

LATVIJAS VALSTS MEŽZINĀTNES INSTITŪTS “SILAVA”
LATVIAN STATE FOREST RESEARCH INSTITUTE ‘SILAVA’

LATVIJAS LAUKSAIMNIECĪBAS UNIVERSITĀTE
LATVIA UNIVERSITY OF LIFE SCIENCES AND TECHNOLOGIES

Mg. geogr. **ILZE MATISONE**

**PARASTĀ OŠA *FRAXINUS EXCELSIOR* L.
DESTRUKCIJA LATVIJĀ: AUDŽU SUKCESIJA UN OŠA
ATJAUNOŠANĀS**

**DIEBACK OF COMMON ASH *FRAXINUS EXCELSIOR* L.
IN LATVIA: SPECIES SUCCESSION AND ASH
REGENERATION**

Promocijas darba KOPSAVILKUMS
Zinātniskā doktora grāda **zinātnes doktors (Ph. D.)**
Lauksaimniecības un zivsaimniecības zinātnē, **mežzinātnē** iegūšanai

SUMMARY
*of the Doctoral thesis for the doctoral degree **Doctor of Science (Ph. D.)***
*in Agriculture, **Forestry** and Fisheries*

Salaspils 2020

Promocijas darba zinātniskie vadītāji / *Supervisors:*

Natālija Burņeviča PhD

Dr. biol. Roberts Matisons

Dr. silv. Tālis Gaitnieks

Promocijas darbs izstrādāts Latvijas Valsts mežzinātnes institūtā "Silava", doktorantūras studiju ietvaros Latvijas Lauksaimniecības universitātes Meža fakultātē laika periodā no 2014. līdz 2020. gadam. Pētījums izstrādāts AS "Latvijas valsts meži" pētījuma "Ošu mežu destrukcija un atjaunošanās Latvijā", Meža nozares kompetences centra projekta "Metodes un tehnoloģijas meža kapitāla vērtības palielināšanai" (ERAF, L-KC-11-0004), kā arī ERA-NET SUMFOREST projekta REFORM "Mistrotu mežu apsaimniekošana: risku mazināšana un stabilitātes paaugstināšana" ietvaros.

The research was carried out at Latvian State Forest Research Institute 'Silava'. The doctoral studies were carried out at Latvia University of Life Sciences and Technologies, Forest Faculty in period from 2014 to 2020. The research was funded by the Joint Stock Company 'Latvia's State Forests' research project: 'Ash forests destruction and regeneration in Latvia' and Forest Sector Competence Centre project 'Ecological risk in management of forest capital value – methods of assessment and recommendations of their minimization' (ERDF, L-KC-11-0004). The research was also supported by ERA-NET SUMFOREST project REFORM 'Mixed species forest management. Lowering risk, increasing resilience'.

Oficiālie recenzenti / *Official reviewers:*

- Dr.silv. Olga MIEZĪTE, Latvijas Lauksaimniecības Universitātes profesore un vadošā pētniece / *Professor and senior researcher at Latvia University of Life Sciences and Technologies;*
- Dr.silv. Dagnija LAZDINA, Latvijas Valsts mežzinātnes institūta "Silava" vadošā pētniece / *senior researcher at Latvian State Forest Research Institute 'Silava';*
- PhD Vaidotas LYGIS, Lietuvas Dabas izpētes centra Augu patoloģijas laboratorijas vadošais pētnieks / *chief researcher at the Laboratory of Plant Pathology, Nature Research Centre (Lithuania)*

Promocijas darba aizstāvēšana notiks Latvijas Lauksaimniecības universitātes "Lauksaimniecība un zivsaimniecības zinātnes, mežzinātne" specjalizācija "Mežzinātne" promocijas padomes sēdē 2020.gada 29. decembrī plkst. 10:00, Salaspili, Rīgas ielā 111, LVMI "Silava" bibliotēkā. Darba aizstāvēšanas gaitu būs iespēja vērot attālināti. Informācija par attālināto sēdes norisi būs pieejama vienu nedēļu pirms aizstāvēšanas LVMI "Silava" mājaslapā. / *The public defence of doctoral thesis in open session of the Promotion Council of Forest Sciences and Material Sciences of Latvia University of Life Sciences and Technologies will be held December 29, 2020 at 10:00 am in Salaspils, Riga Street 111, LSFR 'Silava' library. The defence of the thesis will be translated online; the information about it will be available at the homepage of LSFR 'Silava' one week prior.*

Ar promocijas darbu un kopsavilkumu var iepazīties LLU fundamentālajā bibliotēkā Jelgavā, Lielā ielā 2 un interneta vietnē: <https://llufb.llu.lv> / *The thesis are available at the Fundamental Library of Latvian University of Life Sciences and Technologies: Lielā Street 2, Jelgava and website <https://llufb.llu.lv>.*

Atsauksmes sūtīt promocijas padomes sekretārei Mg.silv. Sarmītei Berņikovai-Bondarei uz adresi: Dobeles iela 41, Jelgava, LV-3001, Latvija vai e-pastā koka@llu.lv / *References are welcome to be sent to Mg.silv. Sarmītei Berņikovai-Bondarei the secretary of the Promotion Council, address: Dobeles iela 41, Jelgava, LV-3001, Latvia or by email koka@llu.lv.*

SATURS / CONTENT

SAĪSINĀJUMI / ABBREVIATIONS	5
1. DARBA VISPĀRĪGS RAKSTUROJUMS	6
1.1. Tēmas aktualitāte.....	6
1.2. Promocijas darba mērķis, uzdevumi un tēzes	6
1.3. Pētījuma novitāte	7
1.4. Promocijas darba aprobācija.....	7
1.5. Promocijas darba uzbūve.....	10
2. MATERIĀLI UN METODES	10
2.1. Pētījuma objekti, lauka un laboratorijas darbi	10
2.1.1. Oša kalšanas dinamika	10
2.1.2. <i>Hymenoscyphus fraxineus</i> izraisīto bojājumu dinamika sezonas laikā.....	11
2.1.3. Oša vitalitāte un jutība pret meteoroloģiskajiem faktoriem	12
2.1.4. Parastā oša populāciju struktūra un ģenētiskā daudzveidība	13
2.1.5. Parastā oša audžu sukcesija.....	13
2.1.6. Oša dabiskā atjaunošanās un vitalitāte jaunaudzēs	13
2.2. Datu analīze un papildu datu avoti	14
3. REZULTĀTI UN DISKUSIJA	16
3.1. Parastā oša audžu kalšanas raksturojums	16
3.2. Patogēna <i>Hymenoscyphus fraxineus</i> bojājumu vienas sezonas attīstības dinamika	19
3.3. Parastā oša jutība pret meteoroloģiskajiem faktoriem	22
3.4. Parastā oša ģenētiskā daudzveidība Latvijā.....	24
3.5. Kokaugu sukcesija parastā oša destrukcijas skartajās audzēs	26
3.6. Parastā oša dabiskā atjaunošanās jaunaudzēs	28
3.6.1. Sugu sastāvs un oša atjaunošanās	28
3.6.2. <i>Hymenoscyphus fraxineus</i> sastopamība oša paaugā.....	29
3.7. Oša paaugas atjaunošanos un vitalitāti ietekmējošie faktori	30
SECINĀJUMI	33
PRIEKŠLIKUMI	34

PATEICĪBAS	35
1. GENERAL DESCRIPTION OF THE THESIS.....	36
1.1. Relevance of the topic	36
1.2. Research aim, objectives and theses.....	36
1.3. Scientific novelty of the study.....	37
1.4. Approbation of research results.....	37
1.5. Thesis structure	37
2. MATERIALS AND METHODS.....	38
2.1. Study sites, field and laboratory work	38
2.1.1. Dynamics of ash dieback	38
2.1.2. Intra-seasonal development of <i>Hymenoscyphus fraxineus</i>	38
2.1.3. Climate-growth sensitivity of ash with different crown health condition	39
2.1.4. Genetic diversity and population structure of common ash stands	39
2.1.5. Succession of ash stands	40
2.1.6. Regeneration and health condition of young ash stands	40
2.2. Data analysis and additional data sources	41
3. RESULTS AND DISCUSSION	43
3.1. Dieback of common ash stands	43
3.2. Intra-seasonal development of <i>Hymenoscyphus fraxineus</i>	45
3.3. Sensitivity of common ash to meteorological factors.....	47
3.4. Genetic diversity of common ash in Latvia	48
3.5. Succession of affected ash stands	49
3.6. Natural regeneration of common ash in young stands.....	51
3.6.1. Species composition and ash regeneration.....	51
3.6.2. Incidence of <i>Hymenoscyphus fraxineus</i> in ash advance growth.....	52
3.7. Factors affecting regeneration and health condition of common ash	53
CONCLUSIONS	55
RECOMENDATIONS	56
ACKNOWLEDGEMENTS	57

SAĪSINĀJUMI / ABBREVIATIONS

- ADB – oša audžu kalšana / *ash dieback*
- PSP – ilglaicīgs parauglaukums / *permanent sampling plot*
- DBH – stumbra diametrs krūšu augstumā / *stem diameter at breast height*
- H – koka augstums / *tree height*
- UG – *undergrowth*
- AG – *advance growth*
- GRF – ģenētisko resursu mežs / *genetic resource forest*
- TRW – koka gadskārtu platums / *tree-ring width*
- FI – meža inventarizācija / *forest inventory*
- EL – eksistējošs bojājums / *existing lesion*
- NL – jauns bojājums / *new lesion*

1. DARBA VISPĀRĪGS RAKSTUROJUMS

1.1. Tēmas aktualitāte

Parastais osis aizņem tikai 1–2% no kopējās meža platības Eiropā (Fischer & Lorenz, 2011; Rozsypálek et al., 2017), tomēr tā ir ekoloģiski nozīmīga vietējā ošu suga (Thomas, 2016). Kopš deviņdesmito gadu sākuma Austrumeiropā un desmit gadus vēlāk arī Centrāleiropā un Rietumeiropā novērota strauja oša audžu kalšana (McKinney et al., 2014). Oša kalšanas cēlonis – invazīvā patogēnā sēne *Hymenoscyphus fraxineus* (vēlāk precīzēts zinātniskais nosaukums) – noteikts 2006. gadā (Kowalski, 2006). Kopējā oša mirstība Eiropā svārstās no 6.9 līdz 10.1% gadā (Lenz et al., 2016; Matisone et al., 2018), taču apmēram 1% no ošiem uzrāda paaugstinātu rezistenci (Pliūra et al., 2011; Kjaer et al., 2012; Lobo et al., 2014; Muñoz et al., 2016; Stener, 2018) un reproduktīvo spēju (Semizer-Cuming et al.; 2019). Pamatojoties uz augsto stādīto mežaudžu mirstību (apm. 70%; Coker et al., 2019), oša stādīšana Eiropā ir pārtraukta (Kirisits et al., 2011; Bakys, 2013), taču oša populācijas turpināšanai, daļā no nocirstajām oša audzēm tiek plānota dabiskā atjaunošana. Tādēļ ir svarīgi izprast pašreizejā oša audžu stāvokli Latvijā un, pamatojoties uz reģionāli (Eiropā) un lokāli (audzes līmenī) atšķirīgo ošu vitalitāti, apzināt faktorus, kas var ietekmēt patogēna izplatību un ošu uzņēmību pret slimību dažāda vecuma audzēs. Šāda informācija nepieciešama gan oša audžu apsaimniekošanas plānošanā, gan esošo oša ģenētisko resursu mežaudžu novērtēšanā.

1.2. Promocijas darba mērķis, uzdevumi un tēzes

Promocijas darba mērķis ir noskaidrot parastā oša *Fraxinus excelsior* L. audžu kalšanas dinamiku un faktorus, kas ietekmē koku uzņēmību pret patogēnu; novērtēt slimības skarto audžu sukcesiju un atjaunošanās potenciālu.

Atbilstoši pētījuma mērķim izvirzīti četri pētniecikie uzdevumi:

1. noskaidrot oša audžu kalšanas dinamikas reģionālās atšķirības un tās saistību ar meteoroloģiskajiem faktoriem;
2. noteikt parastā oša ģenētisko daudzveidību un populācijas struktūru;
3. raksturot oša atjaunošanos un sukcesiju slimības skartajās pieaugušajās oša audzēs un jaunaudzēs;
4. novērtēt augšanas apstākļu un saimnieciskās darbības ietekmi uz oša paaugas atjaunošanos un vitalitāti.

Promocijas darba tēzes:

1. intensīvas oša audžu destrukcijas apstākļos Latvijā joprojām pastāv augsts sugas saglabāšanās potenciāls, un nākotnē osis būs sastopams jauktās audzēs kā piemistrojuma suga salīdzinoši nelielā daudzumā;
2. oši ir vitālāki intensīvi apsaimniekotās (koptās, nosusinātās utt.) jauktās audzēs, savukārt piemistrojuma sugām var būt atšķirīga ietekme uz oša fitosanitāro stāvokli;
3. oša pieauguma jutībai pret meteoroloģiskajiem faktoriem ir neizteikta saistība ar oša kalšanu, bet būtisko faktoru kopums norāda uz pieaugošu stresu klimata pārmaiņu rezultātā, kas var samazināt koku rezistenci.

