	0,52	48	1,85	0,78	4,65	72,42	0,0211
Zr_1978-87	40	0,92	0,18	39	1,04	0,28	48	1,08	0,36	0,59	34,54	0,3497
Zr_1965-77	40	1,30	0,21	39	1,27	0,20	48	1,46	0,37	0,96	33,52	0,1726

Čia: D – skersmens, H – aukščio, H_L – lajos aukščio, F – defoliacijos, CI_BD_KVMP 60 – efektyviausio konkurencijos indekso, Zr – radialiojo prieaugio; SSB – imčių vidurkių skirtumai, SSW – vidinė kvadratų suma.

3.30 lentelė. Medžių parametrai pasiskirstymas priklausomai nuo genetinių grupių „JV-3“ tiriamajame medyne

Parametras	Klasteris 1			Klasteris 2			Klasteris 3			SSB	SSW	P-reikšmė
	Imtis	Vidurkis	Dispersija	Imtis	Vidurkis	Dispersija	Imtis	Vidurkis	Dispersija			
D	10	396,5	4443,34	46	399,4	5220,96	41	423,4	9448,46	4322,30	652871,83	0,7333
H	11	286,7	507,69	46	271,8	432,59	41	277,1	1256,05	4458,40	74785,44	0,0639
H_L	11	208,9	335,96	46	192,8	415,77	41	187,1	443,66	8074,55	39815,95	0,0002
Defoliacija	10	24,1	29,17	44	18,0	59,55	38	17,5	149,88	273,43	8368,69	0,2391
CI_VKF MP80	11	3,82	5,96	46	3,91	4,99	40	3,64	12,67	0,67	778,41	0,9605
ZR_2009-14	11	0,72	0,16	46	0,83	0,18	41	1,15	0,36	1,07	24,26	0,1292
Zr_1997-08	11	1,02	0,20	46	0,99	0,21	41	1,26	0,42	0,90	28,23	0,2267
Zr_1991-96	11	1,05	0,13	46	1,03	0,26	41	1,18	0,28	0,23	24,19	0,6385
Zr_1988-90	11	1,51	0,37	46	1,49	0,41	41	1,69	0,72	0,95	51,19	0,4160
Zr_1978-87	11	1,12	0,26	46	1,03	0,27	41	1,31	0,45	1,78	32,89	0,0816
Zr_1965-77	11	1,60	0,33	46	1,55	0,23	41	1,78	0,50	1,12	33,73	0,2127
Zr_1955-64	11	1,28	0,42	46	1,26	0,46	41	1,51	0,70	1,42	52,82	0,2812

Čia: D – skersmens, H – aukščio, H_L – lajos aukščio, F – defoliacijos, CI_VKF MP80 – efektyviausio konkurencijos indekso, Zr – radiatiojo prieaugio; SSB – imčių vidurkių skirtumai, SSW – vidinė kvadratų suma.

Labiausiai nuo gamyklos nutolusiame tiriamajame medyne „JV–3“ pušys buvo priskirstytos taip pat į tris GG (3.30 lentelė). Mažiausia konkurencinė įtampa buvo būdinga 3 GG (3,64). Šiek tiek didesnė konkurencija buvo būdinga 1 GG pušims (3,82). Didžiausia konkurencinė įtampa pasižymėjo 2 GG pušys (3,91). Skirtumai pažeistiems pušynams GG išskiriamas nebuvo statistškai reikšmingi (p reikšmė 0,9605). Matyt, dėl šios priežasties konkurencijos indeksas neturėjo reikšmingos įtakos išskirtų grupių dendrometriniams, būklės ir prieaugio parametrams. Mažiausiais dendrometriniais parametrais, prasčiausia būkle ir mažiausiu prieaugiu pasižymėjo pušys augančios vidutinėmis konkurencijos sąlygomis, t. y. GG–1 medžiai.

Apibendrinus būtų galima teigti, kad medyno užterštumo laipsnis išryškino konkurencijos indekso reikšmę išskirtų genetinių grupių pušų dendrometriniams parametrams, prieaugiui ir lajos būklei tik užterštumo paveiktuose medynuose. Medžiai, kurie pasižymėjo mažiausiais dendrometriniais parametrais, blogiausia lajų būkle ir mažiausiu prieaugiu, augo didelės konkurencijos sąlygomis ir priklausė vienai genetinei grupei.

3.4.3. Išskirtų genetinių grupių pušų pasiskirstymas pagal konkurencinio indekso intervalus

Tiriant pušų priskyrimą pagal konkurencinę įtampą išskirtose genetinėse grupėse teršalų įvairiai pažeistuose (JV-1 ir JV-2) ir nepažeistame-kontroliniame (JV-3) pušynuose, išskirti 5 konkurencinės įtampos intervalai, kurie įgalina tiriamuosius medžius suskirstyti į grupes priklausomai nuo konkurencinės įtampos, t. y. nuo praktiškai laisvai augančių (I intervalas) iki užsteltų medžių (V intervalas).

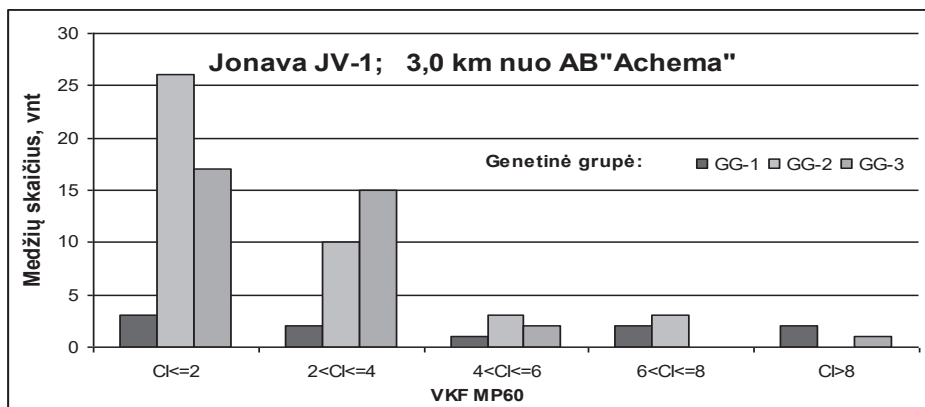
Tiriant išskirtų genetinių grupių pušų pasiskirstymą pagal konkurencijos įtampą, išaiškinti esminiai medžių skaičiaus skirtumai skirtinguose konkurencinės įtampos intervaluose. Tai leido išaiškinti genetinės įvairovės reikšmę medžių atsparumui išgyventi konkurencinį stresą.

Tiriamajame medyne „JV–1“ savo augimo energija išsiskiria 2 genetinė grupė (3.40 pav.). Šios grupės medžių yra daugiausia I konkurenciniame intervale, t. y. tai praktiškai laisvai augantys medžiai. Didėjant medžių konkurencinei įtampai, medžių gyvybingumas reikšmingai mažėja, dėl to jų skaičius jau net silpnos konkurencijos sąlygomis yra reikšmingai sumažėjęs. Toks medžių pasiskirstymas yra analogiškas Dzūkijos kontrolinio pušyno I GG pušų, kurios dėl nesugebėjimo išlikti didelės konkurencijos sąlygomis žūva, medžius paveikiant papildomam lydinčiam streso veiksniumi.

Trečios genetinės grupės medžiai vyrauja antrame ir trečiame konkurenciniame intervale, nors jų randama ir tarp stipriai užsteltų medžių. Tai geriausius parametrus ir būklę

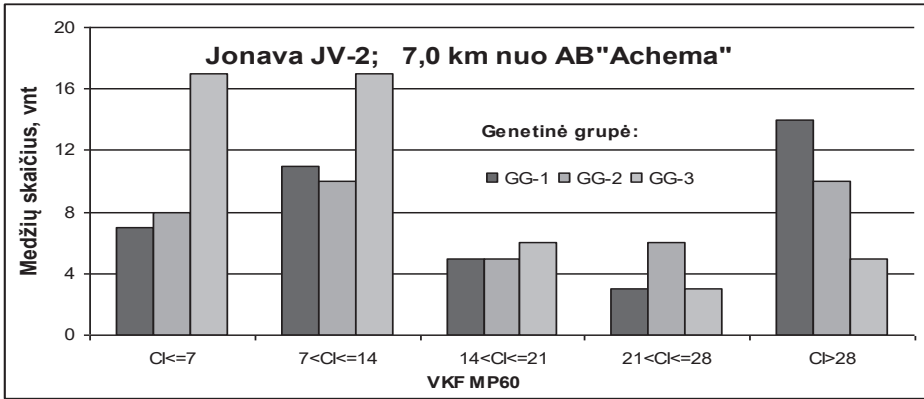
demonstruojančių medžių pasiskirstymas konkurencijos intervalais, kuris buvo būdingas ir spyglius graužiančių vabzdžių pakenktuose pušynuose. *Tai galimai reikšmingas veiksnys identifikuojantys geriausius parametrus demonstruojančias pušis.*

Pirmos genetinės grupės medžių likę tik vos keletas, jie yra išsibarstę per visas konkurencines grupes. Nė viena genetinė grupė neturi dominuojančios padėties įtemptos konkurencijos sąlygomis. Toks medžių pasiskirstymas konkurencijos intervalais nebuvo būdingas kenkėjų pažeistuose pušynuose.



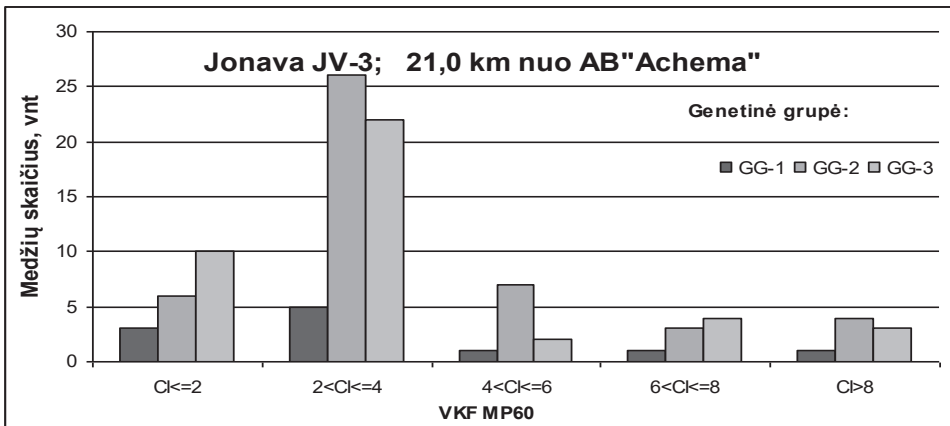
3.40 pav. Genetinių grupių (GG) pušų pasiskirstymas pagal konkurencijos indeksų intervalus „JV-1“ tiriamajame medyne

Tiriamajame medyne „JV-2“ nustatytas 3 genetinės grupės ryškus dominavimas kitų genitinių grupių atžvilgiu pirmoje ir antroje konkurencinėse grupėse (3.41 pav.). Tai vėl gi geriausius parametrus demonstruojančių pušų požymis pušynuose, pažeistuose skirtingais veiksniais. Tačiau šios grupės medžių mažiausiai likę penktoje genetinėje grupėje. Tolygiausiai konkurencinėse grupėse pasiskirstę 2 genetinės grupės medžiai. Jų yra šiek tiek mažiau tarp laisvai augančių medžių. Tačiau jos gana neblogai pakelia įtemptos konkurencijos sąlygas. Pirmos genetinės grupės medžiai šiame tiriamajame medyne išsiskiria savo tolerancija didelėms konkurencijos sąlygoms. Jų yra daugiausia penktoje konkurencinėje grupėje. Šios grupės pušies individus reiktų vertinti kaip likučius medynui pergyvenus nepalankius meteorologinių veiksnių ir užterštumo laikotarpius. Tai blogiausius parametrus demonstruojančios pušys ir jų pasiskirstymas konkurencijos intervalais analogiškas kaip ir intensyviai terštame pušyne. Toks šių medžių pasiskirstymas konkurencijos intervalais iš esmės skiriasi nuo kenkėjų stipriai pažeistų ir blogiausius parametrus demonstruojančių pušų pasiskirstymo.



3.41 pav. Genetinių grupių (GG) pušų pasiskirstymas pagal konkurencijos indeksų intervalus „JV-2“ tiriamajame medyne

Tiriamajame medyne „JV-3“ dominuoja antros genetinės grupės medžiai (3.42 pav.). Jų yra daugiausia 1–3–5 konkurenciniuose intervaluose. Tai rodo jų gebėjimą išsikovoti geresnes augimo sąlygas ir neblogą atsparumą konkurencinei įtampai. Šiek tiek nuo antros grupės atsilieka trečios grupės geriausius parametrus demonstruojančios pušys, nors jų yra daugiausia pirmoje konkurencinėje grupėje. Pirmos genetinės grupės blogiausius parametrus demonstruojančių medžių yra likę tik keletas, jie gana tolygiai pasklidę per konkurencines grupes. Tai nustatytas *specifinis stipriai pažeistų medžių pasiskirstymo pagal konkurencinę įtampą bruožas*. Ši grupė buvo papildomai išskirta, ieškant galimai jautrių taršai ir kitiems nepalankiems veiksniams pušų individų ir toks išskyrimas šiame pušyne pasitvirtino.



3.42 pav. Genetinių grupių (GG) pušų pasiskirstymas pagal konkurencijos indeksų intervalus „JV-3“ tiriamajame kontroliniame medyne

Apibendrinus rezultatus matyti, kad pušys augančios mažiausiomis konkurencijos sąlygomis, pasižymėjo didžiausiais dendrometriniais parametrais, geriausia būkle ir prieaugiu, priklausė vienai genetinės įvairovės grupei.

Geriausiais dendrometriniais parametrais, didžiausiu prieaugiu ir geriausia būkle pasižyminčios pušys dažniausiai skirtingų stresorių pažeistuose medynuose auga silpnos ir vidutinės konkurencijos sąlygomis, nors jų pavieniai randama ir tarp stipriai užsteltų medžių. ***Tai galimai reikšmingas veiksnys identifikuojantis geriausius parametrus demonstruojančias pušis taršos pažeistuose pušynuose.***

Blogiausiais dendrometriniais parametrais, mažiausiu prieaugiu ir blogiausia lajos būkle pasižyminčios pušys teršalų įvairiai pažeistuose medynuose sugeba išgyventi įvairiomis konkurencijos sąlygomis. Tai išaiškintas ***specifinis stipriai pažeistų medžių pasiskirstymo pagal konkurencinę įtampą bruožas taršos pažeistuose pušynuose.***

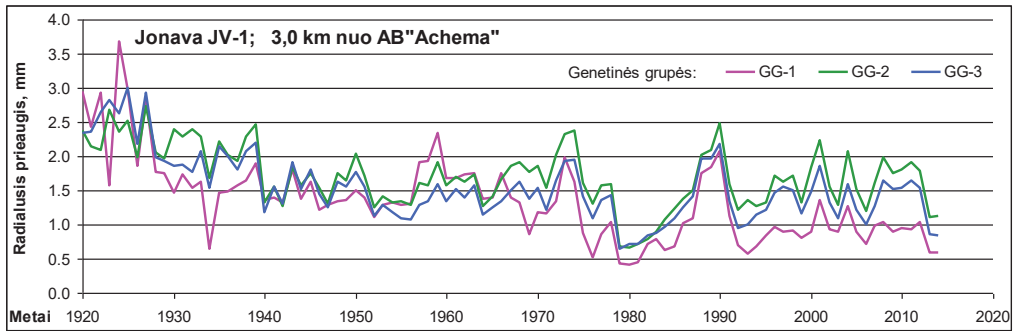
3.4.4. Pušų augimo ypatumai išgyvenant stresą

Išanalizuotas pušų, kurių DNR polimorfizmas buvo tirtas, kamienų radialusis prieaugis. Sudarytos prieaugio sekos pušų, priklausančių vienai genetinei grupei. Norėdami išaiškinti, kurios genetinės grupės pušys žūsta ar iškertamos sanitariniais kirtimais po streso poveikio, tyrėme papildomai po vieną genetinę grupę arčiausiai ir toliausiai nuo gamyklos nutolusiuose objektuose. Mūsų manymu, tai turėjo būti tos grupės likučiai, kurių individai žuvo streso metu ir kurios išskyrimas dabartiniu laikotarpiu yra nereikšmingas dėl nepakankamo individų skaičiaus. Išaiškintos prieaugio sekos pateiktos (3.43 pav., 3.44 pav., 3.45 pav.).

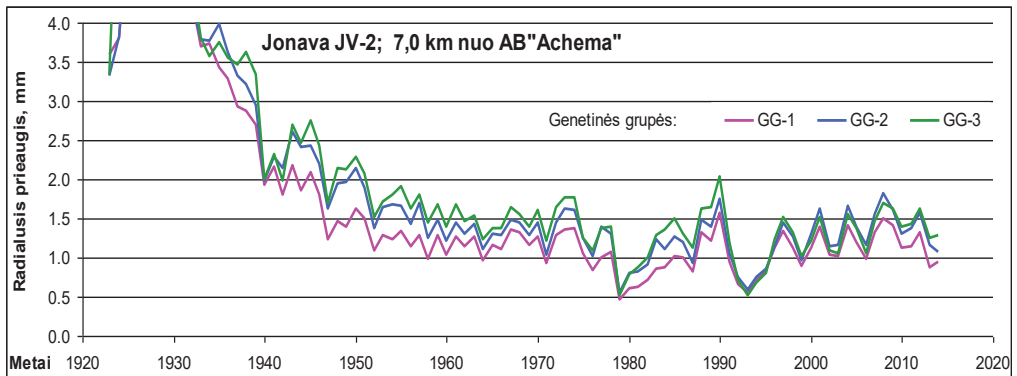
Išskirtų genetinių grupių pušų, kurių konkurencijos indeksas buvo mažiausias, pasižymėjo didžiausiais dendrometriniais parametrais, kamieno radialiojo prieaugio vertėmis bei mažiausiu lajų defoliacijos (3.28–3.30 lentelės ir 3.43–3.45 pav.) laipsniu.

Arčiausiai gamyklos augančiame pušyne taršos poveikis reikšmingiausiai diferencijavo pušis pagal dendrometrinius parametrus ir prieaugį. Jau nuo gamyklos veiklos pradžios (1967 m.) stebimas prasčiausių medžių prieaugio sumažėjimas, kuris ypač išryškėjo po šalotos 1979 m. žiemos ir intensyvių sausrų 1992 ir 1994 m.

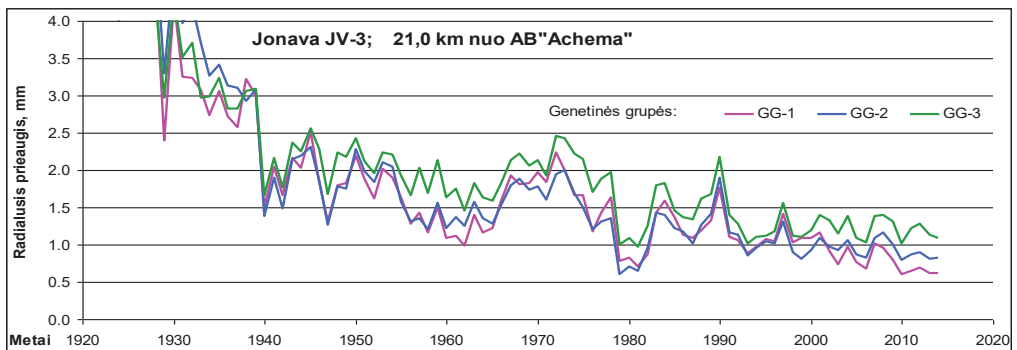
Pirmos GG pušų prieaugis jau nuo gamyklos veiklos pradžios, t. y. nuo 1965 m. reikšmingai sumažėjęs, kas įgalina teigti, kad būtent šie medžiai pasižymi ypač dideliu jautrumu teršalams.



3.43 pav. Atskirų genetinių grupių pušų augimas skirtingu atstumu nuo AB „Achema“



3.44 pav. Atskirų genetinių grupių pušų augimas skirtingu atstumu nuo AB „Achema“



3.45 pav. Atskirų genetinių grupių pušų augimas skirtingu atstumu nuo AB „Achema“

Likusių genetinių grupių medžių prieaugis yra kur kas didesnis, o ypač sveikiausios II genetinės grupės pušų, kurios pasižymėjo mažiausiu konkurencijos indeksu, didžiausiais dendrometriniais parametrais ir geriausia medžių lajų būkle. Pastaruoju laikotarpiu stebima prieaugio didėjimo tendencija, kurią lėmė ne tik šiltėjantis klimatas, bet ir likęs pušyno didesnis užterštumas azoto junginiais, pastaruoju laikotarpiu veikiantis jau ne kaip teršalas, o kaip trąša.

Antrajame tiriamajame medyne, nutolusiame 7 km nuo AB „Achema“, medžių prieaugio diferenciacija pagal genetines grupes nėra taip aiškiai išreikšta kaip JV–1 medyne. Išskirtinis bruožas – sveikiausių ir stambiausių pušų radialusis prieaugis praktiškai per visą jų augimo laikotarpį buvo didžiausias, palyginti su kitų genetinių grupių medžių prieaugiu. Todėl darytina išvada, kad šiame medyne taršos poveikis turėjo būti mažesnis negu pirmajame. Tai patvirtina ir mažiausių parametrų pušų prieaugis, kurio sumažėjimas nėra toks reikšmingas kaip JV–1 pušyne. Šio medyno pušų prieaugio sekoje išsiskiria 1992–1994 m. laikotarpis, kai buvo registruojama viena intensyviausių sausrų per visą pušų augimo laikotarpį. Tai taip pat leidžia daryti išvadą, kad meteorologiniai veiksniai buvo reikšmingesnis šio medyno pušims negu besikeičianti užterštumo laipsnis.

Trečio medyno pušų prieaugis panašus kaip ir antrojo JV–2 medyno. Stambiausių pušų intensyvesnis prieaugis formuotis pradėjo dar gerokai anksčiau, nei pradėjo veikti AB „Achema“. Mažiausių parametrų ir blogiausios būklės medžių prieaugio sumažėjimas pradėtas registruoti praktiškai tik nuo 2000-ųjų metų. Toks prieaugio formavimasis taip pat leidžia teigti, kad taršos poveikis šiame medyne buvo minimalus, o prieaugis formuojasi pagal visus sąlygiškai neužterštoje aplinkoje augančių pušų prieaugio formavimosi dėsniumus, t. y. amžiui didėjant kamienų radialusis prieaugis palaipsniui mažėja.

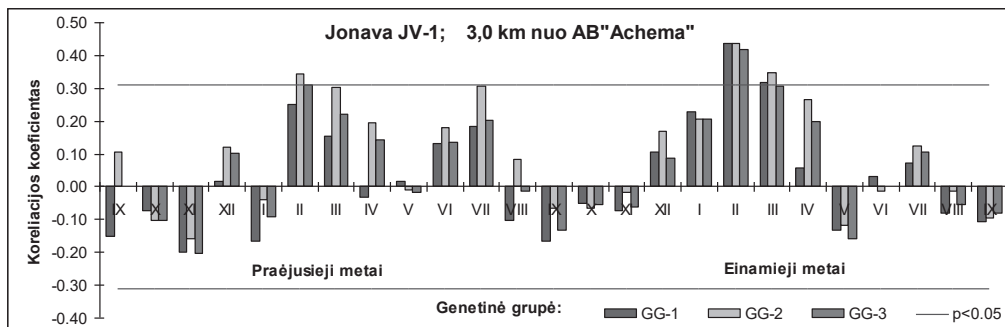
Apibendrinus medžių augimo reakcijas į besikeičiantį užterštumo lygį, nustatyta, kad užterštumas stipriai galėjo sąlygoti tik JV–1 tiriamajame medyne augančias pušis. Šis poveikis JV–2 pušyne buvo silpnesnis, o kontroliniame trečiame JV–3 pušyne buvo mažiausias.

Išskirtinai sumažėjęs prieaugis artimiausiai gamyklos augančių I genetinės grupės pušų ir padidėjęs prieaugis III genetinės grupės pušų visuose medynuose gali būt aiškinamas jų genetinės įvairovės rodiklių skirtumais.

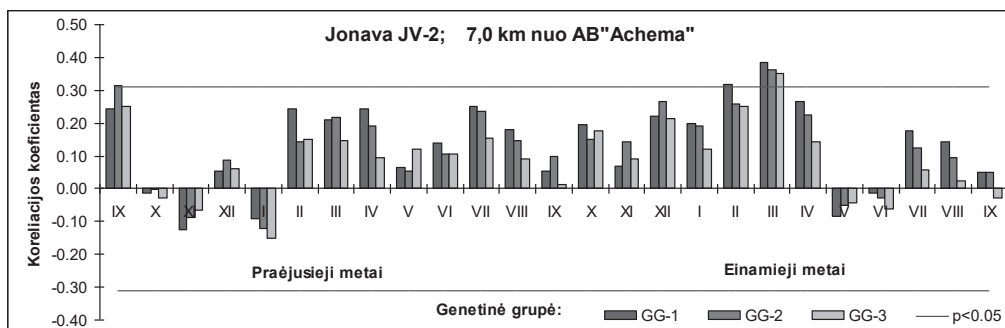
3.4.5. Meteorologinių veiksnių poveikis įvairių genetinių grupių pušų radialiajam prieaugiui

Genetinės įvairovės reikšmės pušims išgyvenusiems stresą tyrimuose pagrindinis dėmesys buvo skirtas meteorologinių veiksnių poveikiui jų kamienų prieaugiui į skersmenį. Mėnesių vidutinės temperatūros poveikis, pavaizduotas 3.46 paveiksle. Išaiškintas panašus dėsniumas kaip ir kituose pušynuose, t. y. taršos pažeistuose medynuose, stambesnės, didesnį prieaugį demonstruojančios ir geresnė būkle pasižyminčios pušys dažniausiai priklauso tai pačiai genetinei grupei. Šios pušys yra labai jautrios žiemos šalčiui ir ankstyvoms šalnoms pavasarį. Net dviejų sezonų vasario–kovo mėnesių vidutinė temperatūra reikšmingai sąlygoja šių pušų prieaugį. Arti reikšmingumo lygmens yra ir balandžio mėnesio temperatūros poveikis. Šių

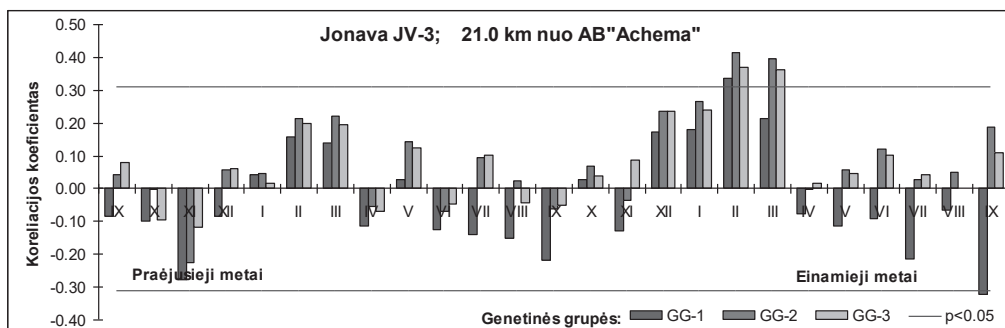
mėnesių temperatūrai didėjant sveikiausių ir didžiausių parametų pušų prieaugis taip pat didėja. Išaiškintas reikšmingas ir praėjusio sezono liepos mėnesio teigiamas temperatūros poveikis geriausių medžių (GG-2 grupės) prieaugiui.