1.3. Pētījuma novitāte

Promocijas darbā pirmo reizi Latvijā detalizēti analizēta invazīvā patogēna izraisīta masveida vietējās koku sugas, parastā oša, mežaudžu kalšana. Pirmo reizi vistuvāk oša audžu izplatības dabiskā areāla ziemeļu robežai novērtēta slimības skarto audžu transformācija un oša dabiskā atjaunošanās dažādos meža tipos. Pirmo reizi Baltijas valstīs novērtēta augšanas apstākļu un saimnieciskās darbības ietekme uz oša paaugas atjaunošanās intensitāti un vitalitāti. Novērtēta oša radiālā pieauguma gaitas un jutības pret meteoroloģiskajiem faktoriem saistība ar oša kalšanu.

1.4. Promocijas darba aprobatācija

Pētījuma rezultāti apkopoti deviņās publikācijās.

- I Laiviņš M., Priede A., **Pušpure^{*} I.** (2016) Spread of *Hymenoscyphus fraxineus* in Latvia: analysis based on dynamics of young ash stands. Proceedings of the Latvian Academy of Science. Section B Natural Exact and Applied Sciences, 70(3), 124–130. <https://doi.org/10.1515/prolas-2016-0020>
- II **Matisone I.**, Matisons R., Laiviņš M., Gaitnieks T. (2018) Statistics of ash dieback in Latvia. Silva Fennica, 52(1), article id 9901. <https://doi.org/10.14214/sf.9901>
- III **Pušpure[†] I.**, Matisons R., Kenigsvalde K., Gaitnieks T., Burķeviča N. (2018) Seasonal development of lesions caused by *Hymenoscyphus fraxineus* on young *Fraxinus excelsior* trees in Latvia. IForest, 11(1), 17–23. <https://doi.org/10.3832/ifor2283-010>
- IV **Pušpure[‡] I.**, Gerra-Inohosa L., Matisons R., Laiviņš M. (2017) Tree-ring width of European ash differing by crown condition and its relationship with climatic factors in Latvia. Baltic Forestry, 23(1), 244–252.

- V Rungis D., Korica A., Gailite A., **Puspure^{*}I.**, Veinberga I. (2016) Analysis of the Genetic Diversity and Population Structure of Latvian Ash (*Fraxinus excelsior* L.) Stands using Nuclear and Chloroplast SSR Markers. Proceedings of the Latvian Academy of Sciences, Section B: Natural, Exact, and Applied Sciences, 70(3), 101–108. <https://doi.org/10.1515/prolas-2016-0017>
- VI **Pušpure^{*} I.**, Laivīņš M., Matisons R., Gaitnieks T. (2016) Understory changes in *Fraxinus excelsior* stands in response to dieback in Latvia. Proceedings of the Latvian Academy of Science. Section B Natural Exact and Applied Sciences, 70(3), 131–137. <https://doi.org/10.1515/prolas-2016-0021>
- VII **Pušpure^{*} I.**, Gerra-Inohosa L., Arhipova N. (2015) Quality assessment of European ash *Fraxinus excelsior* L. genetic resource forests in Latvia. Research for Rural Development, 2, 37–43.
- VIII **Pušpure^{*} I.**, Matisons R., Laivīņš M., Gaitnieks T., Jansons J. (2017) Natural regeneration of common ash in young stands in Latvia. Baltic Forestry, 23(1), 209–217.
- IX **Matisone I.**, Matisons R., Jansons A. (2019) Health condition of European ash in young stands of diverse composition. Baltic Forestry, 25(1), 59–62.

Pētījuma rezultāti prezentēti 15 zinātniskajās konferencēs.

1. Burņeviča N., **Matisone I.**, Zaļuma A., Brūna L., Laivīņš M., Gaitnieks T. (2019). Ash dieback and other actual diseases in Latvia. Consolidating approaches to mitigate the ash dieback disease in Baltic States and Germany, October 16, 2019, Kaunas – October 17, 2019, Vilnius, Lithuania. Referāts.
2. **Matisone I.** (2017). Ash dieback in Latvia: causes, consequences, lessons for forest management. Forestry doctoral school. June 19–22, 2017, Jaunkalsnava, Latvia. Referāts.
3. **Pušpure^{*}I.**, Zaļuma A., Gaitnieks T., Burņeviča N., Matisons R. (2017). Seasonal development of lesions of young common ash in Latvia. Invasive Forest Pathogens & Implications for Biology & Policy, IUFRO Working Party 7.02.02, May 7–11, 2017, Niagara Falls, Ontario. Stenda referāts.
4. **Pušpure^{*}I.**, Matisons R., Laivīņš M., Lībiete Z. (2016). Influence of stand structure on resistance of common ash young stands to ash dieback. Integrating Scientific Knowledge in Mixed Forests EuMIXFOR Final Conference COST Action FP 1206, October 5–7, 2016, Prague, Czech Republic. Stenda referāts.
5. **Pušpure^{*}I.**, Matisons R., Laivīņš M., Gaitnieks T. (2016). Natural regeneration of common ash in young stands in Latvia 3. COST Action FP1103. *Fraxinus* dieback in Europe: elaborating guidelines and strategies

for sustainable management, March 1–3, 2016, Bratislava, Slovakia. Referāts.

6. **Pušpure[‡]I.**, Gerra-Inohosa L., Matisons R., Laiviņš M. (2016). Tree-ring width of European ash differing by crown condition and its relationship with climatic factors in Latvia. Cost action FP1103. *Fraxinus* dieback in Europe: elaborating guidelines and strategies for sustainable management, March 29 – April 3, 2016, Riga, Latvia. Referāts.
7. **Pušpure[‡]I.**, Matisons R., Laiviņš M., Burķeviča N., Gaitnieks T. (2016). Natural regeneration of common ash in young stands in Latvia 2. COST Action FP1103. *Fraxinus* dieback in Europe: elaborating guidelines and strategies for sustainable management, March 29 – April 3, 2016, Riga, Latvia. Referāts.
8. **Pušpure[‡]I.** (2015). Natural regeneration of common ash *Fraxinus excelsior* L. stands in Latvia 1. COST Action FP1103. *Fraxinus* dieback in Europe: elaborating guidelines and strategies for sustainable management. April 12–16, 2015, Dubrovnik, Croatia. Referāts.
9. **Pušpure[‡]I.** (2015). Quality assessment of European ash *Fraxinus excelsior* L. genetic resource forests in Latvia. 21st Annual International Scientific Conference Research for Rural Development 2015, May 13–15, 2015. Jelgava, Latvia. Referāts.
10. **Pušpure[‡]I.** (2015). Comparison of species diversity in two *Fraxinus excelsior* L. woodland key habitat regions of Latvia. 8th International Conference on Biodiversity Research, April 28–30, 2015, Daugavpils, Latvia. Stenda referāts.
11. Laiviņš M., **Pušpure[‡]I.** (2015). The destruction and transformation of *Fraxinus excelsior* forest stands in Latvia. Scientific Conference of the Forest Sector: Knowledge based forest sector, November 4–6, 2015, Riga, Latvia. Referāts.
12. Laiviņš M., **Pušpure[‡]I.**, Gerra-Inohosa L. (2015). The destruction and transformation of *Fraxinus excelsior* L. forest stands in Latvia. Scientific Conference of the Forest Sector: Knowledge based forest sector, November 4–6, 2015, Riga, Latvia. Stenda referāts.
13. Laiviņš M., Gerra-Inohosa L., **Pušpure[‡]I.** (2015). Monitoring of *Fraxinus excelsior* L. forest stands in Latvia. Scientific Conference of the Forest Sector: Knowledge based forest sector, November 4–6, 2015, Riga, Latvia. Stenda referāts.
14. **Pušpure[‡]I.**, Laiviņš M., Gerra-Inohosa L. (2015). The dynamic of shrub layer in *Fraxinus excelsior* L. forest stands in response to ash dieback in Latvia. Scientific Conference of the Forest Sector: Knowledge based forest sector, November 4–6, 2015, Riga, Latvia. Stenda referāts.
15. **Pušpure[‡]I.**, Gerra-Inohosa L., Laiviņš M. (2015). Natural regeneration and vitality of common ash *Fraxinus excelsior* L. forest stands in Latvia.

Nordic-Baltic Forest Conference ‘Wise Use of Improved Forest Reproductive Material’, September 15–16, 2015, Riga, Latvia. Stenda referāts.

1.5. Promocijas darba uzbūve

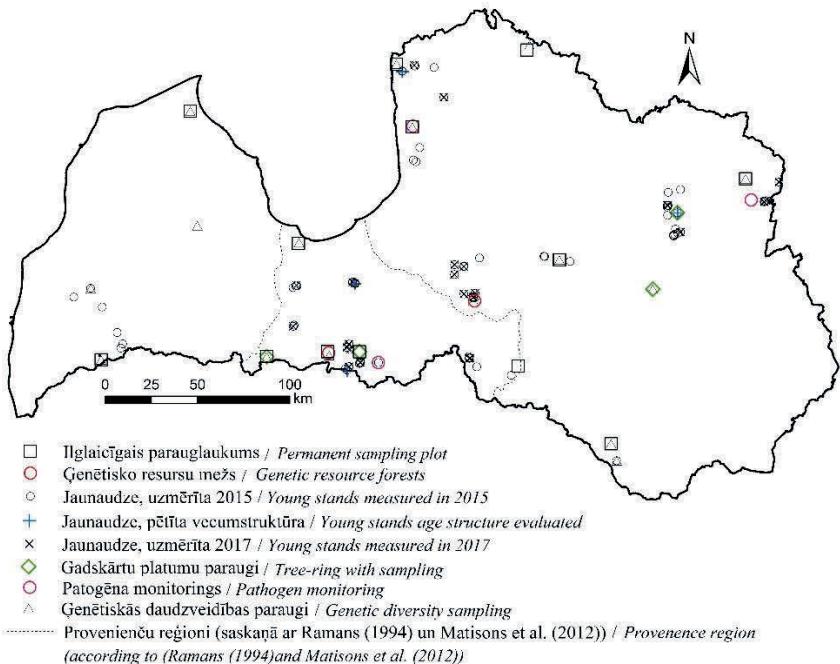
Promocijas darbs sastāv no deviņām publikācijām. Pirmās divas publikācijas (I un II publikācija) raksturo ADB gaitu un apjomus. Patogēna *H. fraxineus* vienas sezonas attīstības dinamika aprakstīta III publikācijā. Oša radiālā pieauguma gaita un jutība pret meteoroloģiskajiem faktoriem saistībā ar ADB pētīta IV publikācijā. Parastā oša ģenētiskā daudzveidība un populāciju struktūra Latvijā raksturota V publikācijā. Nākamajās divās publikācijās (VI un VII) analizēta kokaugu sukcesija ADB skartajās audzēs. Parastā oša dabiskā atjaunošanās jaunaudzēs atkarībā no augšanas apstākļiem un saimnieciskās darbības analizēta VIII un IX publikācijā.

2. MATERIĀLI UN METODES

2.1. Pētījuma objekti, lauka un laboratorijas darbi

2.1.1. Oša kalšanas dinamika

Oša audžu kalšanas dinamika pētīta 15 ilglaicīgajos parauglaukumos (PSP), kas 2005. gadā ierīkoti visā Latvijas teritorijā (II publikācija, 2.1. att.). Parauglaukumi ierīkoti dažāda vecuma (51–138 gadi) audzēs, kur vismaz sākotnēji dominējis osis. Parauglaukumi (izņemot divus sezonāli mitros PSP netālu no Ķemeriem un Ainažiem) ierīkoti līdzīgās normālā mitruma eitrofās augsnēs, kas atbilst gāršas *Aegopodium*, slapjās gāršas *Dryopteris*, lieknās *Filipendula* un platlapju kūdreņa *Oxalis* turfs. mel. meža tipiem (cf. Bušs, 1976). Katrā audzē ierīkots viens aplveida parauglaukums ($R = 15\text{ m}$; $S = \text{ca. } 706\text{ m}^2$). Katrā PSP uzmērīti visi koki (ieskaitot kritālās un stumbēņus) ar stumbras caurmēru krūšaugstumā ($\text{DBH} \geq 6\text{ cm}$, noteikts to stāvoklis (dzīvs vai nokalts), kā arī uzmērīts DBH, augstums (H) un kritālās garums. Mērījumi katrā PSP veikti 2005., 2010., un 2015. gadā.



2.1. att. Pētīto parastā oša audžu izvietojums un koku provenienču reģioni Latvijā / Fig. 2.1. The locations of the studied stands of common ash and tree provenance regions of Latvia

2.1.2. *Hymenoscyphus fraxineus* izraisīto bojājumu dinamika sezona laikā

Patogēna *H. fraxineus* radīto bojājumu attīstības dinamika pētīta trīs (2.1. att.) dabiski atjaunojušās parastā oša audzēs vecumā no 5–8 gadiem, kurās iepriekšējās rotācijas periodā dominējis osis (III publikācija). Novērojumi veikti ik mēnesi no 2015. gada jūnija līdz septembrim, kad siltajos vasaras mēnešos sagaidāma visaugstākā patogēna aktivitāte (Timmermann et al., 2011; Bengtsson et al., 2014). Parauglaukumi reprezentē gāršas meža tipu *Aegopodiumosa* (Bušs, 1976) un atrodas līdzīga labi drenētās auglīgās minerālaugsnēs. Bauskas, Aizpurves un Limbažu audžu biezums atbilstoši bija 5000, 1500 un 1500 koki ha⁻¹. Visās audzēs osis bija valdošā suga ar parastās apses *Populus tremula* L., blīgznas *Salix caprea* L. un parastās kļavas *Acer platanoides* L. (līdz 1500 koki ha⁻¹) piemistrojumu.