A



B



C

3.46 pav. Mėnesio vidutinės temperatūros poveikis įvairioms genetinėms grupėms medyne priklausančių pušų kamieno skerspločių prieaugiui Jonavos AB „Achema“ gamyklos veiklos laikotarpiu, A – 3 km, B – 7 km ir C – 21 km nuo AB „Achema“ gamyklos nutolę medynai

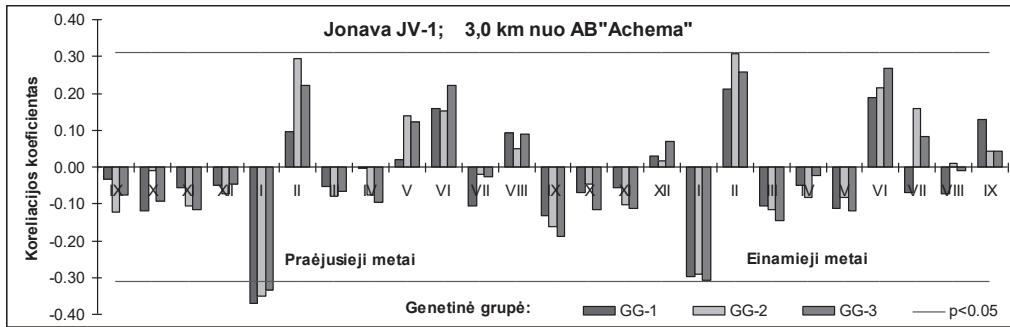
Išskirtinis GG–1 prasčiausių parametru pušų didesnę prieaugį sąlygojantis veiksnys – šiltas ankstyvas pavasaris, t. y. aukštesnės šių mėnesių vidutinės temperatūros. Paminėtina tai, kad šių medžių prieaugį silpniau sąlygoja tie meteorologiniai veiksniai, kurie reikšmingai paveikė sveikiausių pušų prieaugį, ypač balandžio mėn. vidutinė temperatūra.

Temperatūrų poveikis JV–2 medyno pušims išreikštas vienodžiau. Šiame pušyne praktiškai visų mėnesių oro temperatūra teigiamai sąlygoja pušų prieaugį. Tai rezultatai, kurie gerai sutampa su rezultatais gautais Aukštaitijos NP pušynuose (Augustaitis et al., 2018). Tačiau priešingai negu JV–1 pušyne, JV–2 prasčiausių pušų prieaugį oro temperatūra veikia reikšmingiau negu kitų genetinių grupių prieaugį. Didžiausiu reikšmingumu išsiskiria teigiamas einamųjų metų *vasario–kovo mėnesių oro temperatūros poveikis, kuris gali būti traktuojama, kaip specifinė stipriai pažeistų medžių reakcija į šiltėjančius ankstyvo pavasario mėnesius.*

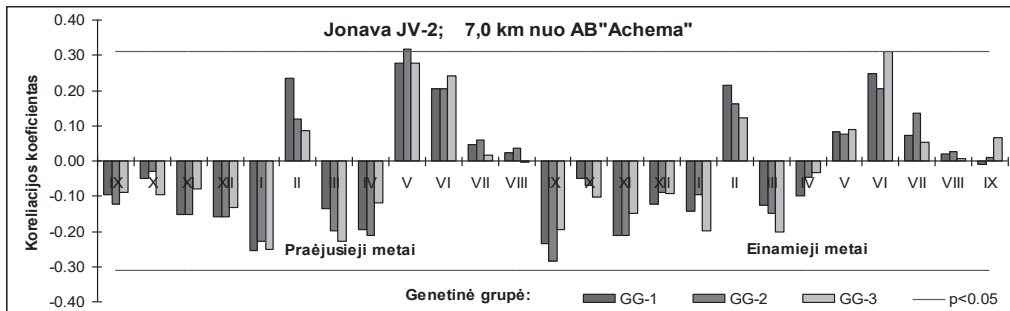
Iš esmės skiriasi trečiajame medyne JV–3 GG–3 pušų prieaugį sąlygojančių veiksnių poveikis. Jei šaltojo laikotarpio mėnesių aukštesnė oro temperatūra teigiamai veikė metų prieaugį, tai karšties vegetacijos laikotarpiu šių medžių radialųjį prieaugį, nors dar nereikšmingai, tačiau mažino ir ypač prasčiausios būklės ir dendrometrinių parametru pušų. *Tai nauja pušų reakcija į kylančią birželio–rugpjūčio mėnesių temperatūrą Lietuvoje.* Likusių genetinių grupių pušų prieaugį sąlygoja tie patys veiksniai kaip ir JV–1 ir JV–2 pušynuose, t. y. nustatytas teigiamas aukštesnių temperatūrų poveikis gruodžio–kovo mėnesių laikotarpiu.

Kritulių poveikis (3.47 pav.) medžių prieaugiui buvo kur kas mažesnis. Šie rezultatai gerai sutampa taip pat su ankstesniais rezultatais, gautais tiriant pušų prieaugį įvairaus užterštumo Lietuvos teritorijose (Augustaitis et al., 2018; Juknys et al., 2003). Geriausios būklės ir didžiausių dendrometrinių parametru pušų prieaugį teigiamai sąlygojo vasario gegužės–birželio mėnesių kritulių kiekis tiek praėjusiais, tiek ir einamaisiais metais. Šis poveikis buvo dažniausiai arti reikšmingo ribos arba reikšmingas.

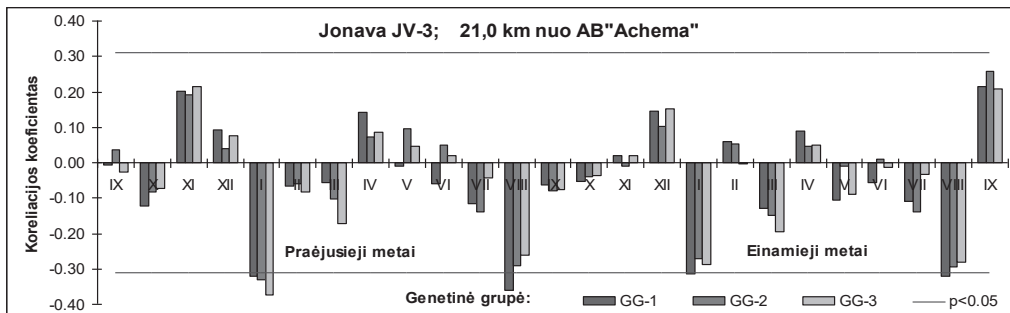
Priešingi rezultatai gauti JV–3 tiriamajame medyne kur kritulių poveikis turėjo neigiamą poveikį. Vertinant šį rezultatą sunku būtų remiantis medžių ekofiziologinėmis reakcijomis į aplinkos kaitą ir jį paaiškinti, taip pat kaip ir jokio poveikio nebuvimą vegetacijos laikotarpiu. Taršos pažeistuose pušynuose reikšmingu ar arti reikšmingumo lygmuo išlieka teigiamas birželio mėnesio kritulių poveikis.



A



B



C

3.47 pav. Mėnesio kritulių kiekio poveikis įvairioms genetinėms grupėms medyne priklausančių pušų kamieno skerspločių prieaugiui Jonavos AB „Achema“ gamyklos veiklos laikotarpiu. A – 3 km, B – 7 km ir C – 21 km nuo AB „Achema“ gamyklos nutolę medynai

Apibendrinus gautus rezultatus galima teigti, kad oro temperatūros teigiamas poveikis ateiityje turėtų didinti AB „Achema“ poveikio zonoje augančių pušų prieaugį. Šiltėjanti šaltojo laikotarpio pabaiga ir vegetacijos pradžia užtikrintų šių medynų tvarų vystymąsi ateityje. Kylanti vegetacijos laikotarpio mėnesių vidutinė temperatūra taip pat daugeliu atvejų didintų pušų prieaugį, išskyrus tik JV–3 tiriamajame medyne GG–3 grupės prasčiausiais parametrais

pasižyminčių pušų prieaugį. Šios pušys, matyt, ir lėmė, kad daugelį metų šio pušyno būklė buvo artima labiausiai teršiamų pušynų būklei. Todėl išskirtų grupių genetinės įvairovės rodiklių analizė turėtų leisti paaiškinti tokią pušų reakciją į aplinkos pokyčius.

3.4.6. Tirtų genetinių klasterių dendrometrinių rodiklių ir genetinės įvairovės rodiklių sąsajos

Stipriausiai taršos paveikto JV1 medyno genetinių klasterių genetinės įvairovės rodiklių palyginimas parodė, kad GG–1 (mažiausias pagal medžių skaičių) pasižymėjo mažesniu alelių skaičiumi bet didesniu stebimu heterozigotiškumu bei mažesniu lauktino inbrydingo laipsniu (3.31 lentelė). Ši grupė medžių dėl savo mažiausio efektyvių alelių skaičiaus pasižymėjo mažiausiu atsparumu aplinkos veiksniams, ką rodė šios grupės medžių mažiausi dendrometriniai parametrai ir mažiausias kamieno radialusis prieaugis. Nepalankūs aplinkos veiksniai: užterštumo lygis, konkurencija, sausros bei šalčio ir karščio bangos intensyviausiai mažino šių medžių prieaugį ir blogino jų lajų būklę.

3.31 lentelė. Tirtų medynų atskirų genetinių klasterių genetinės įvairovės rodikliai

Medynas gen. grupė	N	Na	Ne	I	Ho	He	uHe	F _{IS}
Jv1/1	14	6,42	4,03	1,28	0,61	0,57	0,59	-0,07
		1,32	0,94	0,24	0,10	0,09	0,09	0,04
Jv1/2	62	8,17	4,48	1,29	0,53	0,55	0,55	0,03
		1,95	1,26	0,27	0,10	0,10	0,10	0,03
Jv1/3	66	8,92	4,12	1,27	0,54	0,53	0,54	0,00
		2,29	1,09	0,27	0,10	0,10	0,10	0,04
Jv2/1	42	7,92	3,50	1,26	0,59	0,55	0,56	-0,07
		1,67	0,67	0,23	0,09	0,09	0,09	0,03
Jv2/2	48	9,17	4,75	1,30	0,51	0,53	0,54	0,03
		2,29	1,51	0,29	0,10	0,10	0,10	0,04
Jv2/3	58	8,92	3,15	1,17	0,55	0,50	0,51	-0,09
		2,10	0,76	0,24	0,10	0,09	0,09	0,03
Jv3/1	14	6,50	4,12	1,31	0,60	0,58	0,60	-0,01
		1,35	0,98	0,23	0,09	0,09	0,09	0,05
Jv3/2	59	8,25	4,45	1,26	0,53	0,53	0,54	0,03
		2,22	1,34	0,27	0,10	0,10	0,10	0,04
Jv3/3	57	8,92	4,82	1,31	0,55	0,54	0,55	-0,01
		2,21	1,57	0,28	0,10	0,10	0,10	0,02

N – medžių skaičius

Na = skirtingų alelių skaičius (multilokusinis vidurkis ir suma, taip retų alelių skaičius).

Ne = efektyvių alelių skaičius = $1 / (\text{Suma } p_i^2)$

I = Shannon informatyvumo rodiklis = $-1 * \text{Suma } (p_i * \ln(p_i))$

Ho = realusis heterozigotiškumas = heterozigotų skaičius / *N* (bendro individų skaičiaus).

He = laukiamas heterozigotiškumas = $1 - \text{Suma } p_i^2$

uHe = imties dydžiui pritaikytas laukiamas heterozigotiškumas = $(2N / (2N-1)) * He$

F_{IS} = lauktinas inbrydingas = $(He - Ho) / He = 1 - (Ho / He)$

Antrojo tiriamojo medyno JV–2 prasčiausi dendrometriniai parametrai ir mažiausias kamieno prieaugis buvo būdingas taip pat pirmai GG–1 grupei, kuri pasižymėjo irgi mažiausiu alelių skaičiumi ir didžiausiu laukiamu heterozigotiškumu.

Trečiojo medyno GG–1 medžiai taip pat pasižymėjo mažiausiais dendrometriniais parametrais, kamieno prieaugiu bei blogiausia lajos būkle. Šių medžių skirtingų ir efektyvių alelių skaičius buvo mažiausias, o lauktinas heterozigotiškumas didžiausias.

Geriausios būklės ir didžiausių parametrų medžiams buvo būdingas didžiausias skaičius skirtingų ar efektyvių alelių, kai kuriais atvejais didesnis Shannon įvairovės indeksas, bet mažesnis heterozigotiškumas palyginti su prasčiausios genetinės grupės pušų įvairovės rodikliais.

Taigi galima teigti, kad medžio reakcijos į aplinkos kaitą, įskaitant meteorologinius veiksnius, aplinkos užterštumą ir konkurenciją, reikšmingai priklauso nuo medžių genetinės įvairovės rodiklių, pirmiausia nuo alelių skaičiaus ir heterozigotiškumo.

3.5. Įvairių paprastosios pušies populiacijų ir medynų skirtingų genetinių grupių pušų būklės ir produktyvumo pokyčių dėsningumai globalios kaitos (meteorologinės, taršos, kenkėjų invazijos) sąlygomis

Siekiant pagrindinio darbo tikslo apibendrinome kiekvieno išsikelto uždavinio gautus rezultatus.

1 uždavinys: Nustatyti paprastosios pušies rytinio paplitimo arealo populiacijų prisitaikymo prie Vidurio Lietuvos intensyviai besikeičiančių meteorologinių sąlygų ypatumus.

Vidurio Lietuvos klimatinės sąlygos turėtų būti palankios pušims, atstovaujančioms kiek į šiaurę nutolusioms populiacijoms (teigiamas liepos mėnesio temperatūros ir liepos mėnesio kritulių poveikis), tiek ir į rytus nutolusioms populiacijoms (teigiamas sausio–kovo mėn. vidutinės temperatūros poveikis). Tačiau dėl mažo produktyvumo rodiklio ir prastos medžių lajų būklės populiacijos iš šiaurinių ir rytinių regionų turėtų būti mažiau tinkamos ateities medynams formuoti. Gauti rezultatai galėtų sudaryti teorinį pagrindą auginant didesnio produktyvumo ir atsparumo nepalankiems veiksniams ateities pušynus Lietuvoje.