Katrā audzē izraudzīti 10 dominantie oši (augstumā 2.5–3.0 m) ar vienu līdz trīs nelieliem stumbra bojājumiem – nekrozēm (maksimālais bojājumu laukums

kokam bija 223.4 cm²). Reizi mēnesī – no jūnija līdz septembrim – katram izvēlētajam kokam izmērīts H, DBH un atbilstoši piecu klašu skalai raksturota koka vitalitāte, kur 1 atbilst veselam kokam, bet 5 nokaltušam (cf. Pušpure et al., 2015). Jūnijā uz caurspīdīga papīra apvilkta kontūra visiem redzamajiem bojājumiem uz stumbriem, zariem un galotnēm. Kontūra (virs iepriekšējā mērījuma) pārzīmēta katru mēnesi, pievienojot arī jaunos bojājumus. Pēc pēdējās apsekošanas septembrī ievākti bojāto koku daļu paraugi (stumbriem un lielākajiem zariem), kas laboratorijā nomizoti, pēc tām uz caurspīdīga papīra uzzīmēta slimības rezultātā iekrāsotās koksnes kontūra. Vēlāk šie koksnes paraugi izmantoti patogēna *H. fraxineus* izdalīšanai. No papīra pēc iezīmētajām kontūrām, izmantojot TAMAYA digitālo planimetru PLANIX 10S “Marble”, uzmērīts katras bojājuma ikmēneša laukums.

Patogēna *H. fraxineus* izdalīšanai no 17 iepriekš ievāktiem paraugiem no koksnes nekrozes robežas (mizas kopā ar veselo/bojāto koksni) ar skalpelī izgrieza nelielus ca. 8×8 mm gabaliņus (Schumacher et al., 2009). Katru iegūtu paraugu sterilizēja 30 sekundes, turot 35% ūdenraža peroksīdā, pēc tam nomazgājot divas reizes vienu minūti sterilizētā destilētā ūdenī. Pēc izžāvēšanas paraugus ievietoja iesala agara barotnē un četras nedēļas inkubēja tumsā 20°C temperatūrā. Visas citas no paraugiem izaugušās sēnes vienreiz trīs dienās mehāniski atdalītas. Patogēns *H. fraxineus* mikroskopiski identificēts, pamatojoties uz Kowalski (2006).

2.1.3. Oša vitalitāte un jutība pret meteoroloģiskajiem faktoriem

Lai raksturotu oša vitalitātes saistību ar pieauguma jutību pret meteoroloģiskajiem faktoriem (IV publikācija), analizētas četras pieaugušas oša audzes, divas Latvijas austrumu un divas rietumu daļā (cf. Baumanis et al., 2001; Matisons et al., 2012; 2.1. att.). Koku vainagu stāvoklis audzēs bija atšķirīgs (no veseliem līdz stipri bojātiem). Katrā audzē izvēlēti 10 dominantie oši ar vizuāli veseliem (vainaga atmirums ≤10%) un 10 oši ar bojātiem vainagiem (vainaga atmirums 30–60%). Ar Preslera svārpstu katram kokam no pretējām stumbra pusēm krūšu augstumā ievākti divi koksnes paraugi. Ievāktie koksnes paraugi laboratorijā izžāvēti līdz gaissausam stāvoklim, ielīmēti fiksācijas planšetēs un slīpēti ar dažādu frakciju smilšpapīru (no 120 līdz 400 graudi uz collu). Lai labāk atpazītu gadskārtas un uzlabotu kontrastu starp agrīno un vēlīno koksni, noslīpēti paraugu virsmas apstrādātas ar baltu krītu. Gadskārtu platumi (TRW) uzmērīti, izmantojot mērīšanas sistēmu Lintab 5 (RinnTECH, Heidelberg, Germany).

2.1.4. Parastā oša populāciju struktūra un ģenētiskā daudzveidība

Parastā oša populāciju struktūra un ģenētiskā daudzveidība analizēta 16 audzēs visā Latvijā (2.1. att.) (V publikācija). Divas no šīm audzēm izraudzītas kā oša ģenētisko resursu meži (GRF). Katrā audzē (apmēram 2500 m² platībā) nejauši izvēlēti 24 dabiski atjaunojušies oši, no kuriem 1–2 m augstumā ievāktas vairākas lapas. Kopā analizēti 372 oša indivīdi.

Izmantojot uz CTAB balstītu metodi, no lapām izdalīta DNS (Porebski et al., 1997). Genotipēšana veikta, izmantojot sešus kodola SSR markierus (Femsat14, Femsat10, Femsat11, Femsat16, Femsat19) (Lefort et al., 1999) un M2-30 (Brachet et al., 1999), kā arī sešus hloroplastu markierus ccmp2, ccmp4, ccmp6, ccmp10, ccmp7 un ccmp3 (Weising et al., 1999). Polimerāzes kēdes reakcija (PCR) veikta Eppendorf Mastercycler ep gradienta termālajā cilindrā. Amplifikācijas fragmenti tika izdalīti ar ABI Prism 3130xl Genetic Analyzer (Applied Biosystems) iekārtu.

2.1.5. Parastā oša audžu sukcesija

Oša mežaudžu sukcesija analizēta 15 PSP (2.1. att.). Katrā PSP paaugas un pameža raksturošanai (VI publikācija) septiņu metru attālumā no parauglaukuma centra ierīkoti trīs mazāki aplveida parauglaukumi ($R = 5\text{ m}$, $S = \text{ca. } 78.5\text{ m}^2$). Parauglaukumos uzmērīts visu pameža un paaugas indīvīdu (kuriem DBH $\leq 6\text{ cm}$) augstums. Mērījumi veikti 2005., 2010. un 2015. gadā. Papildus tam oša audžu sukcesija novērtēta divos GRF netālu no Skrīveriem un Bērvircavas (2.1. att.) (VII publikācija). Kopumā analizētas 28 GRF audzes (nogabali) Skrīveros un 73 GRF audzes Bērvircavā. Audžu vecums svārstījās no 20–126 gadiem; osis tajās bija (joprojām vai pirms ADB) dominējošā suga ar parastās gobas, parastās apses, melnalkšņa *Alnus glutinosa* L., āra bērza u.c. sugu piemistrojumu. Audzēm raksturīgi augļīgi augšanas apstāklī (gāršas, slapjās gāršas vai platlapju āreņa *Mercurialisosa mel.* meža tipos). Katrā audzē pēc nejaušības principa ierīkots viens 20×20 m parauglaukums, kurā noteikts katras I stāva sugars projektīvais segums (%). Pa parauglaukuma vienu diagonāli ierīkots viens 25×1 m parauglaukums, kur uzskaītas visas paaugas un pameža sugars ($H \leq 7.0\text{ m}$), ošu vitalitāte novērtēta piecu klašu skalā (cf. Pušpure et al., 2015).

2.1.6. Oša dabiskā atjaunošanās un vitalitāte jaunaudzēs

Oša dabiskā atjaunošanās analizēta 90 jaunaudzēs visā Latvijas teritorijā (2.1. att.) (VIII publikācija). Pētīto audžu vecums bija no 5–40 gadiem, nogabalu platība pārsniedza vienu ha, un osis iepriekšējā rotācijā veidoja $\geq 40\%$ no audzes krājas. Parauglaukumi lielākoties ierīkoti gāršas, slapjās gāršas, platlapju

kūdreņa un platlapju āreņa *Mercurialis mel.* meža tipos (cf. Bušs, 1976). Katrā audzē (nogabalā) pa garāko diagonāli ierīkots viens 100×2 m parauglaukums, kur uzskaitīti visi paaugas un pameža indivīdi līdz 7 m augstumam un nomērīts to augstums. Vitalitāte katram osim raksturota piecu klašu skalā (cf. Pušpure et al., 2015). Ošu vecuma noteikšanai četrās no šīm 90 audzēm (divas sešus gadus un divas astoņus gadus vecas; 2.1. att.), nozāģējot visus parauglaukumā esošos ošus, virs sakņu kakla ievākti stumbra paraugi (ripas). Nozāģētajiem ošiem uzmērīts augstums un stumbra caurmērs virs sakņu kakla, kā arī noteikta vitalitāte. Augstuma analīzei no visiem ošiem katrā audzē nejauši izvēlēti 10 koki katrā augstumklasē (7 klases; koka augstums 0–3 m ar 0.5 m intervālu). Ievāktie paraugi laboratorijā noslēpti, mikroskopā uzskaitītas gadskārtas. Audzes uzmērītas 2015. gadā.

Oša vitalitātes vērtējumam atkarībā no jaunaudzes sastāva (IX publikācija) no 90 audzēm (VIII publikācija) izvēlētas 35 dažādu dominējošo sugu jaunaudzes vecumā no 26 līdz 36 gadiem. Atlase veidota tā, lai audzes, kurās dominē melnalksnis, baltalksnis, āra bērzs, osis un parastā egle, Latvijas rietumu un austrumu dalā būtu vienādās proporcijās (2.1. att.). Audzes apsekotas 2017. gadā, 100×2 m parauglaukumā uzmērīts paaugas un pameža augstums (atbilstoši 2015. gada metodikai, tikai bez stumbra paraugu ievākšanas).

2.2. Datu analīze un papildu datu avoti

Jaunaudžu (<41 gads) platību dinamika (relatīvās izmaiņas) Latvijā analizēta trīs gadu periodos no 2000.–2009. gadam (līdz 2015. gadam kopējai platībai) (I publikācija), balstoties uz Valsts meža dienesta datu bāzes datiem (Valsts meža dienests, 2019). Rajons izmantots kā statistikas vienība, analīzē rajoni sagrupēti Ramana (1994) definētajos fiziogeogrāfiskajos dabas rajonos. Dabas rajoni, kuros oša audžu platība 2000. gadā bija <200 ha, no analīzes izslēgti. Telpiskā analīze veikta, izmantojot Arc View 9.1 programmatūru (ESRI, 2006).

Dažādi audžu raksturlielumi – meža tipi, vecums, kopšanas reižu skaits, audzes krāja, iepriekšējās rotācijas un pašreizējais audzes sastāvs (formula) – kas izmantoti II., III., IV., VII., VIII. un IX. publikācijā, iegūti no Valsts meža dienesta datu bāzes (Valsts meža dienests, 2019).

Pāru *t*-tests (izmantojot Bonferroni transformāciju *p*-vērtībām) veikts, lai novērtētu bojājumu laukuma pieaugumu starp secīgajiem novērojumiem (III publikācija). Dispersijas analīze (ANOVA) lietota, lai noteiktu paaugas oša biezumu atkarībā no I stāvā dominējošās sugas (VI un VII publikācija), kā arī, lai noteiktu kopējo un katras sugas atjaunošanās biezumu dažādos novērojumu periodos (VI publikācija). Šī pati analīze izmantota, lai novērtētu ošu diametra, augstuma un vecuma atšķirības starp audzēm un vitalitātes klasēm (VIII publikācija), kā arī atšķirību noteikšanai starp bojājumu lielumu un to izplešanās ātrumu (kokam) saistībā ar to izvietojumu uz koka un vecumu (eksistējošais (EL)

vai jaunais (NL) bojājums); oša vitalitāti starp audzēm (III publikācija). Saistības starp ošu diametru, vecumu un augstumu novērtētas ar lineāro modeli (VIII publikācija). Ar šo modeli analizēta arī oša vitalitāte atkarībā no I stāvā projektiņvā seguma un I stāvā dominējošas sugas (VII publikācija). Ar χ^2 testu salīdzināts paaugas un pameža (kopā un atsevišķi) sastāvs starp novērojumu periodiem (VI publikācija).

Ar Pīrsona korelācijas analīzi novērtētas sakarības starp paaugas oša biezumu un kokaugū skaitu pamežā/paaugā (VII un VIII publikācija), kā arī saistība starp paaugas/pameža (un abu kopā) un nokaltušo ošu biezumu I stāvā (VI publikācija). Šī analīze izmantota, lai novērtētu oša vitalitāti atkarībā no koka augstuma, vecuma (VIII publikācija), kā arī starp bojājumu laukumu zem un virs mizas (III publikācija). Neparametriskā Kendala korelācijas analīze izmantota lineārās sakarības starp oša atjaunošanās biezumu un sugu bagātību audzē noteikšanai (VI publikācija), kā arī koku morfometrisko parametru (H, D) ietekmes uz to vitalitāti novērtēšanai (III publikācija).

Vispārinātais lineārais modelis, izmantojot Gausa regresiju, lietots, lai analizētu reģionu un sugu kompozīcijas (paaugā un I stāvā dominējošā suga) ietekmi uz oša atjaunošanos (VIII publikācija). Ar vispārināto lineāro modeli, izmantojot Puasona regresiju, analizētas atšķirības starp aktīvo/neaktīvo/latento bojājumu skaitu uz koka, kā arī atšķirības starp NL un EL skaitu atkarībā no to izvietojuma uz koka, apsekošanas datuma, oša vitalitātes un parauglaukuma (III publikācija). Atšķirības starp paaugas oša biezumu atkarībā no meža tipa, audzes vecuma (klasēs), sugu sastāva (paaugā dominējošā suga) analizētas ar vispārināto lineāro jauktā efekta modeli (VIII publikācija). Jaukto modeļu būtiskums novērtēts, izmantojot *Likelihood ratio* testu (West et al., 2006). Datu kopu un modeļu atlikuši atbilstība normālajam sadalījumam pārbaudīta, izmantojot grafisko analīzi (Elferts, 2013).