Įvertinus 44 geografinių populiacijų vidutinius stiebų dendrometrinius parametrus, pagal rodiklių artumą ir kintamumą išskirtos keturios populiacijų grupės. Nustatyta, kad pietvakarinės populiacijos geriausiai adaptavosi prie Lietuvos klimato ir sėkmingai augo naujame areale. Įvertinus medžių lajų būklę nustatyta, kad mažiausiais parametrais ir blogiausia būkle išsiskyrė šiaurinės populiacijos. Bloga lajų būklė statistškai patikimai apibūdino geografinę kilmę –

perkėlimas šiaurės–pietų kryptimi. *Pagal atliktą lajų būklės tyrimą nustatyta, kad tinkamiausios introdukcijai populiacijos iš pietinių ir netolimųjų pietvakarinių regionų. Didžiausią metinį prieaugį demonstravo populiacijos, kurių kilmė pateko į platumos viduriniąją zoną ir į ilgumos vakariniąją zoną.* Kilmės vietos įtaka buvo reikšminga vidutiniams medynų produktyvumo rodikliams. Didėjant platumos reikšmėms vidutinis aukštis, skerspločių suma ir tūris viename ha mažėjo tendencingai. Kilmės vietos ilgumos reikšmė lėmė tokį patį vidutinio aukščio ir tūrio ha mažėjimą, išskyrus skerspločių sumą, kuriai ilgumos reikšmė neturėjo jokios įtakos.

Praėjusio sezono gegužės mėnesio, einamųjų metų rugsėjo–gruodžio ir birželio–liepos mėnesių vidutinė temperatūra kartu su praėjusio sezono sausio ir einamojo sezono birželio, rugpjūčio ir rugsėjo mėnesių kritulių suma paaiškino net iki 76 % visų tirtų populiacijų pušų kamienų radialiojo prieaugio kintamumą. *Meteorologiniai veiksniai reikšmingiau sąlygojo vakarinių vidurinių ir pietinių populiacijų pušų prieaugį, tuo tarpu šių meteorologinių veiksnių kompleksiškas poveikis tiek šiaurinėms, tiek ir rytinėms populiacijoms buvo mažiausiai reikšmingas. Tai blogai prisitaikiusių prie aplinkos sąlygų paprastosios pušies populiacijų požymis.*

Išskirtinis mažiausią produktyvumą ir blogiausią būklę demonstruojančių populiacijų pušų prieaugį sąlygojančių veiksnių bruožai yra: a – karštos vasaros teigiamai sąlygoja šiaurinių populiacijų prieaugį, tuo tarpu rytinių – neigiamai; b – didesnis drėgmės kiekis labiausiai reikalingas šiaurinių populiacijų pušims augti.

2 uždavinys: Nustatyti Lietuvos šiaurės rytinės dalies pušies populiacijos genetiškai panašiu grupių pušų reakciją pagal lajų būklės ir stiebo radialaus prieaugio pokyčius į besikeičiančias aplinkos sąlygas

Konkurencijos įtaka yra viena svarbiausių formuojantis pušų medynams. Konkurencijos indeksas, paremtas medžio lajos plotu ir atstumu iki kito medžio, geriausiai apibūdino kamieno skerspločio prieaugio kaitą tarp visų tyrinėtų konkurencijos indeksų. Tačiau ir medžių genomas turi reikšmingos įtakos medžio fenotipo formavimosi procese. *Sveikesnės, didesnių parametrų pušys, pasižyminčios didesniu prieaugiu bei didesne laja, ne tik kad patiria mažesnę konkurencinę įtampą, bet ir dažniausiai priklauso vienai genetinei grupei, kaip ir tie medžiai, kurių būklė ir dendrometriniai rodikliai buvo prasčiausi. Selekcinės atrankos būdu atrinkus tokių individų palikuonis būtų galima tikėtis auginti ateities Lietuvoje sveikesnius ir produktyvesnius pušynus.*

Dviejų sezonų sausio, balandžio mėnesio bei einamųjų metų birželio – rugpjūčio mėnesių vidutinė temperatūra lėmė medžių, atstovaujančių skirtingoms genetinėms grupėms Aukštaitijos NP pusamžiamė pušyne, augimo intensyvumo skirtumus.

Temperatūros poveikis prieaugiui buvo stipresnis nei kritulių, kuris tik išimtiniais atvejais siekė reikšmingumo lygmenį ($p < 0,05$). ***Geriausios būklės ir produktyviausių medžių augimui nustatytas reikšmingiausias teigiamas ankstyvo pavasario ir vidurio vasaros mėnesių bei mažiausiai reikšmingas neigiamas birželio mėnesio vidutinių temperatūrų poveikis.*** Blogiausios būklės ir prasčiausioms pušims – priešingai: mažiausiai reikšmingas teigiamas ankstyvo pavasario ir vidurio vasaros mėnesių bei labiausiai reikšmingas neigiamas birželio mėnesio vidutinių temperatūrų poveikis. ***Tai išskirtinės šių genetinių grupių pušų reakcijos,*** informuojančios apie jų prisitaikymo prie besikeičiančio klimato laipsnį.

Vis dėlto gauseni einamųjų metų krituliai medžių ramybės būsenos metu nuo gruodžio iki vasario ir praeitų dviejų vegetacijos laikotarpių – nuo gegužės iki rugpjūčio mėnesių, lėmė spartesnį visų GG grupių medžių augimą, tuo tarpu gauseni krituliai rugsėjo ir lapkričio mėnesiais jį slopino. Tai tipiška pušų reakcija į meteorologinių veiksnių poveikį šiaurės rytiniame Lietuvos regione.

Nustatytas neigiamas amonio ir teigiamas nitratų kiekio poveikis prieaugiui pasireiškė visoms pušims, atstovaujančioms visoms išskirtoms genetinėms grupėms, tik geriausių medžių grupėje šis poveikis buvo reikšmingiausias, o prasčiausių – nereikšmingas.

Medžių genomo įtaka sąlygiškai natūraliame pušyne, augančiame sąlygiškai švarioje aplinkoje, buvo mažiausiai reikšminga jų kamienų metiniam prieaugiui formuotis.

Natūraliame ir sąlygiškai švarioje aplinkoje augančiame pušyne ***sveikiausios ir didžiausios dendrometrinius parametrus bei intensyviausių prieaugį demonstruojančios pušys pasižymėjo didžiausiu skirtingų alelių skaičiumi ir Shannon įvairovės indeksu, kas, matyt, sąlygojo jų didžiausią heterozigotiškumą bei mažiausią inbrydingą.***

3 uždavinys: Nustatyti skirtingų genetiškai giminingų paprastosios pušies individų grupių reakciją į spyglius graužiančių kenkėjų padarytą žalą.

Kenkėjai pasirinko medyną, kuriame augantys medžiai buvo mažiau gyvybingi dėl didesnio inbrydingo laipsnio. Pušų populiacija, išgyvenusi spyglius graužiančių kenkėjų invaziją, išlieka genetiškai įvairi, o pavienės žūstančios pušys gali būti didesnės konkurencinės kovos rezultatas. ***Medžių konkurencinė įtampa turi kur kas didesnę reikšmę jų dendrometriniams parametrams ir lajų būklei nei jų genetinės įvairovės rodikliai.***

Išaiškinta tendencija – pažeisti medžiai vegetacijos laikotarpiu pasidaro neatsparūs aukštai temperatūrai ir sausroms. Tai leidžia daryti apibendrinančią išvadą, kad ***aukšti genetinės***

įvairovės rodikliai didina pušų atsparumą kenkėjams bei nepalankiems meteorologiniams veiksniams, dėl ko galiausiai tokios pušys pasižymi aukštu produktyvumo lygiu bei gera lajos būkle.

Dendrochronologinė tirtų pušų prieaugio analizė parodė, kad iš esmės nėra galimybės identifikuoti tokios pušų genetinės grupės, kuri streso metu žūtų dėl nepalankių aplinkos sąlygų.

4 uždavinys: Nustatyti paprastosios pušies genetiškai panašių medžių grupių reakciją į teršalų (azoto ir sieros dioksido) poveikį.

Medžio reakcijos į aplinkos kaitą, įskaitant meteorologinius veiksnius, aplinkos užterštumą ir konkurenciją, priklauso nuo medžių genetinės įvairovės rodiklių, pirmiausia nuo alelių skaičiaus ir heterozigotiškumo. Lauktinas heterozigotiškumo padidėjimas dėl pušų nepakankamo prisitaikymo augti užterštoje aplinkoje arba dėl intensyvių giminystės ryšių, mažesnio alelių dažnio homogeniškumo ir mažesnės alelinės įvairovės AB „Achema“ poveikio zonoje augančiuose pušynuose nepasitvirtino.

Karštis vegetacijos laikotarpiu turėjo tendenciją neigiamai sąlygoti pažeistų, mažiausių dendrometrinių parametrų ir prasčiausios būklės pušų radialųjį prieaugį. Tai nauja pušų reakcija į kylančią birželio–rugpjūčio mėnesių temperatūrą Lietuvoje.

Taršos pažeistuose pušynuose reikšmingu ar arti reikšmingumo lygmens išliko teigiamas birželio mėnesio kritulių poveikis. *Pušys, augančios mažiausiomis konkurencijos sąlygomis, pasižymėjo didžiausiais dendrometriniais parametrais, geriausia būkle ir prieaugiu, priklausė vienai genetinės įvairovės grupei.* Šių medžių daugiausia buvo mažos konkurencinės įtampos grupėse. Medžiai, kurie pasižymėjo mažiausiais dendrometriniais parametrais, blogiausia lajų būkle ir mažiausiu prieaugiu augo didelės konkurencijos sąlygomis ir priklausė vienai genetinei grupei.

Tik didelis medyno užterštumo laipsnis išryškino konkurencijos indekso reikšmingą įtaką išskirtų genitinių grupių pušų dendrometriniams parametrams, prieaugiui ir lajos būklei. Užterštumas reikšmingai galėjo sąlygoti tik JV-1 tiriamajame medyne augančias pušis. Šis poveikis JV-2 pušyne buvo silpnesnis, o kontroliniame trečiame JV-3 pušyne taršos poveikis buvo mažiausias.

5 uždavinys: Įvertinti paprastosios pušies genetiškai panašių medžių grupių reakcija į aplinkos kaita.

Apibendrinus gautus rezultatus galima teigti, kad

- konkurencijos įtaka yra viena svarbiausių formuojantis pušų medynams. Tačiau ir medžių genomai turi reikšmingos įtakos medžio fenotipo formavimosi procese. Sveikesnės, didesnių parametrų pušys, pasižyminčios didesniu prieaugiu bei didesne laja, ne tik kad patiria mažesnę konkurencinę įtampą, bet ir dažniausiai priklauso vienai genetinei grupei. Selekcinės atrankos būdu atrinkus tokių individų palikuonis būtų galima tikėtis auginti ateities Lietuvoje sveikesnius ir produktyvesnius pušynus.
- Dviejų sezonų sausio, balandžio mėnesio bei einamųjų metų birželio–rugpjūčio mėnesių vidutinė temperatūra lėmė medžių, atstovaujančių skirtingoms genetinėms grupėms Aukštaitijos NP pusamžiam sąlygiškai natūraliame pušyne, augimo intensyvumo skirtumus. Temperatūros poveikis prieaugiui buvo stipresnis nei kritulių, kuris tik išimtiniais atvejais siekė reikšmingumo lygmenį ($p < 0,05$).
- Medyno užterštumo laipsnis išryškino konkurencijos indekso reikšmę išskirtų genetinių grupių pušų dendrometriniams parametrų, prieaugiui ir lajos būklei tik užterštumo intensyviai paveiktuose medynuose. Medžiai, kurie pasižymėjo mažiausiais dendrometriniais parametrais, blogiausia lajų būkle ir mažiausiu prieaugiu, augo didelės konkurencijos sąlygomis ir priklausė vienai genetinei grupei.
- Aplinkos užterštumo laipsnis nepakeitė pagrindinio atskleisto dėsningo: pušys augančios mažiausiomis konkurencijos sąlygomis, pasižymėjo didžiausiais dendrometriniais parametrais, geriausia būkle ir prieaugiu, priklausė vienai genetinei grupei.