Jaukta tipa ranžētā binomiālā regresija izmantota, lai novērtētu paaugas augstuma un pameža biezuma ietekmi uz oša vitalitāti starp reģioniem (VIII publikācija). Ar šo metodi analizēts arī oša vitalitātes (klašu) izmaiņas saistībā ar audzes struktūru un sastāvu (IX publikācija). Koks izmantots kā novērojums, bet parauglaukums kā nejaušības efekts (*random intercept*). Modeļa izstrādes laikā, balstoties uz arbitrārās atlases principiem, pārbaudīti dažādi regresori un to kombinācijas. Vienlaicīgi kopā testēti līdz pat astoņiem regresoriem. Labākais modelis atlasīts, balstoties uz Akaikes informācijas kritēriju (AIC), kā arī modeļu atbilstību priekšnosacījumiem. Būtiskajiem regresoriem pārbaudīta kolinearitāte (Fox & Weisberg, 2011).

Detrendētā korespondentanalīze lietota, lai noteiktu sugu kompozīciju izmaiņas laikā (VI publikācija).

Augšanas gaita un tās jutība pret meteoroloģiskajiem faktoriem ošiem ar dažādu vitalitāti novērtēta ar dendrochronoloģijas metodēm (IV publikācija). Visas nomērītās gadskārtu platumu rindas šķērsdatētas, un pārbaudīta to

kvalitāte. Datu kopu raksturošanai aprēķināts populācijas signāla izpausmes indekss (EPS), trokšņa līmenis (Wigley et al., 1984), sinhronitāte (*Gleichläufigkeit*), starprindu korelācijas un pirmās kārtas autokorelācijas koeficients. Katrai audzei/grupai (bojāti un veseli) no šķērsdatētajām koku gadskārtu platumu rindām izveidotas atlikumu hronoloģijas. Izmantota dubultā detrendēšana ar negatīvo eksponenciālo un trešās pakāpes līknēm. Meteoroloģisko signālu noteikšanai hronoloģijās izmantota būtstrepa Pīrsona korelācijas analīze. Meteoroloģiskajiem faktoriem, kas uzrādīja būtisku korelāciju ar TRW, tika pārbaudīta kolinearitāte. Tīkloti meteoroloģiskie dati – vidējā gaisa temperatūra, nokrišņu summa un standartizēti nokrišņu iztvaikošanas indeksi pa mēnešiem – iegūti no Austrumanglijas Universitātes tiešsaistes datu krātuves (Harris et al., 2014).

Oša populāciju struktūru noteikta, izmantojot molekulārās ģenētikas analīzes (V publikācija). Amplificētie DNA fragmenti vizualizēti, izmantojot GeneMapper 3.5. Hloroplastu marķieru dati apvienoti haplotipos. Kodolu SSR dati analizēti ar Fstat 2.9.3.2 (Goudet, 2001) un GenAlEx 6.5 (Peakall & Smouse, 2012) programmatūrām. Oša ģenētiskā daudzveidība analizēta ar dendrogrammu palīdzību, kas veidotas programmatūrā MEGA 5.2 (Tamura et al., 2011). Baja klāsteranalīze ar STRUCTURE 2.1 (Pritchard et al., 2000) izmantota, lai novērtētu iespējamo nSSR genotipu klāsteru skaitu. Iespējamais klāsteru skaits raksturots ar delta K kritēriju (Evanno et al., 2005), izmantojot STRUCTURE HARVESTER 0.6.93 programmatūru (Earl & vonHoldt, 2012).

Datu apstrāde veikta pie būtiskuma līmeņa $\alpha = 0.05$ programmā R v. 3.6.1 (R Core Team, 2019), izmantojot paketes “lme4” (Bates et al. 2015), “ordinal” (Christensen, 2018), “car” (Fox & Weisberg, 2011), “lmerTest” (Kuznetsova et al., 2015), “dplR” (Bunn, 2008) un “multcomp” (Hothorn et al., 2008).

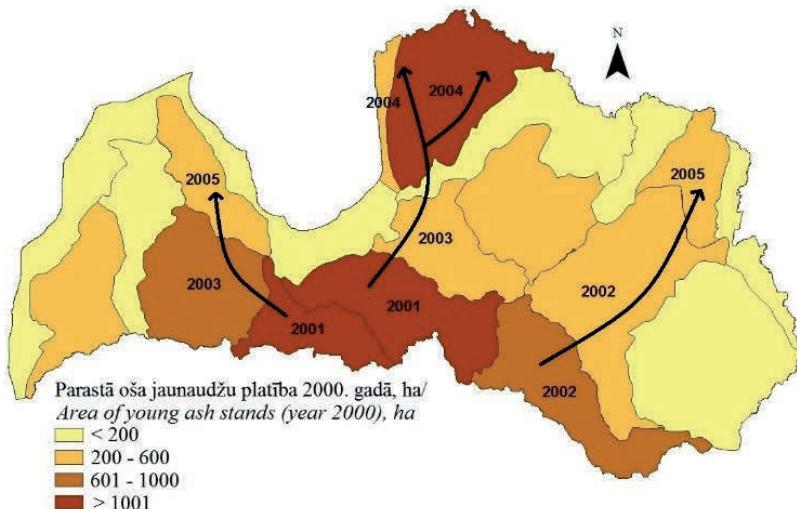
3. REZULTĀTI UN DISKUSIJA

3.1. Parastā oša audžu kalšanas raksturojums

Oša kalšana izraisīja strauju oša audžu platību un krājas samazināšanos (II publikācija), kas bija izteikts tieši jaunaudzēs (I publikācija). Oša jaunaudžu platība laika posmā no 2000.–2015. gadam samazinājās 4.4 reizes. Tas ietekmēja arī oša audžu vecumstruktūru Latvijā, jo jaunaudžu (<40 gadi) proporcija no kopējās oša mežaudžu platības samazinājās no 43% 2000. gadā uz 17% 2015. gadā. Novērojumu sākumposmā no 2000.–2006. gadam platību samazināšanās bija straujāka (vidēji 805 ha gadā), taču vēlāk (2007.–2015. gads) tā samazinājās lēnāk (vidēji 279 ha gadā), norādot uz procesiem, kas atkarīgi no biezības. Līdzīgi rezultāti publicēti arī citās valstīs. Piemēram, Lietuvā laika posmā no 2001.–2015. gadam oša audžu platība samazinājās par 2043 ha gadā

(Pliūra et al., 2017), bet Rumānijā no 2001.– 2010. gadam par 415 ha gadā (Chira et al., 2017).

Oša jaunaudžu kalšana sākotnēji – 2000. gadā – konstatēta Latvijas dienvidu daļā (Zemgales līdzenumā), kas robežojas ar Lietuvu, kur ADB jau bija konstatēta (Juodvalkis & Vasilauskas, 2002). No 2001. gada, iespējams, kā migrācijas koridorus izmantojot zemienes un upju ielejas, ADB strauji izplatījās ziemelē virzienā (3.1. att.). Centrāleiropā tieši upes tiek uzskatītas par galveno ADB izplatības ceļu (Chira et al., 2017). Līdz 2006. gadam ADB bija masveidīgi izplatījusies pa visu Latvijas teritoriju. Patogēna *H. fraxineus* izplatības ātrums bija apm. 40 km gadā, kamēr Itālijas ziemelū daļā tas bija 50–60 km gadā (Luchi et al., 2012), bet Norvēģijā svārstījās no 25–78 km gadā (Børja et al., 2017; Solheim & Hietala., 2017). Latvijā ADB izplatība bija lēnāka augstienē rajonos, kur oša audzes izvietotas mozaīkas veidā, līdz ar to oša audžu blīvums un konektivitāte ir zemāka nekā, piemēram, Vācijā (Enderle et al., 2018).



3.1. att. Hipotētiskie *Hymenoscyphus fraxineus* izplatības ceļi Latvijā

Ar gadiem norādīta patogēna izplatība Latvijā/

Fig. 3.1. Hypothetical migration routes of *Hymenoscyphus fraxineus* in Latvia
Dates indicate the spread of *H. fraxineus* infection across Latvia

Oša kalšanas apjomi Latvijā, balstoties uz meža inventarizācijas (FI) un PSP datiem, analizēti II publikācijā. Atbilstoši FI datiem, audžu platība, kurās dominēja osis, no 1998. līdz 2015. gadam samazinājās gandrīz divkārt. Šī samazināšanās notika ātrāk (par ca. 6%) valsts rietumu daļā, kur bija lielāka audžu platība un savienojamība (Liepiņš et al., 2016), kas varēja veicināt slimības izplatīšanos (Enderle et al., 2018).

Starp datu avotiem novērota neatbilstība attiecībā uz ADB skarto audžu pieauguma dinamiku. Oficiālā (FI) statistika uzrādīja pakāpenisku krājas palielināšanos oša dominējošajās audzēs no 2005.–2015. gadam (3.1. tabula). Savukārt pēc PSP datiem konstatēta krājas samazināšanās no ca. 320 m³ ha⁻¹ 2005. gadā uz 151 m³ ha⁻¹ 2015. gadā. Attiecīgi mirušās koksnes krāja palielinājās no 18 m³ ha⁻¹ līdz 212 m³ ha⁻¹ (3.1. tabula). Koksnes krājas izmaiņas bija līdzīgas Latvijas rietumu un austrumu daļā.

3.1. tabula / Table 3.1

Oša audžu statistika Latvijā saskaņā ar Latvijas Valsts meža dienesta un ilglaicīgo parauglaukumu datiem laika posmā no 2005.–2015. gadam.

Izkliede raksturota ar ticamības intervālu 95% /

Statistics of ash stands in Latvia according to data from Latvia State Forest Service and permanent sampling plots for the period 2005–2015.

The 95% confidence intervals are shown for the permanent sampling plot data

Statistiskais rādītājs	Gads / Year		
	2005.	2010.	2015.
Latvijas Valsts meža dienesta dati / Latvia State Forest Service data			
Kopējā audžu platība, ha / Total stand area, ha	18315.70	16263.50	13673.71
Kopējā koksnes krāja m ³ / Total standing stock m ³	3737303	3698663	3410624
Vidējā koksnes krāja, m ³ ha ⁻¹ / Mean standing volume, m ³ ha ⁻¹	204.05	227.42	249.43
Ilglaicīgo parauglaukumu dati / Permanent sampling plot data			
Dzīvi / Living			
Audzes biezums, indivīdi ha ⁻¹ / Stand density, individuals ha ⁻¹	256±55	136±45	77±32
Koksnes krāja, m ³ ha ⁻¹ / Standing volume, m ³ ha ⁻¹	322±89	246±77	151±59
Nokalnuši / Deadwood			
Audzes biezums, indivīdi ha ⁻¹ / Stand density, individuals ha ⁻¹	74±50	178±82	233±79
Koksnes krāja, m ³ ha ⁻¹ / Standing volume, m ³ ha ⁻¹	18±14	119±54	212±66

Koku izdzīvošanas rādītāji Latvijas rietumu un austrumu daļā bija līdzīgi; attiecīgi no 2005.–2009. gadam un 2010.–2015. gadam mirstības koeficients ($r\%$) bija 9.6% un 8.2% gadā. Oša kopējā mirstība Latvijā bija zemāka nekā Lietuvā un Vācijā (attiecīgi, 6.9% pret 8.7% un 10.1% gadā; cf. Pliūra et al., 2017; Enderle et al., 2017), norādot uz iespējamī augstāku Latvijas oša audžu noturību. Taču tā bija augstāka nekā vidēja vecuma ($r\% = \text{ca. } 6\% \text{ gadā}$) un pāraugušiem kokiem (ca. 3% gadā) Norvēģijā (Timmermann et al., 2017), briestaudzes vecuma kokiem Austrijā (0.3% gadā, Keßler et al., 2012) vai

“ilgdzīvojošajiem” kokiem Zviedrijā (ca. 1% gadā; Bengtsson & Senström, 2017), norādot uz vecāko koku labāku noturību pret patogēnu. Novērots, ka koku krāja samazinājās ($r\% = 5.3\%$ gadā; 3.1. tabula) lēnāk nekā biezums, kas varētu būt saistīts ar “ilgdzīvojošo” koku klātbūtni pētītajās oša populācijās. Paaugstinātā “ilgdzīvojošo koku” rezistence, kas novērota arī citos pētījumos (Skovsgaard et al., 2010; McKinney et al., 2011a), visdrīzāk izskaidro $r\%$ atšķirības atkarībā no audzes biezuma un koksnes krājas (3.1. tabula).

Paaugstinātā mirstība, kas aprēķināta, balstoties uz oša biezuma izmaiņām ADB sākumposmā (3.1. tabula), norāda, ka lielākā daļa oša populācijas bija ļoti uzņēmīga pret patogēnu (McKinney et al., 2014). Šādas mirstības tendences saskan ar Marçais et al. (2017) un Coker et al. (2019) pētījumiem, kur novērots, ka 6–8 gadus pēc spēcīgas infekcijas mirstības rādītājiem ir tendenze samazināties.

Oša kalšanu izraisošais patogēns *H. fraxineus* izolēts 6 no 17 ievāktajiem paraugiem (35%), kas apstiprina konkrētā patogēna saistību ar oša bojāeju Latvijā (III publikācija). Pozitīvo paraugu proporcija bija zemāka nekā Zviedrijā (Bengtsson et al., 2014) un Vācijā (Schumacher et al., 2009), kas, iespējams, liecina par sekundāro patogēnu iesaistīšanos (Husson et al., 2012), kas šajā pētījumā netika analizēti. Zemā *H. fraxineus* klātbūtne var būt saistīta ar sezonālo (McKinney et al., 2011b; Bengtsson et al., 2014), kā arī individuālo (Schumacher et al., 2009) vairķermeņu daudzuma variācijām, un intensīvo paraugu virsmas sterilizēšanu pirms inkubācijas. Nevienmērīgā dažāda vecuma audžu, kā arī dažādu koku inficēšanās vienā audzē un nevienmērīgi mirstības rādītāji Latvijas un Eiropas kontekstā norāda uz dažādiem lokāliem faktoriem, kas varētu ietekmē oša rezistenci.

3.2. Patogēna *Hymenoscyphus fraxineus* bojājumu vienas sezona attīstības dinamika

Oša kalšana lielākoties norit strauji; koki nokalst dažu gadu laikā pēc pirmo simptomu parādīšanās (atsevišķos gadījumos simptomi var nebūt redzami), bet dažiem kokiem slimība var būt hroniska, un to vitalitāte samazinās pakāpeniski (Bakys et al., 2009b; Timmermann et al., 2011; Enderle et al., 2013; Landolt et al., 2016). Analizējot bojājumu sezonālās attīstības dinamiku, var prognozēt, vai inficētie koki nokaltīs ātri, vai tiem attīstīsies hroniski bojājumi (Bengtsson et al., 2014). Patogēna *H. fraxineus* izraisīto stumbra, zaru un galotņu bojājumu attīstība pētīta trīs jaunaudzēs (III publikācija). Lielākā daļa analizēto bojājumu (67%) bija EL, lielākoties uz stumbriem (50%). Jaunie bojājumi, kas veidoja 33%, visbiežāk parādījās novērojumu sākumperiodā – jūnijā un jūlijā, norādot uz bojājumu aktivitātes sezonālo raksturu, ko var skaidrot ar lapu un dzinumu nobriešanu (Schumacher et al., 2009; Timmermann et al., 2011). Nemot vērā, ka *H. fraxineus* saimniekaugu inficē caur dzinumiem un lapām (Kirisits & Cech,

2009; Kirisits et al., 2009; Cleary et al., 2013), lielākā daļa NL parādījās uz zariem (55%), kas neietekmē augstuma pieaugumu; tomēr jāņem vērā, ka kokam zaru ir vairāk nekā galotņu.

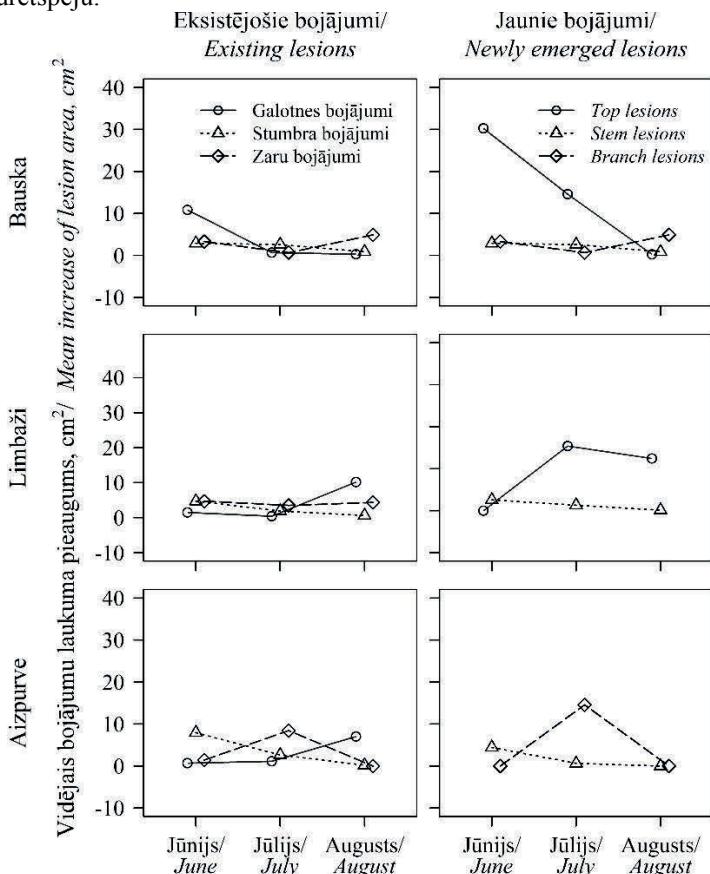
Bojājumu aktivitāte un izplešanās (laukuma pieaugums) ir saistīta ar meteoroloģiskajiem faktoriem (temperatūru) – visaugstākā tā bija jūnijā un jūlijā, kad novērota arī augstākā gaisa temperatūra (ca. 15–18°C), kas ir tuvu patogēna *H. fraxineus* optimālajai augšanas temperatūrai – 20°C (Kowalski & Bartnik, 2010; Timmermann et al., 2011). Bojājumu izplešanās būtiski atšķirās starp EL un NL, kā arī starp dažādām EL atrašanās vietām uz koka (3.2. att.). Bojājumu laukums palielinājās vidēji no $52.5 \pm 11.3 \text{ cm}^2$ (vidējais \pm standartklūða) vienam kokam jūnijā līdz $92.1 \pm 14.7 \text{ cm}^2$ novērojumu beigās septembrī (3.2. att.). Visātrāk palielinājās galotņu un zaru bojājumu laukums, jo tie ir tuvu koka stumbram, pa kuru arī notiek patogēna izplatība saimniekaugā (Schumacher et al., 2009), turklāt šajās vietās kokam ir plānāka miza, kas atvieglo infekcijas simptomu attīstību (Husson et al., 2012). Jaunie bojājumi attīstās trīs reizes ātrāk nekā EL, norādot, ka pirmajos mēnešos pēc parādīšanās bojājums strauji palielinās līdz noteiktam izmēram. Līdz ar to var secināt, ka saimniekaugam ir vajadzīgs apmēram mēnesis, lai vismaz daļēji ierobežotu patogēna attīstību. No otras puses, tas varētu būt saistīts ar jauno sēnu indivīdu augstāku aktivitāti (Lygis et al., 2016). Iegūtie dati liecina par koka spēju izdzīvot un augt arī pie augsta infekcijas fona.

Sezonas laikā 24% zaru un 22% galotņu bojājumu pilnīgi apņēma inficēto zaru/galotni, izraisot to nokalšanu. Tomēr novērota arī saimniekauga spēja ierobežot infekcijas izplatību (Bengtsson et al., 2014). No EL 22% bija neaktīvi, 13% zaru un 7% galotņu bojājumu vairs neizplatījās tālāk, tiem sasniedzot zaru pamatu vai stumbru. Tas varētu būt saistīts ar koksnes anatomiskajām īpašībām, piemēram, atšķirībām vadaudu lielumā un savienojamībā, kā arī ar serdes diametra atšķirībām starp ikgadējiem augstuma pieaugumiem (Schweingruber, 2007). Taču novērota arī bojājumu pāreja no koku galotnēm un zariem uz stumbriem, jo 18% galotņu bojājumu turpināja izplatīties uz leju pa stumbru, kas liecina par šo bojājumu turpmāku attīstību nākamajā sezonā.

Oša vidējā vitalitāte (klasēs) pasliktinājās no 1.6 aktīvās veģetācijas sezonas sākumā uz 2.9 tās beigās. Tomēr vidējā NL proporcija, zemā koku mirstība (3.3%, cf. Lygis et al., 2014) norāda uz hronisku simptomu veidošanos. Neaktīvo bojājumu klātbūtne norāda, ka koks spēj ierobežot patogēna izplatību (Pallardy, 2008).

Pētījumā nav konstatēta būtiska sakarība starp koka vitalitāti novērojumu perioda sākumā un EL/NL attīstību, kā arī koka vitalitāti un bojājumu skaitu, kas norāda uz to, ka infekcijas fons visiem kokiem neatkarīgi no iepriekšējās infekcijas ir līdzīgs. Nav konstatētas būtiskas sakarības starp EL un NL skaitu, norādot uz līdzīgu bojājuma rašanās varbūtību neatkarīgi no iepriekšējās infekcijas, līdz ar to lielāka ietekme ir nejaušajiem procesiem vai mikroklimatam.

Ošu izdzīvošanas iespējas ir individuālas, tomēr lielākajai daļai koku konstatēti hroniski bojāumi, kas labvēlīgos apstāklos, iespējams, varētu strauji progresēt. Apmēram $\frac{1}{5}$ koku konstatētas nokaltušas galotnes, tādējādi samazinot to konkurētspēju.



3.2. att. Eksistējošo (pirms novērojumu uzsākšanas) un jauno (parādās novērojumu laikā) bojājumu laukumu vidējais pieaugums mēnesī pētītajās audzēs atkarībā no bojājumu atrašanās vietas uz koka /

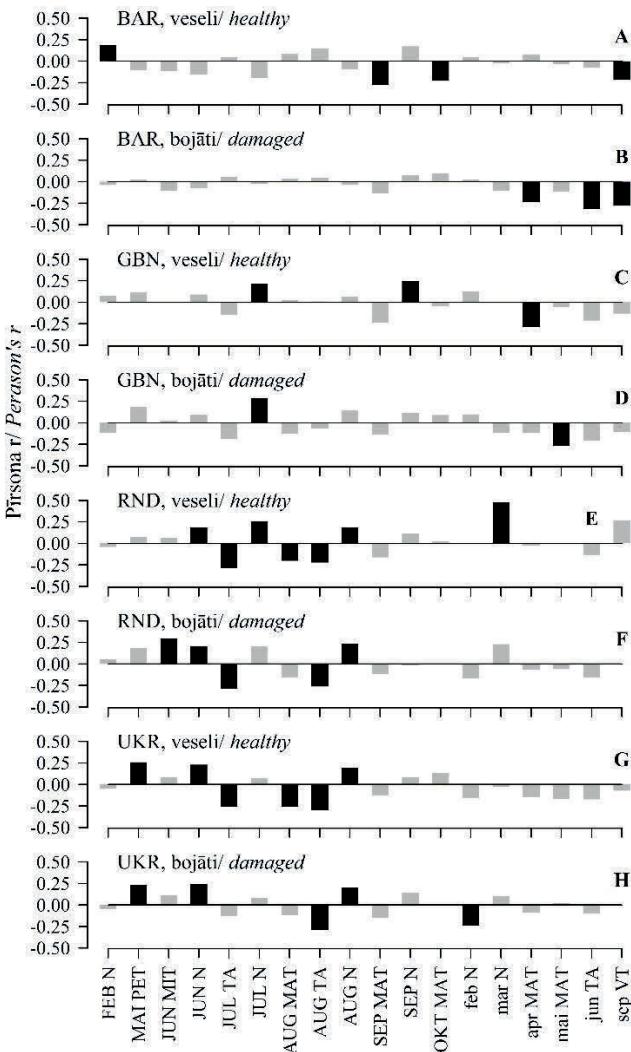
Fig. 3.2. The mean monthly increase in area of the lesions existing before the observation period and newly emerging lesions in the studied stands according to the location on trees

3.3. Parastā oša jutība pret meteoroloģiskajiem faktoriem

Augšanas gaita un koku jutība pret meteoroloģiskajiem faktoriem var ietekmēt koku uzņēmību pret patogēniem (Helama et al., 2009; Tulik et al., 2018), tāpēc šāda informācija var būt vērtīga, novērtējot ADB saistību ar meteoroloģiskajām izmaiņām. Lai arī Latvijā osis atrodas tuvu tā dabiskā izplatības areāla ziemeļu robežai (BFW, 2020), augšanas individualitāte bija diezgan izteikta, līdzīgi kā tas ir kokiem optimālos apstākļos (Fritts, 2001). Tomēr novērotas kopējas tendences (IV publikācija). Oša uzņēmība pret patogēnu varētu būt saistīta ar koku novecošanos (Enderle et al., 2013), jo veselie koki bija jaunāki, tiem bija lielāks vidējais TRW un mazāka autokorelācija (0.77 vs. 0.82) nekā bojātajiem. Atšķirīgais pieaugums starp grupām (veseli un bojāti oši) liecināja par saistību ar koku sociālo stāvokli (t.i., Krafta klasēm) (Timmermann et al., 2011; Martin-Bento et al., 2008). Bojātajiem kokiem pēdējās desmitgadēs novērota nomākta augšana un paaugstināta atkarība no barības vielu rezervēm (autokorelācija).

Latvijas centrālajā daļā, TRW novērota jutība pret meteoroloģiskajiem faktoriem iepriekšējā veģetācijas sezonā un miera periodā, kas liecina par vides faktoru ietekmes pārnesei laikā (Zweifel, 2020). Sugām ar aplocēs izkārtotiem vadaudiem barības vielu rezerves galvenokārt tiek izmantotas agrīnai augšanai (Barbaroux & Breda, 2002), kas ietekmē pieaugumu turpmākajā sezonā (Tyree & Zimmermann, 2002). Attiecīgi, vasaras nokrišņi atstāja pozitīvu ietekmi uz TRW (3.3. att.), norādot uz ūdens deficitu. Temperatūru maiņa var apgrūtināt fizioloģiskos procesus (Pallardy, 2008; Berry & Downton, 1982), izskaidrojot diennakts temperatūru amplitūdu negatīvo ietekmi uz TRW (3.3. att.). Nokrišņu un temperatūras ietekme iepriekšējā augustā bija vērojama visos parauglaukumos (3.3. att.), jo tas ir laiks, kad sākas barības vielu rezervju veidošanās (Barbaroux & Breda, 2002).