IŠVADOS

Išvada dėl mokslinės hipotezės

Individai, atstovaujantys skirtingoms paprastosios pušies populiacijų kilmėms ar skirtingoms genetinėms grupėms, pasižymi skirtingomis reakcijomis į aplinkos veiksnių kaitą. Medžių reakcijos į aplinkos kaitą, įskaitant meteorologinius veiksnius, aplinkos užterštumą ir konkurenciją, reikšmingai priklauso nuo medžių genetinės įvairovės rodiklių, pirmiausia nuo alelių skaičiaus ir heterozigotiškumo

Išvados dėl hipotezių pagrįstumo

Hipotezė	Atsakymas
H1. Paprastosios pušies populiacijų kilmės geografinės padėties pietų–šiaurės kaitos gradientas Vidurio Lietuvos sąlygomis yra reikšmingesnis šių populiacijų vidutinių dendrometrinių parametrų ir būklės kaitai negu populiacijų kilmės geografinės padėties rytų–vakarų kaitos gradientas.	PATVIRTINTA dendrometrinių ir būklės parametrų kaitą labiau sąlygoja pietų–šiaurės gradientas, nei rytų–vakarų kaitos gradientas
H2. Atskirų Lietuvos pušies populiacijų genetiškai panašių grupių reakcijos į besikeičiančias aplinkos sąlygas yra panašios (būklė, prieaugis).	PATVIRTINTA <i>Sveikesnės, didesnių parametrų pušys, pasižymintios didesniu prieaugiu bei didesne laja, ne tik kad patiria mažesnę konkurencinę įtampą, bet ir dažniausiai priklauso vienai genetinei grupei, kaip ir tie medžiai, kurių būklė ir dendrometriniai rodikliai buvo prasčiausi.</i>
H3. Skirtingų genetiškai giminingų paprastosios pušies individų grupių reakcija į spyglius graužiančių kenkėjų padarytą žalą yra nevienoda.	PATVIRTINTA <i>Kompleksinė genetinės įvairovės, konkurencijos ir meteorologinių veiksnių sąveika lemia skirtingas reakcijas genetinėse grupėse.</i>
H4. Paprastosios pušies medynų, augančių AB „Achema“ poveikio zonoje, genetiškai panašios medžių grupės skirtingai reaguoja į teršalų daromą poveikį.	PATVIRTINTA <i>Sveikesnės, didesnių parametrų pušys, pasižymintios didesniu prieaugiu bei didesne laja, ne tik kad patiria mažesnę konkurencinę įtampą, bet ir dažniausiai priklauso vienai genetinei grupei, kaip ir tie medžiai, kurių būklė ir dendrometriniai rodikliai buvo prasčiausi.</i>

Išvados:

1. Meteorologiniai veiksniai reikšmingiau sąlygojo vakarinių vidurinių ir pietinių populiacijų pušų prieaugį, tuo tarpu šių meteorologinių veiksnių kompleksiškas poveikis tiek šiaurinėms, tiek ir rytinėms populiacijoms buvo mažiausiai reikšmingas. Tai blogai prisitaikiusių prie Vidurio Lietuvos klimatinių sąlygų paprastosios pušies populiacijų požymis.
2. Pagal lajų būklės kaitą, Lietuvai tinkamiausios introdukcijai pušų populiacijos yra kilusios iš pietinių ir netolimųjų pietvakarinių regionų; pagal didžiausią metinį prieaugį – populiacijos, kurių kilmės platuma yra artima vietinėms populiacijoms, o kilmės ilguma iš vakarinių tirtų Europos zonų.
3. Mažiausią produktyvumą ir blogiausią būklę demonstruojančių pušies populiacijų medžių radialųjį prieaugį sąlygojančių veiksnių bruožai: a – karštos vasaros teigiamai sąlygoja šiaurinių populiacijų prieaugį, tuo tarpu vakarinių – neigiamai; b – didesnis drėgmės kiekis labiausiai reikalingas šiaurinių populiacijų pušims augti.
4. Geriausiais dendrometriniais parametrais, didžiausiu prieaugiu ir geriausia būkle pasižyminčios pušys dažniausiai skirtingų stresorių pažeistuose medynuose auga silpnos ir vidutinės konkurencijos sąlygomis, ir priklauso vienai giminingų medžių grupei. Tai galimai reikšmingas veiksnys identifikuojantis geriausiais parametrais pasižyminčias pušis pažeistuose pušynuose.
5. Blogiausiais dendrometriniais parametrais, mažiausiu prieaugiu ir blogiausia lajos būkle pasižyminčios pušys teršalų įvairiai pažeistuose medynuose sugeba išgyventi įvairios konkurencijos sąlygomis. Tai išaiškintas specifinis stipriai pažeistų medžių pasiskirstymo pagal konkurencinę įtampą bruožas taršos pažeistuose pušynuose.
6. Geriausios būklės ir produktyviausių medžių augimui nustatytas reikšmingiausias teigiamas ankstyvo pavasario ir vidurio vasaros mėnesių bei mažiausiai reikšmingas neigiamas birželio mėnesio vidutinių temperatūrų poveikis. Blogiausios būklės ir prasčiausioms pušims šios reakcijos priešingos.
7. Medžio reakcijos į aplinkos kaitą, įskaitant meteorologinius veiksnius, aplinkos užterštumą ir konkurenciją, reikšmingai priklauso nuo medžių genetinės įvairovės rodiklių, pirmiausia nuo alelių skaičiaus ir heterozigotiškumo.
8. Geriausios būklės ir didžiausių parametų genetinės grupės medžiams buvo būdingas didžiausias skaičius skirtingų ar efektyvių alelių, kai kuriais atvejais didesnis Shannon įvairovės indeksas, bet mažesnis heterozigotiškumas, palyginti su prasčiausios genetinės grupės pušų genetinės įvairovės rodikliais.

PADEKA

Doktorantūros darbui atlikti naudojama projekto metu surinkta medžiaga. Projekto Nr. VP1-3.1-ŠMM-08-K-01-025 „Paprastosios pušies bendrijų rūšinė ir genetinė įvairovė bei jų tvarus naudojimas klimato kaitos ir žmogaus poveikio sąlygomis“ Mokslinių tyrimų ir studijų sistemos modernizavimo programos (Europos Sąjungos lėšos), administruojama Lietuvos švietimo ir mokslo ministerijos.

Dr. Dariui Kavaliauskui už išskirtų genetinių grupių medynuose medžiagą. Genetinės grupės darbe naudojamos tik nustatant šių medžių reakcijas į aplinkos veiksmų kaitą.

Prof. dr. Algirdui Augustaičiui už kantrybę ir palaikymą. Už vertingus patarimus doc. dr. Edgarui Linkevičiui.

LITERATŪRA

1. Abraitienė, A., Pliūra, A. 2001. Paprastosios pušies (*Pinus sylvestris* L.) Vidurūšinės diferenciacijos ypatumai. Miškininkystė, 1 (49), p. 57–64.
2. Abraitis, R. 1999. *Pinus sylvestris* L. Provenance and family adaptedness under controlled and natural conditions. Summary of doctoral dissertation. Kaunas, Girionys: 55.
3. Abraitis, R. and Eriksson, G. 1996. *Pinus sylvestris* L. East European populations: growth and behaviour in one Lithuanian field trial. Baltic Forestry, 2(2): 28–35 p.
4. Abraitis, R., Eriksson, G. Analysis of unreplicated Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) provenance trials. Baltic forestry, 1998, 4(2), p. 63–68.
5. Adamson, K., Klavina, D., Drenkhan, R., Gaitnieks, T., Hanso, M. 2015. *Diplodia sapinea* is colonizing the native Scots pine (*Pinus sylvestris*) in the northern Baltics. Eur J Plant Pathol, 143. p. 343–350.
6. Alfaro, R. I., Borden, J. H., King, J. N., Tomlin, E. S., McIntosh, R. L., and Bohlmann, J. 2002. Mechanisms of resistance in conifers against shoot infesting insects. Pages 105–130 Mechanisms and deployment of resistance in trees to insects. Springer.
7. Alia, R., Moro-Serrano, J. 2001. Notivol E. Genetic variability of scot pine (*Pinus sylvestris*) provenances in Spain: growth traits and survival. Silva Fennica, 35 (1), p. 27–38.
8. All, U. T. C. 1971. Two Hundred Years Genecology Author (s): Olof Langlet Published by : Wiley Stable URL : <http://www.jstor.com/stable/1218596>. 20(5), 653–721.
9. Allen, C. D., Macalady, A. K., Chenchouni, H., Bachelet, D., McDowell, N., Vennetier, M., Kitzberger, T., Rigling, A., Breshears, D. D., Hogg, E. H. (Ted.: Gonzalez P., Fensham R., Zhang Z., Castro J., Demidova N., Lim J. H., Allard G., Running S.W., Semerci A. ir Cobb N. 2010. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. Forest Ecology and Management, 259(4): 660–684. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.09.001>.
10. Ameztegui, A., Cabon, A., De Cáceres, M. ir Coll, L. 2017. Managing stand density to enhance the adaptability of Scots pine stands to climate change: A modelling approach. Ecological Modelling, 356: 141–150. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2017.04.006>.
11. Andersson, B. ir Fedorkov, A. 2004. Longitudinal differences in Scots pine frost hardiness. Silvae Genetica, 53(2): 76–80. <https://doi.org/10.14214/sf.10040>.
12. Armolaitis, A., Stakėnas, V., Plaušinytė, E., Aleinikovienė, J., Varnagirytė–Kabašinskienė, I., Marozas, V., Bartkevičius, E., Augustaitis, A., Šepetienė, J. 2013. AB „Achema“ teršalų pažeistų pušynų ekosistemų atsikūrimas. Miškininkystė, 1 (73), p. 31–44.
13. Armolaitis, K. 2002 Žuvusių miškų prie AB „Achema“ atkūrimo ypatumai. Miškininkystė, 1: 5–16.

14. Auclair, A. N. D., Worrest, R. C., Lachance, D., Martin, H. C. 1992. Climatic perturbation as a general mechanism of forest dieback. In: Forest decline concepts. Edited by P.D. Manion and D. Lachance. St. Paul.Minnesota. pp. 38–58.
15. Aučina, A. 2003. Skirtingų paprastosios pušies (*Pinus sylvestris* L.) populiacijų palikuonių (sėjinių) augimo ypatumai skirtinguose klimatiniuose rajonuose. Miškininkystė, 2 (54). p. 15–30.
16. Augustaitis, A. 2011. Impact of Meteorological Parameters on Responses of Pine Crown Condition to Acid Deposition at Aukštaitija National Park. Baltic Forestry, 17, 205–214 p.
17. Augustaitis, A. 1997. Imitacinio modeliavimo galimybės tiriant atmosferos užterštumo įtaką medžių augimui. Miškininkystė, 2 (40), p. 5–16.
18. Augustaitis, A. 2005. Natūralių ir antropogeninių veiksnių kompleksiškos įtakos pušynų vidutinei defoliacijai vertinimas ir prognozė. Miškininkystė, 2 (58), p. 51–62.
19. Augustaitis, A. 2007. Pine Sawfly (*Diprion pini* L.) – Related Changes in Scots Pine Crown Defoliation and Possibilities of Recovery Polish J. of Environ. Stud. Vol. 16, No. 3, p. 363–369.
20. Augustaitis, A., Arbačiauskas, K., Baužienė, I. ir kt. 2006. Sąlygiškai natūralių ekosistemų kompleksiškas monitoringas (10-mečiui). Vilnius, 111 p.
21. Augustaitis, A., Augustaitienė, A., Baugarten, I., Bičėnienė, M., Girgždienė, S., Kulbokas, R., G., Linkevičius, E., Marozas, V., Mikalajūnas, M., Mordas, G., Mozgeris, G., Petrauskas, E., Pivoras, A., Šidlauskas, G., Ulevičius, V., Vitas, A., and Matyssek, R. 2018. Tree-ring formation as an indicator of forest capacity to adapt to the main threats of environmental changes in Lithuania. Science of the Total Environment, 615. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.09.169>
22. Augustaitis, A., Augustaitienė, I., Kliučius, A., Pivoras, G., Šopauskienė, D., Girgždienė, R. 2010b. The seasonal variability of air pollution effects on pine conditions under changing climates. European Journal of Forest Research, 129, 431–441 p.
23. Augustaitis, A., Augustaitienė, I., Kliučius, A., Plaušinytė, E., Juknys, R., Vitas, A. 2011. Growth of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) trees under the impact of changing emission load of nitrogen fertilisers plant JV „Achema“: the fifth international scientific conference, 24–25 November, Akademija, Kaunas region, Lithuania: proceedings. Akademija: Aleksandras Stulginskis University, Vol. 5, B. 2, p. 15–20. ISSN 1822–3230.
24. Augustaitis, A., Baužienė, I., Gulbinas, Z. ir kt. 2006. II Kompleksiško ekosistemų monitoringo stotys ir jų charakteristika. Sąlygiškai natūralių ekosistemų kompleksiškas monitoringas. Vilnius: 17–24 p.
25. Augustaitis, A., Bytnerowicz, A., Paoletti. 2014. Biological reactions of forest to climate change and air pollution: [editorial]. Environmental Pollution. Vol. 184, 657–658 p. [Science Direct; MEDLINE] ISSN 0269-7491.
26. Augustaitis, A., Jasinevičienė, D., Girgždienė, R., Kliučius, A., Marozas, V. 2012. Sensitivity of Beech Trees to Global Environmental Changes at Most North–Eastern Latitude of Their Occurrence in Europe. The Scientific World Journal, 1–12 p.