Latvijas austrumu daļā, galvenokārt uzrādot negatīvas korelācijas, ošu pieaugums bija jutīgs pret meteoroloģiskajiem faktoriem iepriekšējā rudenī (septembrī, oktobrī) un pašreizējā veģetācijas sezonā (aprīlis–septembris) (3.3. att.). Pieaugoša temperatūra rudenī var palielināt koku elpošanu, tādējādi zaudējot uzkrātās barības vielas (Ögren et al., 1997). Paaugstināta temperatūra septembrī var izraisīt ūdens deficitu (Traykovic, 2005), jo novērota pozitīva korelācija ar nokrišņiem (3.3. att.). Temperatūras negatīvo ietekmi pašreizējā pavasarī var izskaidrot ar aktīvā perioda agrāku sākumu (agrāku lapu plaukšanu), pakļaujot kokus vēlu salnu riskam (Gu et al., 2008).



3.3. att. Būtstropa Pīrsona korelācijas koeficienta vērtības starp meteoroloģiskajiem faktoriem un gadskārtu platumu atlakumu hronoloģijām ošiem ar vītālu (A, C, E, G) un bojātu (B, D, F, H) vainagu audzēs pie Barkavas (BAR), Gulbenes (GBN), Rundāles (RND) un Ukriem (UKR)

Analizēts laika posms no 1934. (1948 veselajiem kokiem RND) līdz 2010. gadam.

Būtiskās korelācijas (pie $\alpha = 0.05$) norādītas ar tumšāku krāsu. Parādīti tikai būtiskie faktori. N – nokrišņi, PET – potenciālā evapotranspirācija, MIT – min. temperatūra, TA

– temperatūras amplitūdas, MAT – maks. temperatūra, VT – vidējā temperatūra. Mēneši ar lielajiem burtiem atbilst iepriekšējam gadam/

Fig. 3.3. Bootstrapped Pearson's correlation coefficients calculated between climatic factors and residual chronologies of tree-ring width of ash with healthy (A, C, E, G) and damaged crowns (B, D, F, H) for sites near Barkava (BAR), Gulgene (GBN), Rundāle (RND) and Ukri (UKR), respectively

The period from 1934 (1948 for healthy trees in RND site) to 2010 was analysed. Significant correlations (at $\alpha = 0.05$) are shown in black. Only the significant factors are plotted. N – precipitation, PET – potential evapotranspiration, MIT – minimum temperature, TA – temperature differentiations, MAT – maximum temperature, VT – mean temperature. Moths in the uppercase correspond to preceding year

Veseliem un bojātiem kokiem atšķirības jutībā pret meteoroloģiskajiem faktoriem nebija izteiktas (3.3. att.), kas norāda uz nelielu meteoroloģiskā jutīguma ietekmi uz oša uzņēmību pret slimību. Bojātie koki Latvijas centrālajā daļā bija jutīgāki pret ūdens deficitu un temperatūras režīmu iepriekšējā augustā (3.3. att.), norādot, ka nelabvēlīgos apstākļos, kokiem ir lielāks stress, un līdz ar to uzņēmība pret patogēnu (Timmermann et al., 2011). Tomēr veselajiem kokiem papildus novērota jutība pret maksimālo temperatūru iepriekšējā augustā un nokrišņiem martā. Martā nokrišņi parasti ir sniega veidā, un to iedarbību var izskaidrot ar sniega kārtas izolējošajām īpašībām, kas ietekmē saknes (Hardy et al., 2001; Tierney et al., 2001) un gruntsūdens līmeni (Tyree & Zimmermann, 2002). Šādu attiecību nekonstatēšana var nozīmēt, ka bojātajiem kokiem jau pirms inficēšanās sakņu sistēma bijusi mazāk jutīga.

Austrumlatvijā bojātos kokus vairāk ietekmēja jūnija un jūlija temperatūra. Vecāko koku TRW (GBN parauglaukumā) uzrādīja augstāku jutīgumu pret nokrišņiem, it īpaši bojātiem kokiem (3.3. att.), iezīmējot ar vecumu saistītās jutības izmaiņas (Carrer & Urbinati, 2004), un atspoguļojot ūdens stresa ietekmi uz koku uzņēmību pret šo slimību (Chira et al., 2017; Kowalski et al., 2010). Tieša sakārība starp oša vitalitāti un koku jutību pret meteoroloģiskajiem faktoriem netika nevērota, tomēr saistība starp pieaugumu un meteoroloģiskajiem faktoriem liecināja par pieaugošu stresu klimata pārmaiņu rezultātā, un attiecīgi paaugstinātu uzņēmību pret patogēnu.

3.4. Parastā oša ģenētiskā daudzveidība Latvijā

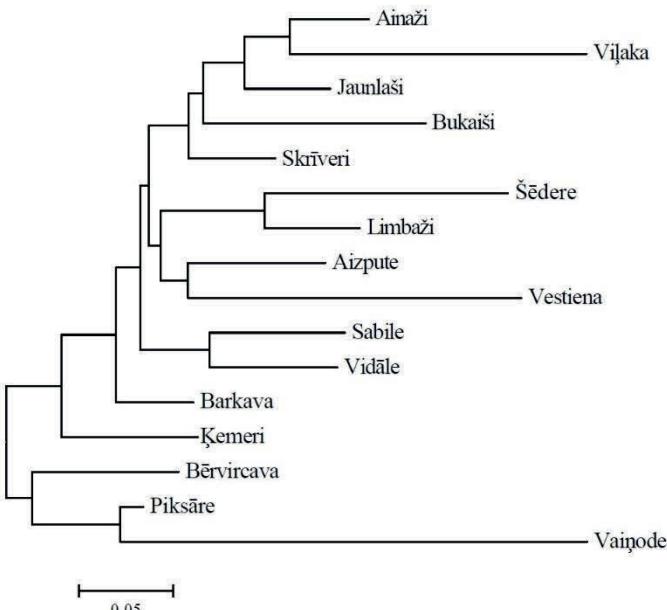
Populācijas ģenētiskā daudzveidība ir viens no galvenajiem faktoriem, kas nosaka tās adaptāciju jaunai un strauji mainīgai videi, tai skaitā pēc dažādiem traucējumiem (Aitken & Bemmels, 2016; Tiffin & Ross-Ibarra, 2017). Parastā oša ģenētiskā daudzveidība un populāciju struktūra pētīta, izmantojot hloroplastu un kodolu DNA markierus. Trīs no sešiem pētītajiem hloroplastu SSR markieriem bija polimorfiski (V publikācija). Šo trīs lokusu genotipi apvienoti divos haplotipos: H01 bija sastopams visās audzēs, izņemot Kemeru, kas liecina

par atšķirīgu populācijas izcelsmi. Šis haplotips ir plaši izplatīts Austrumeiropā un Skandināvijā. Ķemeros identificētais haplotips H02 ir visizplatītākais Centrāleiropā (ieskaitot Poliju) (Heuertz et al., 2004a). Iespējams, ka oši, kuriem konstatēts H02, cēlušies no tuvumā esošā parka ošu sēklu kokiem, kuri parkā kā stādmateriāls ievesti no Rietumeiropas (Dambis et al., 2007). Eiropā visbiežāk ir sastopami haplotipi H01 un H02, kas kopā veido 68% no visiem indivīdiem (Heuertz et al., 2004a). Interesanti, ka Ķemeru audze kodolu SSR markieru analīzē neatšķīras no pārējām audzēm (V publikācija), atspoguļojot vietējo populāciju hibridizāciju. Tas norāda uz Latvijas oša populāciju lokālu specializāciju, kas pastāv arī pie intensīvas gēnu plūsmas (Aitken & Bemmels, 2016; Moran et al., 2017), kas, iespējams, veidojas augstas fragmentācijas dēļ (Liepiņš et al., 2016).

Novērotā heterozigotātē (vidējā) bija zemāka nekā sagaidīts (vidējās vērtības attiecīgi 0.64 vs. 0.82), kas liecina par samazinātu populācijas pielāgošanās spēju ekstremāliem apstākļiem (Aitken & Bemmels, 2016; Tiffin & Ross-Ibarra, 2017), tai skaitā patogēnu invāzijām. Attiecīgi, fiksācijas indekss bija pozitīvs visiem lokusiem (vidējais 0.23). Kopumā identificētas 14 privātas alēles, no kurām attiecīgajās audzēs tikai trim bija frekvence >0.05 , tomēr vairums no tām nebija efektīvas, norādot uz zemas frekvences alēļu lielo īpatsvaru.

Kodolu SSR markieru analīze AMOVA parādīja zemu, bet nozīmīgu ($F_{ST} = 0.045, p < 0.001$) populāciju diferenciācijas līmeni, kas norāda uz vietējo specializāciju (Aitken & Bemmels, 2016). Ģenētiski visatšķirīgākās bija Viļakas un Vainodes audzes (pāru $F_{ST} = 0.151$), kā arī Šēderes un Vestienas audzes (3.4. att.). Taču populāciju grupēšanai nebija ģeogrāfisks raksturs. To pašu apstiprināja ar delta K kritērijs.

Oša ģenētiskā daudzveidība Latvijā ir zemāka nekā lielākajā daļā dienvidu populāciju. Alēlu skaits gandrīz visos lokusos ir augstāks citās valstīs, izņemot Skotiju. Oša populācijām, kas atrodas tuvu sugas izplatības areāla ziemeļu malai, ir zemāka ģenētiskā daudzveidība, ko var skaidrot ar lokālo specializāciju pret skarbākiem apstākļiem pēcleduslaikmeta rekolonizācijas gaitā (Wallander, 2008). Inbrīdinga koeficients bija pozitīvs gandrīz visiem analizētajiem lokusiem, netieši norādot, ka tā varētu būt parastā oša vispārīga iezīme, kas saistīta ar sugas poligāmiju (Wallander, 2008). Oša ģenētiskā struktūra liecināja par zemu kodola ģenētisko daudzveidību ar nelielu lokālo specializāciju, kas var noteikt vietējās populācijas ierobežoto spēju pielāgoties dažādiem apstākļiem. Tomēr genofonds Ķemeros, kas uzrādīja saistību ar citu populāciju, var tikt uzskatīts par papildu ģenētiskās daudzveidības avotu.



3.4. att. Analizēto audžu pāru Nei ģenētiskās distances tuvākā kaimiņa dendrogramma /

Fig. 3.4. Neighbour-joining dendrogram of pairwise Nei genetic distances between the analysed common ash stands

3.5. Kokaugu sukcesija parastā oša destrukcijas skartajās audzēs

Pēc dažāda veida traucējumiem, tai skaitā slimībām, mežaudzes atjaunošanās un tās dinamika izteikti mainās, tādējādi ietekmējot turpmāko audzes sastāvu un koku vitalitāti (Lygis et al., 2014; Thomas et al., 2018). Dolan & Kilgore (2018) novēroja, ka pēc oša smaragdzāļas krāšņvaboles bojājumiem strauji pieauga ēncietīgo paaugas un pameža sugu biezums; samazinoties ošu skaitam, palielinās dažādu svešzemju un vietējo pameža sugu biezums.

Balstoties uz apvienotajiem rezultātiem no VI un VII publikācijas, vidējais paaugas un pamežā biezums vidēja līdz pieauguša vecuma audzēs laikā no 2005.–2015. gadam attiecīgi bija 6520 ± 1401 un 11193 ± 1751 indīvīdi ha^{-1} . Pārsvarā atjaunojas platlapji un pioniersugas; lielākais biezums konstatēts parastajai gobai, osim, parastajai kļavai, un parastajai liepai *Tilia cordata* Mill. Līdzīgās proporcijās atjaunojas divas līdz četras sugars, norādot uz mistrotu audžu veidošanos nākotnē. Tomēr audzēs, kur I stāvā dominē parastā kļava, veidojas bieza kļavas paauga, kas var veicināt kļavu tīraudžu veidošanos. Lielākoties paaugā atjaunojas sugars, kas dominē I stāvā, bet audzēs, kurās dominēja osis,

sākusies intensīva pārkrumošanās (1. tabula VI publikācijā). Lai gan parastā lazda *Corylus avellana* L. tiek uzskatīta par vērtīgu sugu oša mežos (Loidi, 2004), kopā ar parasto ievu *Padus avium* Mill. tā veido 53% no pameža (VI un VII publikācija), kas ierobežo paaugas atjaunošanos (Runkle, 1990; Gillman et al., 2003; Royo & Carson, 2006). Turklat oša kalšana sekmē traucējumus mīlošo adventīvo sugu ieviešanos (piem., Kaukāza plūme *Prunus cerasifera* var. *divaricata* Bailey., pīlādžlapu sorbārija *Sorbaria sorbifolia* (L.) A. Braun un jāngosas *Ribes* spp.; Gonzales et al., 2002) (1. tabula VI publikācijā).

2015. gada uzskaitē konstatēta strauja paaugas un pameža biezuma palielināšanās (gandrīz dubultošanās), taču, pretstatā citām publikācijām (de la Cretaz & Kelty, 2002; Coomes et al., 2003; Royo & Carson, 2006), lielākajā daļā audžu biezuma palielināšanās nebija saistīta ar ADB apjomiem. To varētu skaidrot ar paaugas un pameža aizkavētu reakciju pret ADB. Neskatoties uz sugu skaita pieaugumu, paaugas un pameža biezums visos trīs periodos saglabājas līdzīgs (attiecīgi, 36 un 64%), mainoties tikai 2% robežās.

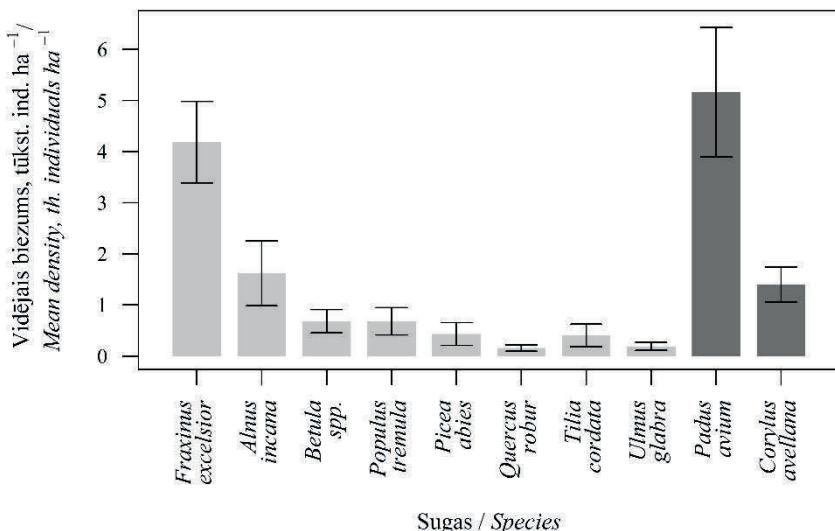
Pamatojoties uz zemo paaugas oša biezumu (1987 ± 397 oši ha^{-1}), var secināt, ka oša tīraudzes dabiskā veidā neveidosies, taču osis saglabāsies kā piemistrojuma suga. Lai gan 81% no uzskaitītās oša paaugas bija veseli, tikai 10% pārsniedza 0.5 m augstumu, norādot uz intensīvu pašizretināšanos (līdzīgus rezultātus ieguvuši Sakss (1958) un Giongo et al. (2017)), un, iespējams, arī ADB ietekmi uz to. Kokiem augot, veselības stāvoklis pasliktinās, piemēram, no ošiem, kas pārsnieguši 2 m augstumu, 32% bija veseli, bet 17% – nokaltuši. Līdz ar to ir sagaidāms, ka tikai neliela daļa (<5%) no tiem sasniegls I stāvā līmeni, un, līdzīgi kā prognozēja Laivīņš & Mangale (2004), osis nākotnē būs piemistrojuma suga.

Oša paaugas biezumu būtiski ietekmē I stāvā dominējošā suga. Novērots, ka šobrīd oša paaugas atjaunošanās zem mātes audzēm praktiski nenotiek, lai gan pirms ADB oša paaugas skaits pozitīvi korelēja ar mātes koku skaitu un tuvumu (Harmer et al., 2005). Baltalkšņu un melnalkšņu īpatsvara pieaugums I stāvā negatīvi ietekmē oša paaugas atjaunošanās biezumu un vitalitāti, taču bērzam ir pozitīva ietekme. Novērota pozitīva korelācija starp paaugas oša biezumu un kopējo sugu skaitu paaugā un pamežā ($\tau = 0.184, p = 0.03$), kas liecina par sugu daudzveidības pozitīvo ietekmi (Forrester & Bauhus, 2016). Lai gan ADB skartajās audzēs osis paaugā atjaunojas, tas ir inficēts ar *H. fraxineus*, kas samazina konkurētspēju un palielina koku mirstību. Sagaidāms, ka nākotnē citas koku un īpaši krūmu sugars konkurēs ar osi un, audzēm pakāpeniski pārveidojoties, osis saglabāsies tikai kā piemistrojuma suga.

3.6. Parastā oša dabiskā atjaunošanās jaunaudzēs

3.6.1. Sugu sastāvs un oša atjaunošanās

Eiropā, tai skaitā Latvijā, slimības skartās oša audzes tiek nozāgētas un vēlāk aizstātas ar citām koku sugām, savukārt daļu no šīm teritorijām paredz dabiskai atjaunošanai, jaunos ošus pakļaujot lielai konkurencei (Lygis et al., 2014; McKinney et al., 2014). Oša jaunaudzēs vidējais pameža un paaugas biezums attiecīgi bija 9497 ± 1454 un 7150 ± 558 indivīdi ha^{-1} (VIII publikācija). Paaugā vislielākais biezums ir osim (4185 ± 401 koki ha^{-1}), baltalksnim, bērzmam un parastajai apsei, bet pamežā dominē divas sugas – ieva un lazda (3.5. att.). Oša kalšana nav ietekmējusi jaunās kokaudzes sastāvu, jo paaugā atjaunojas tās pašas sugas (3.5. att.; Lygis et al., 2014), kas pirms ADB (Sakss, 1958). Taču sugu proporcijas ir izmaiņītas. Oša paaugas biezums Latvijā ir lielāks, nekā novērots Lietuvā (599 oši ha^{-1}), Igaunijā (3500 oši ha^{-1}) un Vācijā (653 oši ha^{-1}) (Lygis et al., 2014; Drenkhan et al., 2017; Enderle et al., 2018), bet zemāks nekā Eiropā tas bija pirms ADB ($15\text{--}30 \cdot 10^3$ oši ha^{-1} ; Sakss, 1958; Harmer et al., 1997; Tabari & Lust, 1999; Lygis et al., 2014). Paaugas un pameža attiecība ir 48.4 vs. 51.6; palielinātais pameža sugu īpatsvars (3.5. att.) norāda uz progresējošām izmaiņām audžu sastāvā.



3.5. att. Oša jaunaudžu (≤ 40 gadi) paaugā un pamežā dominējošo sugu vidējais biezums /

Fig. 3.5. Mean density of the main understorey (advanced- and undergrowth) species in young stands (≤ 40 years) of common ash

Oša kalšana ir veicinājusi pamēža sugu attīstību; lielais to biezums izkonkurē osi, jo novērota negatīva korelācija starp oša un pamēža, kā arī paaugas biezumu (attiecīgi $r = -0.24$ un -0.23). Līdzīgas starpsugu attiecības slimību skartās audzēs novērotas arī citos pētījumos (Keer, 1998; Givnish, 2002; Royo &Carson, 2006; Skovsgaard et al., 2010).

3.6.2. *Hymenoscyphus fraxineus* sastopamība oša paaugā

No uzskaitsītās oša paaugas 10.0% bija nokaltuši (VIII publikācija), kas ir pielīdzināms dabiskai oša paaugas mirstībai (Sakss, 1958; Harmer et al., 2005). Diemžēl, pamatojoties uz pieejamajiem datiem, ir grūti noteikt ADB komplementāro efektu uz mirstību. Piemēram, Sakss (1958) konstatējis, ka oša paauga kailciršu izcirtumos nīkuļo un aiziet bojā, līdzīgi arī Anglijā pirms ADB pēc pamēža izvākšanas un I, II stāva ošu izretināšanas oša paaugas biezums ik gadu samazinājās par 40–50% (Harmer et al., 2005). Salīdzinājumam – dabiski atjaunojušos oša paaugas mirstība Igaunijā, Lietuvā, Vācija un Itālijā bija attiecīgi 7%, 17%, 16.2% un 17.6% (Drenkhan et al., 2017; Enderle et al. 2017; Giongo et al., 2017), kas norāda uz oša vitalitātes reģionālām izmaiņām. Būtiskas reģionālas izmaiņas novērotas arī Latvijas mērogā, jo oša vitalitāte Latvijas rietumu daļā bija sliktāka nekā centrālajā un austrumu daļā.

Novērota sakarība starp oša paaugas vitalitāti un augstumu ($r = 0.28$, $p < 0.001$), kā arī vecumu ($p < 0.001$, 3.6. att.). Veselo un nokaltušo paaugas ošu proporcija līdz un virs 3 m, attiecīgi bija 81 vs. 4% un 54 vs. 33%, līdzīga sakarība līdz un virs 2 m novērota arī Itālijas Alpos (70 vs. 14% un 38 vs. 20%; Giongo et al., 2017). Tas nozīmē, ka ir nepieciešams konkrēts laiks, lai oša paauga tiktu inficēta, kā arī to, ka slimības spiediens uz vecākiem kokiem pieaug.

Oša pieauguma analīzē novērota augsta vietas specifika, kas norāda uz sugas plastiskumu. Konstatēta būtiska lineāra sakarība starp ošu diametru, kā arī vecumu un augstumu (VIII publikācija). Pirmos 5–8 gadus ošu augstums palielinājās neregulāri un individuāli, ko varēja ietekmēt atšķirīgie augšanas apstākļi. Ošu augstumu un diametru negatīvi ietekmēja slimība, kas liecina par patogēna kumulatīvo iedarbību. Zemāko un mazākā caurmēra koku vitalitāte bija labāka, bet ar laiku tā būtiski pasliktinājās. Kopumā paaugas oša vitalitāte Latvijā jaunaudzēs bija labāka nekā vecākās audzēs, kas, iezīmējot reģionālas atšķirības, ir pretstatā Drenkhan et al. (2017) novērotajam Igaunijā. Salīdzinot ar Centrāleiropu, Latvijā oši atjaunojas labāk, un to mirstība ir zemāka. Tomēr atklātos apstākļos (t.i. pēc vienlaidus atjaunošanas cirtes) ošu augstuma pieaugumi intensīvā konkurencē ir samazināti, kas ierobežo to kopējo konkurētspēju, tādējādi veicinot jauktu audžu veidošanos ar osi piemistrojumā.

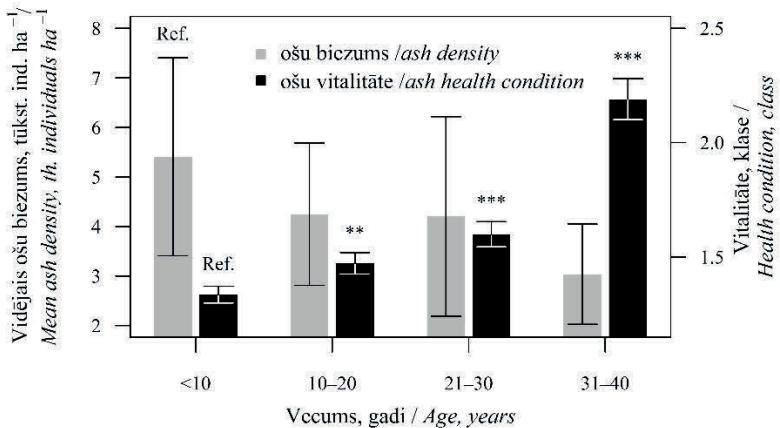
3.7. Oša paaugas atjaunošanos un vitalitāti ietekmējošie faktori

Oša kalšanas ierobežošana pieaugušās audzēs, pielietojot jebkādas mežkopības metodes, ir praktiski neiespējama (Gross et al., 2014). Taču, veidojot jaunaudzes, gan oša populācijas saglabāšanai, gan komerciāliem nolūkiem ir iespējams ķemt vērā vides aspektus un izmantot dažādas metodes, kas varētu pozitīvi ietekmēt oša vitalitāti lokālā mērogā (Havrdová et al., 2017; Skovsgaard et al., 2017).

Oša paaugas biezums bija līdzīgs visā Latvijas teritorijā (VIII publikācija), dažāda vecuma audzēs (3.6. att.), meža tipos, un dažāda iepriekšējā sastāva audzēs. Lai gan lielāka sugu daudzveidībai pozitīvi ietekmē oša paaugas vitalitāti (Fraxigen, 2005; Dobrowolska et al., 2011; Ahlberg, 2014), paaugas sastāvam nebija būtiskas ietekmes uz oša biezumu Latvijā. Lielākais oša paaugas biezums jaunaudzēs konstatēts, augot kopā ar baltalksni (labākā palīgsuga osim arī pirms ADB; Sakss, 1958) un bērzu, kas daļēji ir pretstatā rezultātiem pieaugušās audzēs (VII publikācija). Parastās egles klātbūtnei atkarībā no sugu proporcijām novērota mainīga ietekme uz oša paaugas biezumu. Ja audzi veido parastā egle un osis, nelielam egles biezumam (<30%) ir negatīva ietekme uz oša biezumu, bet augstāks egles biezums (60–80%) uzrāda pretēju efektu. Taču iegūtie rezultāti varētu būt arī nejausi.

Oša vitalitāti ietekmēja audzes struktūra. Izmantojot jauktā tipa regresiju, noteikts, ka paaugas augstums un pameža sugu skaits vislabāk raksturoja oša vitalitāti, taču abu šo rādītāju ietekmei bija izteiktas reģionālas atšķirības (mijiedarbība; IX publikācija).