27. Augustaitis, A., Juknys, R., Vitas, A., 2005. Paprastųjų pušų (*Pinus sylvestris* L.) būklės atsikūrimo dėsningumai pasibaigus spyglius graužiančių vabzdžių ir intensyvaus oro užterštumo poveikiui, *Miškininkystė*, 2 (58), 5–18 p.
28. Augustaitis, A., Kliučius, A. 2001. Kuršių nerijos nacionalinio parko pušynų būklės monitoringas. Lietuvos pajūrio smėlynų sutvirtinimas ir apželdinimas. Lietuvos miškų institutas: „Lututė“. 107–121 p.
29. Augustaitis, A., Kliučius, A., Marozas, V., Beniušis, A., Pilkauskas, M., Vitas, A., Girgždienė, R. 2011. Sensitivity of European Beech Trees to Air Pollution and Meteorological Extremes in Lithuania. Rural development: the fifth international scientific conference, 24–25 November, 2011, *Akademija: proceedings*, 5, 21–25 p.
30. Augustaitis, A. Rezervacinio režimo įtaka miškų būklei ir našumui. *Miškininkystė*, 1996, 2 (38), p. 5–15.
31. Augustaitis, A., Šopauskienė, D., Baužienė, I. 2010a. Direct and Indirect Effects of Regional Air Pollution on Tree Crown Defoliation. *Baltic Forestry*, 16, 23–34 p.
32. Augustaitis, A. and Juknys, R. 2003. The Changes In Scots Pine (*Pinus sylvestris* L.) Tree Stem And Crown Increment Under Decreased Environmental Pollution Load. 22, 1–7.
33. Augustaitis, A. ir Bytnerowicz, A. Contribution of ambient ozone to Scots pine defoliation and reduced growth in the Central European forests: A Lithuanian case study. *Environmental Pollution*, 2008. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2008.01.042>.
34. Augustaitis, A., Belyazid, S., Calfapietra, C., Marco, A. De, Fenn, M., Bytnerowicz, A., Grulke, N., He, S., Matyssek, R., Serengil, Y., Wieser, G., and Paoletti, E. 2016. Global topics and novel approaches in the study of air pollution, climate change and forest ecosystems. *Environmental Pollution*, 213, 977–987. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2016.01.075>
35. Baillie, M. G. L., Pilcher, J. R. 1973. A simple crossdating program for tree-ring research. *Tree-Ring Bulletin*, 33, 7–14
36. Bashalkhanov, S., Eckert, A. J., and Rajora, O. P. 2013. Genetic signatures of natural selection in response to air pollution in red spruce (*Picea rubens*, *Pinaceae*). *Molecular Ecology*, 22(23), 5877–5889. <https://doi.org/10.1111/mec.12546>
37. Baumanis, I., Birģelis, J., Lagzdiņa, D., and Paegle, M. 1986. Scots pine provenance trials in Latvian SSR. *Jaunākais Mežsaimniecībā*, 26, 37–48.
38. Baumanis, I. I., Rone, V. M., Birģelis, Ya. Ya., and Paegle, M. G., 1982. Geographic Effects on the Juvenile Growth of Scotch Pine Progeny in Latvia, in *Geograficheskie opyty v lesnoi selektsii Pribaltiki* (Geographic Experiments in Forest Breeding in the Baltic Region), Riga: Zinatne, pp. 5–17.
39. Begon, M., Harper, J. L., Townsend, C. R. 1986. *Ecology: individuals, populations and communities*. Blackwell SCI., Oxford

40. Berlin, M., Persson, T., Jansson, G., Haapanen, M., Ruotsalainen, S., Barring, L., & Gull, B. A. 2016. Scots pine transfer effect models for growth and survival in Sweden and Finland. *Silva Fennica*, 50(3), 1–21. <https://doi.org/10.14214/sf.1562>
41. Bernier, P., and Schoene, D. 2009. Adapting forests and their management to climate change: an overview. *Unasylva*, 60, 5–11.
- Brand, D. G., and Magnussen, S. 1988. Asymmetric, two-sided competition in even-aged monocultures of red pine. *Canadian Journal of Forest Research*, 18(7), 901–910.
42. Biging, G. S., Dobbertin, M. 1992. A comparison of distance-dependent competition measures for height and basal area growth of individual conifer trees. *Forest Science*, 38: 695–720 p.
43. Biging, GS, Wensel, LC 1990. Estimation of crown form for six conifer species of northern California. *Can J For Res* 20:1137-1142.
44. Bilir, N., Prescher, F., Ayan, S., Lindgren, D. 2006. Growth characters and number of strobili in clonal seed orchards of *Pinus sylvestris*. *Euphytica* 152 (2): 1–9. doi: 10.1007/s10681-006-9216-2
45. Boisvenue, C., Running, S. W. 2006. Impacts of climate change on natural forest productivity – evidence since the middle of the 20th century. *Glob. Change Biol*, 12: 862–882.
46. Brand, D. G., & Magnussen, S. 1988. Asymmetric, two-sided competition in even-aged monocultures of red pine. *Canadian Journal of Forest Research*, 18(7), 901–910.
47. Buchert, G. P., Rajora, O. P., Hood J. V. and Dancik B. P. 1997. Effects of harvesting on genetic diversity in old-growth eastern white pine in Ontario, Canada. *Conserv. Biol.*, 11: 747–758 p.
48. Buchovska, J., Danusevičius, D. 2012. Paprastosis pušies populiacijų genetinės struktūros tyrimų apžvalga. *Miškininkystė*, 2 (72), p. 69–80.
49. Buchovska, J., Danusevičius, D., Stanys, V., Šikšnianienė, J. B. ir Baniulis, D. 2013. The location of the northern post-glacial refugium of Scots pine based on the mitochondrial DNA marker. *Baltic Forestry*, 2013.
50. Burdon, J., Thrall, Peter H., Ericson, Lar, 2006. The Current and Future Dynamics of Disease in Plant Communities, Vol. 44, p. 19–39. <https://doi.org/10.1146/annurev.phyto.43.040204.140238>
51. Burkhart, H., Tome, M. 2012. *Modelling forest trees and stands*, Springer, Netherlands.
52. Bužinskas, L. ir Danusevičius, D. 2018. Pietinių paprastosis pušies (*Pinus sylvestris* L.) populiacijų perkėlimo efektas Lietuvos klimato sąlygomis, (1): 27–42.
53. Chadwick, O. 2003. Sustainable Forestry: What Is It? How Do We Achieve It?. *Journal of Forestry*, 101. 8–14.
54. Chalupka, W. 1998: Pollen formed under pollution can affect Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) Quantitative characters. *For: Genet.*, 5(3): 133–136.
55. Cook, E., Briffa, K. Shiyatov, S. and Mazepa, Valeriy. 1990. Treering standardization and growth-trend estimation. In: Cook E. Kairiukstis L. (eds.). *Methods of Dendrochronology. Applications in the Environmental Sciences*, Kluwer Academic Pub. 104–162.
56. Cook, E. R. 1987a. The decomposition of tree ring series for environmental studies. *Tree-Ring Bull.*, 47: 37–59.

57. Cook, E. R. 1987b. The use of climatic response models of tree rings in the analysis and prediction of forest decline. In *Methods of Dendrochronology–1*. Kairiūkštis, L., Bednarz, Z., Feliksic, E. (eds), Proceedings of the Task Force Meeting on Methodology of Dendrochronology East/West Approaches, 2–6 June, 1986, Krakow, Poland, p. 269–276.
58. Cook, ER, Kairiukstis, L. A. (Eds.) 1990 *Methods of Dendrochronology*. Kluwer, Dordrecht, The Netherlands, p. 394.
59. Cronan, C. S., Grigal, D. F. 1995. Use of calcium/aluminium ratios as indicators of stress in forest ecosystems. *Journal of Environmental Quality*, 24: 209–226.
60. Danusevicius, D., Kavaliauskas, D., and Fussi, B. 2016. Optimum Sample Size for SSR-based Estimation of Representative Allele Frequencies and Genetic Diversity in Scots Pine Populations. *Baltic Forestry*, 22(2), 194–202. https://www.balticforestry.mi.lt/bf/PDF_Articles/2016-22%5B2%5D/BalticForestry2016.2_194-202.pdf
61. Danusevicius, D. 2008. Hybrid vigour from intra-specific crosses of Scots pine. *Baltic Forestry*, 14 (1), p. 2–6.
62. Danusevicius, D., Masaitis, G., and Mozgeris, G. 2014. Visible and near infrared hyperspectral imaging reveals significant differences in needle reflectance among Scots pine provenances. *Silvae Genetica*, 63(4), 169–180. <https://doi.org/10.1515/sg-2014-0022>
63. Danusevicius, J. 2000. Use of introduced provenances to increase genetic diversity in local Scots pine populations. *Analysis*.
64. Danusevičius, D., Marozas, V., Augustaitis, A., Plaušyte, E. A fast screening approach for genetic tolerance to air pollution in Scots pine field tests. *Research Article. iForest – Biogeosciences and Forestry*, 2012. doi: 10.3832/ifor0701–006
65. Danusevičius, J. (sudarytojas). 2003. *VĮ Kazlų Rūdos mokomoji miškų urėdija*. Kaunas: Lututė, 147–148 p.
66. Danusevičius, J. 2000. Pušies selekcija: kilmių atranka, introdukcija, hibridizacija, selektinė sėklininkystė. *Monografija*. Kaunas: „Lututė“, 37–111 p.
67. Danusevičius, J. 2001. Use of introduced provenances to increase genetic diversity in local Scots pine populations. *Biologija*, Nr. 1, 59–61 p.
68. Danusevičius, D. (sudarytojas). 2007. *Miško medžių bandomųjų želdinių vadovas VĮ Kazlų Rūdos mokomojoje miškų urėdijoje*. p. 49–54.
69. Danusevičius, D., Buchovska, J., Stanys, V., Šikšnianiene, J. B., Baliuckas, V., and Brazaitis, G. 2013. Chloroplast DNA polymorphism of an exotic *P. mugo* Turra population introduced to seaside spit of Kursiu Nerija in Lithuania. *European Journal of Forest Research*, 132(1), 137–150. <https://doi.org/10.1007/s10342-012-0663-0>
70. Danusevičius, D., Danusevičius, J., Gabrilavičius, R., Riepšas, E. 2003. *Bandomieji želdiniai VĮ Kazlų Rūdos mokomoji miškų urėdija*. Kaunas: „Lututė“, 111–189 p.

71. Danusevičius, D., Marozas, V., Augustaitis, A., and Plaušyte, E. 2013. A fast screening approach for genetic tolerance to air pollution in Scots pine field tests. *IForest*, 6(5), 262–267. <https://doi.org/10.3832/ifor0701-006>
72. Diez-Uria, J., Pommerening, A. Crown plasticity in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) as a strategy of adaptation to competition and environmental factors. *Ecological Modelling*, 2017, 356: 117–126.
73. Dobbertin, M., 2005. Tree growth as indicator of tree vitality and of tree reaction to environmental stress: a review. *Eur J Forest Res.*, 124: 319–333.
74. Dobbertin, M., and Brang, P. 2001. Crown defoliation improves tree mortality models. *Forest Ecology and Management*. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00335-2](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00335-2)
75. Earl Dent, A., Von Holdt Bridgett, M. 2012. Structure Harvester: a website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method. *Conservation Genetics Resources*, 4 (2): 359–361.
76. Eckstein, D., 1985. On the Application of Dendrochronology for the Evaluation of Forest Damage', *Inventorying and Monitoring Endangered Forests, Materials of IUFRO conference* (ed. Schmid–Haas, P.), August 19–24, 1985, Zurich, Switzerland, p. 287–290.
77. Eckstein, D. 1989. Qualitative assessment of past environmental changes. *Methods of dendrochronology. Applications in the environmental sciences* (eds. E. Cook and L. Kairiukstis). Kluwer Academic Publishers: Dordrecht, 220–236 p.
78. Eckstein, D., Krause, C., Bauch, J. 1989. Dendroecological investigations of spruce trees (*Picea abies* (L.) Karst.) of different damage and canopy classes. *Holzforschung*, 43: 411–417.
79. Egbäck, S., Liziniewicz, M., Högberg, K. A., Ekö, P. M., and Nilsson, U. 2012. Influence of progeny and initial stand density on growth and quality traits of 21 year old half-sib Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). *Forest Ecology and Management*, 286, 1–7. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.09.003>
80. Elsik, C. G., Minihan, V. T., Hall, S. E., Scarpa, A. M., Williams, C. G. 2000. Low-copy microsatellite markers for *Pinus taeda* L. *Genome*, 43 (3): 550–555.
81. Eriksson, G., Andersson, S., Eiche, V., Ifver, J., Persson, A. 1980. STUDIA FORESTALIA SUECICA Severity Index and Transfer Effects on Survival and Volume Production of *Pinus sylvestris* in Northern Sweden Bestamning av ett hirdhetsindex for norra Sverige med hjälp av proveniensforsok med tall.
82. Eriksson, G., Namkoong, G., and Roberds, J. 1993. Dynamic gene conservation for uncertain futures. *For. Ecol. manag.*, 62: 15–37 p.
83. Eriksson, G., Ekberg I., C. D. 2006. An Introduction to Tropical Forest Genetics. In Slu. <https://doi.org/10.1680/clh.2009.2009.1.659>
84. Euforgen // <http://www.euforgen.org/species/pinus-sylvestris>

85. European Environmental Agency (2019a) Global and European temperature. <https://www.eea.europa.eu/data-and-maps/indicators/global-and-european-temperature-8/assessment>. Accessed 7 May 2019
86. European Environmental Agency (2019b) Mean precipitation. <https://www.eea.europa.eu/data-and-maps/indicators/european-precipitation-2/assessment>. Accessed 7 May 2019
87. Evanno et al. 2005. Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study. *Molecular Ecology*, 14, 2611–2620.
88. Falkengren-Grerup, U., Hornung, M., Strengbom, J. 2002. Working group 1–Forest habit, In: B. Achermann and R. Bobbink (Eds.) *Proceedings of Empirical Critical Loads for Nitrogen. Expert workshop*, Berne, 11–13 November 2002, p. 21–26.
89. Forrest, I., Burg, K., and Klumpp, R. 2000. Genetic markers: tools for identifying and characterising scots pine populations. *Forest Systems*, 9 (Fuera de seria (S1)). <http://revistas.inia.es/index.php/fs/article/view/676>
90. Fritts HC 1976. *Tree Rings And Climate*. Academic Press, New York, p. 567.
91. Giertych, M. 1979. Summary of results on Scot pine (*Pinus sylvestris* L.) height growth in UFO provenance experiments. *Silvae Genetica*, 28, p. 136–152.
92. Giertych, M., Matyas, C. 1991. Genetics of scots pine. p. 19–26.
93. Gil, G., M. R., Floran, V., Östlund, L., Mullin, T. J. T., and Andersson Gull, B. 2015. Genetic diversity and inbreeding in natural and managed populations of Scots pine. *Tree Genetics and Genomes*, 11(2). <https://doi.org/10.1007/s11295-015-0850-5>
94. Griffin, A. R. 1990. Effects of inbreeding on growth of forest trees and implications for management of seed supplies for plantation programmes. 355–374 p. in *Reproductive Ecology of Tropical Forest Plants*, (K. S. Bawa and M. Hadley, eds.). Parthenon Publishing, London, UK.
95. Gritytė, K., Danusevičius, D. 2014. Optimali imtis paprastosios pušies spyglių žiotelių skaičiaus genetinio sąlygotumo nustatymui. *Miškininkystė*, 1 (75), 7–20.
96. Gülcü, S., and Bilir, N. 2017. Growth and Survival Variation among Scots Pine (*Pinus sylvestris* L.) Provenances. <https://doi.org/10.1155/2017/1904623>
97. Hebda, A., Wójkiewicz, B., and Wachowiak, W. 2017. Reference Populations Based on Nuclear and Chloroplast, 51(2), 1–17. <https://doi.org/10.14214/sf.1721>
98. Hegyi, F. 1974. A simulation model for managing jack–pine stands. In: FRIES, J., Hrsg., *Growth models for tree and stand simulation*. Res. Notes. Vol. 30, Royal College of Forestry, Stockholm, Sweden, 74–90 p.
99. Hyvonen, R., Agren, G. I., Linder, S., Persson, T., Cotrufo, F., Ekblad, A., Freeman, M., Grelle, A., Janssens I. A., Jarvis P. G., Kellomaki S., Lindroth A., Loustau D., Lundmark T., Norby R. J., Oren R., Pilegaard K., Ryan , M.G., Sigurdsson B.D., Stromgren M., van Oijen M., Wallin G. 2007. The likely impact of elevated [CO₂], nitrogen deposition, increased temperature, and management on carbon sequestration in temperate and boreal forest ecosystems. A literature review. *New Phytologist*, 173, p. 463–480.

100. Holmberg, M., Vuorenmaa, J., Posch, M., Forsius, M., Lundin, L., Kleemola, S., Augustaitis, A., Beudert, B., Wit, H. A. de; Dirnböck, T., Evansh, D., Frey, J., Grandin, U., Indriksone, I., Krám, P., Pompei, E., Schulte-Bisping, H., Srybny, A., Váňa, M. 2013. Relationship between critical load exceedances and empirical impact indicators at Integrated Monitoring sites across Europe. *Ecological Indicators*, 24, pp. 256–265. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2012.06.013>
101. Holmes, R. L. 1994. Dendrochronology program library. Laboratory of Tree-Ring Research, University of Arizona, Tucson.
102. Houston, D. R. 1992. A host–stress–saprogen model for forest dieback–decline diseases. In: *Forest decline concepts*. Edited by P.D. Manion and D. Lachance. St. Paul. Minnesota. pp. 3–25.
103. How spatially constrained multivariate clustering works. [žiūrėta 2018 12 17] Interneto prieiga: <http://pro.arcgis.com/en/pro-app/tool-reference/spatial-statistics/how-spatially-constrained-multivariate-clustering-works.htm>
104. Hutchinson, T. C., Bozic, L., Munoz-Vega, G. 1986. Responses to five species of conifer seedlings to aluminum stress. *Water, Air and Soil Pollution*, 31: 283–294.
105. Innes, J. L. 1994. Climatic sensitivity of temperate forests, *Environmental pollution*, (83), 237–243 p.
106. Innes, J. L., Cook ER. 1989. Tree–ring analysis as an aid to evaluating the effects of pollution on tree growth. *Canadian Journal of Forest Research*, 19: 1174–1189.
107. Iroshnikov, A. I. 1977. Provenance trials of conifers in south Siberia. *Provenance Trials and Plantations of Conifers in Siberia*, 4–110.
108. Yu V., Kuz'mina N. A., and Vaganov, E. A. 2001. Sensitivity of the structural characteristics of tree rings to climatic changes in different climatypes of Scotch pine. *Russian Journal of Ecology*, 32(6), 400–407. <https://doi.org/10.1023/A:1012530100349>
109. Jansons, A., ir Baumanis, I. 2005. Baltic Forestry Growth Dynamics of Scots Pine Geographical Provenances in Latvia. *Baltic Forestry*, 11(2), 29–37.
110. Juknys, R., Stravinskiene, V., Vencloviene, J. 2002. Tree–ring analysis for the assessment of anthropogenic changes and trends. *Environmental Monitoring and Assessment*, 77: 81–97.
111. Juknys, R., Vensloviene, J., Stravinskienė, V., Augustaitis, A., Bartkevičius, E. 2003. Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) growth and condition in a polluted environment: from decline to recovery. *Environmental Pollution*, 125: 205–212.
112. Juknys, R., Augustaitis, A., Vencloviene, J. 2014. Dynamic response of tree growth to changing environmental pollution. *Eur J Forest Res*. 133, 713–724.
113. Juknys, R., Repšys, J., Tebėra, A. 1981. Dendrometrių miško tyrimų metodika (lauko darbai). Kaunas, 11, 71 p.
114. Juodkienė, V., Danusevičius, D., Mozgeris, G. Paprastosios pušies (*Pinus Sylvestris* L.) sėjinukų populiacinės priklausomybės identifikavimas naudojant hiperspektrinį skenavimą. *Žemės ūkio mokslai. Lietuvos mokslų akademija*, 2017, 24, 2, p. 52–61.

115. Juodkienė, V., and Danusevičius, D. 2017. Populiacinės priklausomybės identifikavimas naudojant hiperspektrinį skenavimą. 2, 52–61.
116. Kairiukstis, L. A. 1987. Methods of Dendrochronology.
117. Kandler, O., Innes, J. L. 1995. Air pollution and forest decline in Central Europe. Environmental pollution, vol. 90, 2.
118. Karazija, S., Ozolinčius, R., Riepšas, E. 2008. Miško bendrijų dinamika. S. Karazija (sud.), Miško ekologija. Vilnius: Enciklopedija. P. 166–184, 293.
119. Kavaliauskas, D. 2015 Genetic structure and genetic diversity of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) populations in Lithuania dissertation.
120. Kawecki, T. J., and Ebert, D. 2004. Conceptual issues in local adaptation. Ecology Letters, 7(12), 1225–1241. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00684.x>
121. Kerpauskaitė, V. 2017 Ūkinių priemonių įtaka paprastosios pušies (*Pinus sylvestris* L.) medynų genetinei įvairovei ir jo erdvinio pasiskirstymo dėsninumams Disertacija.
122. Kiss, G. K. and Yanchuk, A. 1991. Preliminary evaluation of genetic variation in interior spruce in British Columbia. Canadian Journal of Forest Research 21(2): 230–234.
123. Klap, J. M., Oude Voshaar, J. H., de Vries, W. and Erisman, J. W. 2000. Effects of Environmental Stress on Forest Crown Condition in Europe. Part IV: Statistical Analyses of Relationships. Water, Air, and Soil Pollution, 119, 387–420.
124. Krakau, U., Liesebach, M., Aronen, T., and Schneck, V. 2013. Scots Pine (*Pinus sylvestris* L.). <https://doi.org/10.1007/978-94-007-6146-9>
125. Kuzmina, N. A. 1999. Specific features of Scotch pine provenance trials in Angara River Basin. Lesovedenie, 4, 23–29.
126. Lefort, F., Echt, C., Streiff, R., and Vendramin, G. G. 1999. Microsatellite sequences: A new generation of molecular markers for forest genetics. Forest Genetics, 6(1), 15–20.
127. Likens, G. E., Driscoll, C. T. & Buso, D. C. 1996. Long-term effects of acid rain: Response and recovery of a forest ecosystem. Science, 272(5259), 244–246.
128. Lindner, M., Maroschek, M., Netherer, S., Kremer, A., Barbati, A., Garcia-Gonzalo, J., Seidl, R., Delzon, S., Corona, P., Kolström, M., Lexer, M. J., and Marchetti, M. 2010. Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. Forest Ecology and Management, 259(4), 698–709. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.09.023>
129. Linkevičius, E. 2014. Single tree lygmuo simulator for Lithuanian pine forests. Msc Forestry, p. 47–49.
130. Linkevičius, E., Kuliešis, A., Röhle, H., Schröder, J., Aleinikovas, M. The impact of competition for growing space on diameter, basal area and height growth in pine trees. Baltic forestry, 2014, 20(2): 301–313.
131. Mayerhofer, P., Alcamo, J., Posch, M., Van Minnen, J. G. 2001. Regional air pollution and climate change in Europe: An integrated assessment (Air-Clim). Water, Air, and Soil Pollution, 130: 1151–1156.

132. Margareta, K. 1986. Damage to *Pinus contorta* in northern Sweden with special emphasis on pathogens. *Studia Forestalia Suecica*, No. 176.
133. Marozas, V., Plaušinytė, E., Augustaitis, A., Kačiulytė, A. 2011. Changes of ground vegetation and tree – ring growth after surface fires in scots pine forests, *Acta Biologica Daugavpilis*, 156–162 p.
134. Martin-Benito, D., Kint, V., del Río, M., Muys, B., Cañellas, I. 2012. Growth responses of West–Mediterranean *Pinus nigra* to climate change are modulated by competition and productivity: past trends and future perspectives. *Forest Ecology and Management*, 262: 1030–1040. doi: 10.1016/j.foreco.2011.05.038
135. Mátyás, Cs. 1994. Modelling climate change effects with provenance test data. *Tree Physiology*, 14: 797–804.
136. Matias, L., Jump, A. S. 2012. Interactions between growth, demography and biotic interactions in determining species range limits in a warming world: The case of *Pinus sylvestris*, *Alistair S. Forest Ecology and Management*, 282, p. 10–22.
137. Matias, L., Jump, A., S. 2013. Impacts of predicted climate change on recruitment at the geographical limits of scot pine, *Journal of Experimental Botany*, 65 (1), p. 299–310.
138. Matyas, C. 1996. Climatic adaptation of trees: rediscovering provenance tests. *Euphytica*, 92(1): 45–54, <https://doi.org/10.1007/BF00022827>
139. Matyas, C. 2007. Genetic background of response of tree populations to aridification at the xeric forest limit; consequences for climatic modelling, *Bioclimatology nad natural hazards*.
140. Matisons, R., Jansone, D., Elferts, D., Adamovičs, A., Schneck, V. ir Jansons, Ā. 2019. Plasticity of response of tree–ring width of Scots pine provenances to weather extremes in Latvia. *Dendrochronologia*. 54: 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2019.01.002>.
141. Matisons, R., Jansone, D., Elferts, D., Adamovičs, A., Schneck, V., and Jansons, Ā. 2019. Plasticity of response of tree-ring width of Scots pine provenances to weather extremes in Latvia. *Dendrochronologia*, 54 (August 2018), 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2019.01.002>
142. Melo, M., Lapin, M., Dambovska, I. 2007. Bioclimatology and natural hazards. *International Scientific Conference, Poľana nad Detvou, Slovakia, September 17–20*.
143. Mikalajūnas, M. Endogeninių veiksnių įtaka paprastosios pušies atskirų individų parametrams, lajų būklei ir kamienų prieaugio formavimuisi. *Jaunasis mokslininkas* 2015.
144. Mikalajūnas, M. Endogeninių veiksnių įtaka pušų parametrams, lajų būklei ir kamienų radialiajam prieaugiui. *Magistro darbas* 25–26 p.
145. Miškų ūkio statistika 2019 (interaktyvus prieiga per internetą) http://www.amvmt.lt/images/veikla/stat/miskustatistika/2019/01%20Misku%20ukio%20statistika%202019_m.pdf
146. Moore, J., Budelsky, C., Schlesinger, R. 1973. A new index representing individual tree competitive status. *Canadian Journal of Forest Research*, 3 (4), 495–500.

147. Mullis, K. B., Faloona, F. A. 1987. Specific synthesis of DNA in vitro via a polymerase– catalyzed chain reaction. *Methods in Enzymology*, 155, p. 335–350.
148. Namkoong, G. 1981. Genetic considerations in the management of rare and local tree populations. FWS – Virginia Polytechnic Institute and State University, School of Forestry and Wildlife Resources. Blacksburg, Va.: The School, August, (2–80) 59–66 p.
149. Namkoong, G., T. Boyle, Y. A. El–Kassaby, C. Palmberg–Lerche, G. Eriksson, H.–R. Gregorius, H. Joly, A. Kremer, O. Savolainen, R. Wickneswari, A. Young, M. Zeh–Nlo and R. Prabhu. 2002. Criteria and indicators for sustainable forest management: assessment and monitoring of genetic variation. Forest Genetic Resources Working Paper FGR/37E, Forest Resources Development Service, Forest Resources Division, Forestry Department, Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO). Rome, Italy.
150. Navigation, S., and Route, N. S. (n.d.). No Title. 1–6.
151. Neale, D. B. 1985. Genetic implications of shelterwood regeneration of Douglas–fir in southwest Oregon. *For. Sci.*, 31: 995–1005 p.
152. Neiryneck, J., Roskams, P. 1999. Relations between crown condition of beech (*Fagus sylvatica* L.) and throughfall chemistry, Water air and soil pollution, 116. 389–394 p.
153. Oleksyn, J., Reich, P., Zytkowskiak, R., Karolewski, P., Tjoelker, M. 2002. Needle nutrients in geographically diverse *Pinus sylvestris* L. populations, *Annals. Of Forest science*. 59, p. 1–18.
154. Oleksyn, J., Prusglowacki, W., Giertych, M., And Reich, P. B. 1994. Relation Between Genetic Diversity and Pollution Impact in a 1912 Experiment With East European *Pinus-Sylvestris* Provenances. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere*, 24(12), 2390–2394. <https://doi.org/10.1139/x94-308>
155. Oleksyn, J., Prus–Glowacki, W., Giertych, M., Reich, P. B. 1994. Relation between genetic diversity and pollution impact in a 1912 experiment with East European *Pinus sylvestris* provenances. *Canadian Journal of forest research*, 24.12, p. 2390–2394.
156. Ozolinčius, R. 1994. Diagnostiniai testai miškų monitoringe. *Kaunas–Girionys*, p. 15.
157. Ozolinčius, R. 2010. Klimato kaita ir Lietuvos miško ekosistemų tvarumas: literatūros apžvalga. *Miškininkystė*. 2.58. p. 7–20.
158. Ozolinčius, R. 1999. Lietuvos miškų būklė ir ją sąlygojantys veiksniai. *Kaunas: Lututė*, 308.
159. Ozolinčius, R. 1998. Lietuvos spygliuočiai: morfologinės struktūros transformacijos bei jas indikuojantys veiksniai. *Kaunas: Lututė*, 80–298 p.
160. Ozolinčius, R., Lekevičius, E., Stakėnas, V., Galvonaite, A., Samas, A. ir Valiukas, D. 2014. Lithuanian forests and climate change: Possible effects on tree species composition. *European Journal of Forest Research*, 133(1): 51–60, <https://doi.org/10.1007/s10342–013–0735–9>.
161. Paoletti, E., Bytnerowicz, A., Andersen, C., Augustaitis, A., Ferretti, M., Grulke, N., Gunthardt-Goerg, M. S., Innes, J., Johnson, D., Karnosky, D., Luangjame, J., Matyssek, R., McNulty, S., Muller-Starck, G., Musselman, R., Percy, K. 2007. Impacts of Air Pollution and Climate Change on Forest Ecosystems – Emerging Research Needs. *The Scientific World Journal*, vol. 7(1), p. 1–8.

162. Peakall, R., Smouse, P. E. 2006. GENALEX 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. *Molecular Ecology Notes*, 6, 288–295.
163. Persson, B. 1998. Will climate change affect the optimal choice of *Pinus sylvestris* provenances? *Silva Fennica*, 32(2), 121–128
164. Persson, T. 1989. Role of soil animals in C and N mineralisation. *Plant Soil*, 115, 241–245. <https://doi.org/10.1007/BF02202592>
165. Pikhel'gas, E. I. 1982. Geographic Experimental Cultures of Scotch Pine in Estonia, in *Geograficheskie opyty v lesnoi selektsii Pribaltiki (Geographic Experiments in Forest Breeding in the Baltic Region)*, Riga: Zinatne, pp. 73–81.
166. Piper, F. I., Gundale, M. J. ir Fajardo, A. Extreme defoliation reduces tree growth but not C and N storage in a winter-deciduous species. *Annals of Botany*, 2015. <https://doi.org/10.1093/aob/mcv038>.
167. Pretzsch, H. 2009. *Forest Dynamics, Growth and Yield From Measurement to Model*. e-ISBN: 978-3-540-88307-4. DOI: 10.1007/978-3-540-88307-4.
168. Pretzsch, H. 2009. Zum Einflußdes Baumverteilungsmusters auf den Bestandeszuwachs. *Allgemeine Forstund Jagdzeitung* 166, (9/10), 190–201 p.
169. Pretzsch, H. 1995. Zum Einfluß des Baumverteilungsmusters auf den Bestandeszuwachs. *Allg. For. Jagdztg.* 166, 190–201.
170. Pritchard, J. K., Stephens, M., Donnelly, P. 2000. Inference of Population Structure Using Multilocus Genotype Data. *Genetics*, 155: 945–959.
171. Pureswaran, D.S., Roques, A., Battisti, A. 2018. Forest Insects and Climate Change Current Forestry Reports , 4: 35–50. <https://doi.org/10.1007/s40725-018-0075-6>
172. Račkauskaitė, M., Danusevičius, D. Geografinės kilmės ir sėklos masės įtaka paprastuosius pušies (*Pinus sylvestris* L.) palikuonių produktyvumui ir stiebo kokybei. *Miškininkystė*, 2015, 1, 77, p. 33–44.
173. Raitio, H. 2000. Weather conditions during 1980–1995 and tree damage directly attributable to weather. In: “Forest condition in a changing environment – the Finnish case” (Mälkönen E ed). Kluwer Academic, Dordrecht, The Netherlands, pp. 41–48.
174. Rajora, O. P., and Mosseler, A. 2001. Challenges and opportunities for conservation of forest genetic resources *. 2, 197–212.
175. Rajora, O. P., Eckert, A. J., and Zinck, J. W. R. 2016. Single-locus versus multilocus patterns of local adaptation to climate in eastern white pine (*Pinus strobus*, *Pinaceae*). *PLoS ONE*, 11(7), 1–27. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0158691>
176. Röhle, H. 1986. Vergleichende Untersuchungen zur Ermittlung der Genauigkeit bei der Ablotung von Kronenradien mit dem Dachlot und durch senkrechtes Anvisieren des Kronenrandes (Hochblick-Messung). *Forstarchiv* 2:67–71.
177. Ruseckas, J. 2010. Klimato kaitos įtaka paprastųjų pušų augimui Lietuvos aukštapelkėse. *Miškininkystė*, Nr. 1 (67).

178. Savolainen, O., Bokma, F., García-Gil, R., Komulainen, P., Repo, T. 2004. Genetic variation in cessation of growth and frost hardiness and consequences for adaptation of *Pinus sylvestris* to climatic changes. *Forest Ecology and Management*, 197(1–3): 79–89, <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.05.006>.
179. Savva Yu, V., Kuz'mina, N. A., & Vaganov, E. A. 2001. Sensitivity of the structural characteristics of tree rings to climatic changes in different climatypes of Scotch pine. *Russian Journal of Ecology*, 32(6), 400–407. <https://doi.org/10.1023/A:1012530100349>
180. Savva Yuliya, Schweingruber, F., Milyutin, L., and Vaganov, E. 2002a. Genetic and environmental signals in tree rings from different provenances of *Pinus sylvestris* L. planted in the southern taiga, central Siberia. *Trees*, 16(4), 313–324. <https://doi.org/10.1007/s00468-001-0136-4>
181. Savva Yuliya, Schweingruber, F., Milyutin, L., and Vaganov, E. 2002b. Genetic and environmental signals in tree rings from different provenances of *Pinus sylvestris* L. planted in the southern taiga, central Siberia. *Trees - Structure and Function*, 16(4–5), 313–324. <https://doi.org/10.1007/s00468-001-0136-4>
182. Schröder, J. 2004. Zur Modellierung von Wachstum und Konkurrenz in Kiefern/Buchen Waldumbaubeständen Nordwestsachsens, Ulmer, Stuttgart, 271 p.
183. Schroder, J., Rohle, H., Gerold, D., Munder, K. Modeling individual–tree growth in stands under forest conversion in East Germany. *Eur J Forest Res.* 2007, 126:459–472. doi 10.1007/s10342-006-0167-x
184. Schulce, E. D. 1989. 'Air pollution and forest decline in a spruce (*Picea abies*) forest', *Science* 244, 776–783.
185. Schweingruber, F. H. 1985. Abrupt changes in growth reflected in tree ring sequences as an expression of biotic and abiotic influences. *Inventory and monitoring endangered Forests*. Zurich, p. 291–295.
186. Sebastiani, F., Pinzati, F., Kjala, S. T., Gnzalez-Martinez, S. G., Vendramin, G. G. 2012. Novel polymorphic nuclear microsatellite markers for *Pinus sylvestris* L. *Conservation Genetic Resources*, 4: 231–234.
187. Seppälä, R., Buck, A., & Katila, P. 2009. *Adaptation of Forests and People to Climate Change – A Global Assessment Report Prepared by the Global Forest Expert Panel on Adaptation, Panel Chair Vol. 22.*
188. Shutaev, A., M., & Giertych, M. 1997. Height Growth Variation in a Comprehensive Eurasian Provenance Experiment of (*Pinus sylvestris* L.). *Silvae Genetica*, 46(6), 332–349.
189. Shutyayev, A. M., & Giertych, M. 2000. Genetic Subdivisions of the Range of Scots Pine (*Pinus sylvestris* L.). *Silvae Genetica*, 3, 137–151.
190. Shutyayev, A. M., & Veresin, M. M. 1990. Productivity of geographical populations of *Pinus sylvestris*. *Lesnoe Khozyaistvo*, 11, 36–38.
191. Sicard Pierre; Augustaitis, A., Belyazid, S., Calfapietra, C. De Marco, A., Fenn, M., Bytnerowicz, A., Grulke, N., He, S., Matyssek, R., Serengil, Y., Wieser, G. 2016. Global topics

- and novel approaches in the study of air pollution, climate change and forest ecosystems. *Environmental Pollution*, 213. 10.1016/j.envpol.2016.01.075.
192. Skuodienė, L. 2005. Medžių stresas ir jų fiziologinė indikacija. Monografija. Kaunas, p. 223.
193. Solberg, Svein & Dobbertin, Matthias & Reinds, Gert & Lange, Holger & Andreassen, Kjell & Fernandez, Paloma & Hildingsson, Anders & Vries, Wim. 2009. Analyses of the impact of changes in atmospheric deposition and climate on forest growth in European monitoring plots: A stand growth approach. *Forest Ecology and Management*, 258, 1735–1750. 10.1016/j.foreco.2008.09.057.
194. Sopauskiene, D., Jasineviciene, D., Stapcinskaite, S. 2001. The effect of changes in European anthropogenic emissions on the concentrations of sulphur and nitrogen components in air and precipitation in Lithuania. *Water Air Soil Pollut* 130:517–522
195. Soranzo, N., Alía, R., Provan, J., Powell, W. 2000. Patterns of variation at a mitochondrial sequence-tagged-site locus provides new insights into the postglacial history of European *Pinus sylvestris* populations. *Molecular Ecology*, 9, 1205–1211.
196. Soranzo, N., Provan, J., Powell, W. 1998. Characterization of microsatellite loci in *Pinus sylvestris* F. *Mol Ecol.*, 7: 1260–1261.
197. Spiecker, H., Mielikäinen, K., Köhl, M., Skovsgaard, J. P. 1996. Growth trend in European forest. Springer, Berlin Heidelberg New York.
198. Stahl, E. G. 1998. Changes in wood and stem properties of *Pinus sylvestris* caused by provenance transfer. *Silva Fennica*, 32(2), 163–172 Schaberg, P. G., DeHayes, D. H., Hawley, G. J., and Nijensohn, S. E. 2008. Anthropogenic alterations of genetic diversity within tree populations: Implications for forest ecosystem resilience. *Forest Ecology and Management*, 256(5), 855–862. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.06.038>
199. Stephan, B. R., and Liesebach, M. 1996. Results of the IUFRO 1982 Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) provenance experiment in southwestern Germany. *Silvae Genetica*, 45(5–6), 342–349.
200. Stokes, M. A., Terah, L. S. 1996. An introduction to tree-ring dating. Turson: The University of Arizona Press. 68 p.
201. Stravinskienė, V. 2002. Klimato veiksnių ir antropogeninių aplinkos pokyčių dendrochronologinė indikacija. Mokslo monografija. Kaunas: Lututė, 175 p.
202. Stravinskienė, V. 2009. Aplinkos bioindikacija. Kaunas: Vytauto Didžiojo Universitetas, p 331.
203. Stravinskiene, V., Bartkevičius, E., Plausinyte, E. 2013. Dendrochronological research of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) radial growth in vicinity of industrial pollution. *Dendrochronologia*, 31(3), p. 179–186.
204. Taeger, S., Zang C., Liesebach, M., Schneck, V. ir Menzel, A. Impact of climate and drought events on the growth of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) provenances. *Forest Ecology and Management*, 2013, 307: 30–42, <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.06.053>.

205. Tóth, E. G., Kőbölkuti, Z. A., Pedryc, A., and Höhn, M. 2017. Evolutionary history and phylogeography of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in Europe based on molecular markers. *Journal of Forestry Research*, 28(4), 637–651. <https://doi.org/10.1007/s11676-017-0393-8>
206. Touma, D., Ashfaq, M., Nayak, M. A., Kao, S. C., and Diffenbaugh, N. S. 2015. A multi-model and multi-index evaluation of drought characteristics in the 21st century. *Journal of Hydrology*, 526, 196–207. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2014.12.011>
207. UN– ECE Manual on methods and criteria for harmonized sampling, assessment, monitoring and analysis of the effects of air pollution on forests.1994, ICP. p. 178.
208. Verbylaite, R., Pliura, A., Lygis, V., Suchockas, V., Jankauskiene, J., and Labokas, J. 2017. Genetic diversity and its spatial distribution in self-regenerating norway spruce and scots pine stands. *Forests*, 8(12). <https://doi.org/10.3390/f8120470>
209. Vieira, M. L. C., Santini, L., Diniz, A. L., and Munhoz, C. de F. 2016. Microsatellite markers: What they mean and why they are so useful. *Genetics and Molecular Biology*, 39(3), 312–328. <https://doi.org/10.1590/1678-4685-GMB-2016-0027>
210. Vuorenmaa, J., Augustaitis, A., Beudert, B., Clarke, N., de Wit, H., Dirnböck, T., Frey, J., Forsius, M., Indrikson, I., Kleemola, S., Kobler, J., Krám, P., L Antti-Jussi, Lundin L., Ruoho Airola Tuija, Ukonmaanaho L., Váňa, M. 2017. Long-term sulphate and inorganic nitrogen mass balance budgets in European ICP Integrated Monitoring catchments (1990–2012). *Ecological Indicators*, 76, 15–29. [10.1016/j.ecolind.2016.12.040](https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2016.12.040).
211. Wells, O. O., & Wakeley, P. C. 1966. Geographic variation in survival, growth, and fusiform-rust infection of planted loblolly pine. *Forest Science*, 12(suppl_2), a0001–z0001.
212. Williams, C. G. and Savolainen, O. 1996. Inbreeding depression in conifers: implication for breeding strategy. *For. Sci.*, 42:102–117 p.
213. World Meteorological Organization (WMO). 2010. WMO statement on the status of the global climate in 2009, WMO No 1 055, World Meteorological Organization, Geneva.
214. Wright, J. W., Pauley, S. S., Polk, B., Jalmer, J. Jokela, Read, R. A. 1996. Performance of Scot pine varieties in the North Central region. *Silvae Genetica*, 15, p. 101–110.

Giedrius ŠIDLAUSKAS

**PAPRASTOSIOS PUŠIES MEDYNŲ TVARUMĄ SĄLYGOJANTYS VEIKSNIAI
GLOBALIOS KAITOS SĄLYGOMIS**

Mokslo daktaro disertacija

Lietuvių kalbos redaktorius – Vytautas Venclova

Spausdino – Vytauto Didžiojo universitetas
K. Donelaičio g. 58, LT-44248 Kaunas
Užsakymo Nr. K20-095. Tiražas 15 egz. 2020 10 01.
Nemokamai.