Izteiktās reģionālās atšķirības starp pameža sugu daudzveidību un oša vitalitāti (3.7. att.) varētu būt saistītas ar meteoroloģiskajiem apstākļiem (Papic et al., 2018). Maigāks klimats Latvijas rietumu daļā acīmredzot veicina *H. fraxineus* izplatību (Kowalski & Bartnik, 2010; Dvorak et al., 2016), kas limitē oša augstuma pieaugumu veidošanos (3.7. B att.). Iespējams, ka šādos apstākļos piemistrojuma sugām vieglāk izkonkurēt osi, pasliktinot tā vitalitāti (3.7. A att.). Latvijas austrumu daļā, kur klimats ir skarbāks, tādējādi mazāk piemērots *H. fraxineus* attīstībai (Kowalski & Bartnik, 2010), pameža sugu daudzveidībai bija pozitīva ietekme uz oša vitalitāti (3.7. A att.), jo pameža sugars, iespējams, darbojas kā bioloģiskā barjera (Kosawang et al., 2018) un kavē patogēna attīstību (Jactel et al., 2005; Pautasso et al., 2005). Paaugas augstums šajā reģionā bija lielāks, kas līdzīgi kā Papić et al. (2018) pētījumā liecina par labākiem augšanas apstākļiem kontinentālā klimatā.



3.6. att. **Vidējais oša paaugas biezums un vitalitāte dažāda vecuma jaunaudzēs**
Zvaigznītes norāda atšķirību no jaunākajām audzēm, kas pieņemtas par atsauges līmeni (Ref.), būtiskumu Būtiskuma līmeni: * - $p \leq 0.05$, ** - $p < 0.01$, *** - $p \leq 0.001$ /

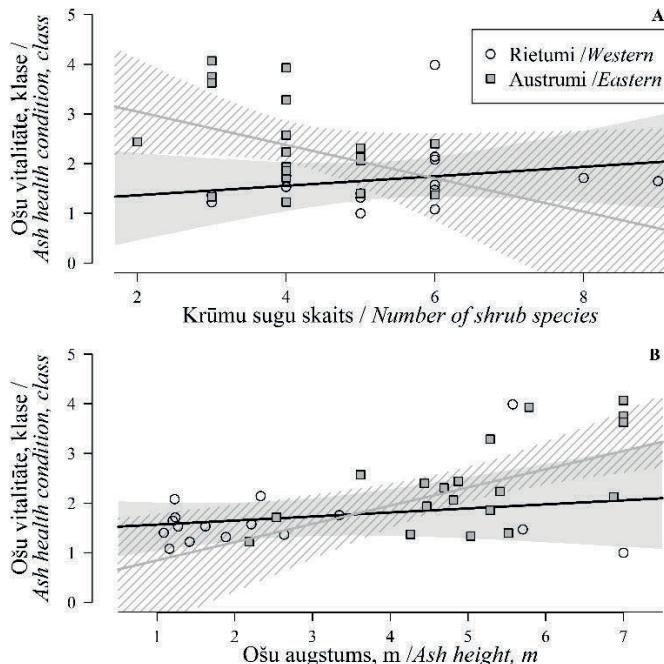
Fig. 3.6. The mean density and health condition of common ash according to stand age

The asterisks indicate the differences from the youngest age class used as the reference level (Ref.). Significance codes: * - $p \leq 0.05$, ** - $p < 0.01$, *** - $p \leq 0.001$

Lai gan pētījumos nav vienprātības par augšanas apstākļu ietekmi uz *H. fraxineus* bojājumu apjomu (Bakys et al., 2013; Timmermann et al., 2017), Latvijā oša vitalitāte būtiski atšķīrās starp dažādiem augšanas apstākļiem (VIII publikācija). Līdzīgi kā Gross et al (2014) pētījumā, oša vitalitāte bija sliktāka mitros augšanas apstākļos, labākā oša vitalitāte bija sausās un labi drenētās minerālaugsnēs ($>76\%$ ošu bija veseli vai ar minimāliem slimības simptomiem), bet sliktākā – slapjās minerālaugsnēs, kur 27% ošu bija nokaltuši. Nosusināšanas pozitīvā ietekme uz oša vitalitāti konstatēta arī citās Eiropas valstīs (Dobrowolska et al., 2011; Schumacher, 2011; Ahlberg, 2014).

Līdzīgi kā Centrāleiropā un Rietumeiropā (Dobrowolska et al., 2011; Schumacher, 2011; Stener, 2013), Latvijā labāka oša atjaunošanās un vitalitāte konstatēta jauktās audzēs (82–95% ošu veseli, 1% nokaltuši), nevis tīraudzēs (66% vs. 20%; VIII publikācija). Taču būtiska nozīme ir arī paaugas sugu sastāvam (dominējošajai sugai). Lielākie *H. fraxineus* bojājumi novēroti jaunaudzēs, kur dominē parastā egle vai kļava (egles/oša audzēs – 40% ošu bija nokaltuši, egles audzēs – 12%, kļavas – 14%). Tas skaidrojams ar vainagu un sakņu konkurenci, kā arī ar augsnēs paskābināšanos (Lei et al., 2012) un neizteiktām patogēna izplatības barjerām (Pautasso et al., 2005). Lai arī osim un parastajai kļavai ir līdzīga augšanas stratēģija (Petritan et al., 2009), oša konkurētspēja ADB ietekmē ir samazināta (Urbinati & Cillia, 1995), tādējādi uzlabojot parastās kļavas dominanci. Līdzīgi kā Givnish (2002) pētījumā, labākā

oša vitalitāte konstatēta audzēs, kuru sastāvā ir bērzs (bērza un bērza/oša audzēs 87% ošu bija veseli) un parastā apse (89%), norādot uz pioniersugu klātbūtnes pozitīvo ietekmi.



3.7.att. Oša vitalitātes (klases) un krūmu sugu skaita (A), kā arī oša paaugas augstuma (B) attiecības mistrotās oša jaunaudzēs Latvijas rietumu un austrumu daļā (provenienču reģionos)

Poligoni (iesvītrojums) parāda 95% ticamības intervālus /

*Fig. 3.7. The relationship between health condition (health class) of common ash in young mixed stands and number of shrub species (A) and tree height (B) in the western and eastern parts (provenance regions) of Latvia
The polygons (envelopes) denote confidence intervals*

Oša paaugas vitalitāti var uzlabot ar apsaimniekošanu – regulāru kopšanu (Niemelā et al., 1992; Guzman & Dirzo, 2001; Fraxigen, 2005), tādējādi ošiem samazinot biotisko (konkurence) un abiotisko (paaugstināts mitrums) faktoru radīto stresu (Cech & Hoyer-Tomiczek, 2007; Skovsgaard et al., 2010; Bakys et al., 2013). Būtiski labāka (VIII publikācija) oša vitalitāte novērota jaunaudzēs, kas bija koptas visbiežāk – četras reizes, taču, samazinoties kopšanu skaitam, vitalitāte pasliktinājās. Dabiski atjaunojušos oša jaunaudžu atlase un saglabāšana atbilstoši vides apstākļiem un piemērota apsaimniekošana veicinās oša saglabāšanos nākotnē.

SECINĀJUMI

1. Laika posmā no 2005. līdz 2015. gadam visā Latvijas teritorijā novērota strauja oša kalšana (mirstība 6.9% gadā), krājai samazinoties attiecīgi no 322 uz 151 m³ ha⁻¹. Oša mirstība visā Latvijā bija līdzīga, bet vitalitātei novērotas lokālas atšķirības, kas norāda uz nevienmērīgu oša audžu atjaunošanās potenciālu nākotnē.
2. Ošu bojājumu attīstībai ir sezonāls raksturs. Strauja bojājumu attīstība notiek siltākajos vasaras mēnešos, bet tā nav saistīta ar koka vitalitāti un iepriekšējo bojājumu daudzumu uz koka. Bojājumu attīstības dinamika norāda uz oša spēju lokalizēt slimības izplatību primāri skartajās vasas daļās. Hroniski bojājumi konstatēti 78% analizēto koku; oša konkurētspēju būtiski samazina galotņu kalšana, kas novērota aptuveni piektajai daļai inficēto koku.
3. Ierobežotā oša audžu ģenētiskā daudzveidība, uz ko norāda kopumā vienveidīgā izcelsme un zemā kodola ģenētiskā daudzveidība (augsts inbrīdinga koeficients), liecina par izteiktu ģenētisko specializāciju un ierobežotām spējām uzlabot rezistenci pret patogēnu, izmantojot vietējo reproduktīvo materiālu.
4. Novērotās korelācijas starp pieaugumu un meteoroloģiskajiem faktoriem liecina par pieaugošu stresu klimata pārmaiņu rezultātā, un attiecīgi paaugstinātu uzņēmību pret patogēnu. Bojātie un veselie koki uzrādīja kopumā līdzīgu augšanas jutību pret meteoroloģiskajiem faktoriem.
5. Osis dabiski atjaunojas gan jaunaudzēs (4185 ± 401 koki ha⁻¹), gan slimības skartajās mežaudzēs (1987 ± 397 oši ha⁻¹), taču jaunaudzēs vitālās paaugas īpatsvars ir apmēram $\frac{1}{3}$ no kopējā īpatņu skaita, un, kokiem augot, tas turpina samazināties. Mežaudzēs 90% oša paaugas iznīkst jau sējeņu stadijā. Oša konkurētspēju samazina citu platlapu sugu piemistrojums. Oša mirstības rādītāji Latvijā ir zemāki nekā Centrāleiropā, kas norāda uz reģionālām rezistences atšķirībām.
6. Apsaimniekošanas un augšanas apstākļiem ir reģionāla ietekme uz oša vitalitāti, bet ne uz atjaunošanās biezumu (koku skaitu uz hektāru). Intensīva kopšana uzlabo oša audžu fitosanitāro stāvokli; augstāka koku vitalitāte konstatēta sausieņu un meliorētajos mežos. Audzes sastāvam ir izteikta reģionāla ietekme uz oša vitalitāti – kokaudzes sugu daudzveidībai ir pozitīva ietekme Latvijas austrumu daļā, tomēr piemistrojuma sugām var būt atšķirīgs efekts.

PRIEKŠLIKUMI

1. Nemot vērā atšķirīgo oša vitalitāti un pozitīvo saimnieciskās darbības ietekmi, svarīgi veikt oša veselības stāvokļa monitoringu, lai apzinātu oša vitalitāti ietekmējošos faktorus. Monitorings veicams veģetācijas sezonā, kad vislabāk identificējami slimības simptomi.
2. Primāri oša audzes kā vērtīgs ģenētiskais materiāls jāsaglabā Latvijas austrumu daļā, kur oši ir visvitālākie. Tomēr vitālākās oša audzes ģenētiskās daudzveidības uzturēšanai vēlams saudzēt visā Latvijā. Ieteicama ģenētiski atšķirīgāko populāciju identifikāciju selekcijas potenciāla nodrošināšanai.
3. Meža apsaimniekošana veicama atšķirīgi jaunaudzēm un citu vecumgrupu audzēm: oša saglabāšanai vēlams veidot mistrotas jaunaudzes ar nelielu oša īpatsvaru. Tajās identificējami vitālākie oši, kuriem veicināma ilgtermiņa izdzīvošana, nodrošinot intensīvu kopšanu (atēnošanu). Citu vecumgrupu audzēs vitālie dominantie koki atstājami kā sēklu avots. Audzes ar zemu vitalitāti ilgtermiņā nav saglabājamas.

PATEICĪBAS

Pirmkārt, es pateicos vadītājiem Natālijai Burķevičai un Tālim Gaitniekam par atbalstu, konsultācijām un iedrošinājumu visa promocijas darba izstrādes laikā. Īpašs paldies Robertam Matisonam, gan kā darba vadītājam, gan kā vīram, par pirmo pieredzi zinātnē (publikāciju rakstīšanā), atbalstu ar datu statistisko apstrādi, vispārīgiem padomiem, nenovērtējamu palīdzību novest iesākto līdz galam, kā arī motivāciju publikāciju un promocijas darba sagatavošanas laikā.

Es esmu pateicīga vadošajam pētniekam Dr. habil. geogr. Mārim Laiviņam par promocijas darba ideju un savu ar ošiem saistīto darba rezultātu uzticēšanu. Liels paldies maniem kolēgiem no meža ekoloģijas un mežkopības grupas par palīdzību lauku darbos, kā arī kolēgiem no meža patoloģijas un mikoloģijas grupas par laboratorijas darbiem un padomiem saistībā ar patogēnu. Pateicos Dr. Rimvydas Vasaitis par pirmo starptautisko zinātnisko pieredzi un iespēju pievienoties starptautiskai ADB pētnieku komandai (FRAXBACK).

Liels paldies manai ģimenei, īpaši mammai un tētim, kas mani jau bērnībā iepazīstināja ar mežu un tajā notiekošo.

1. GENERAL DESCRIPTION OF THE THESIS

1.1. Relevance of the topic

Stands of common ash comprise only 1–2% of the total forest area in Europe (Fischer & Lorenz, 2011; Rozsypálek et al., 2017); however, it is highly ecologically important native tree species (Thomas, 2016). Since the beginning of the 1990s in Eastern Europe and a decade later throughout Central and Western Europe, rapid dieback of ash stands caused by an unknown reason occurred (McKinney et al., 2014). In 2006, the causal agent of ash dieback was determined – an anamorphic fungus *Hymenoscyphus fraxineus* (presently official name; Kowalski, 2006). The overall mortality of ash in Europe ranges from 6.9 to 10.1% year⁻¹ (Lenz et al., 2016; Matisone et al., 2018), yet ca. 1% of trees might be considered resistant (Pliūra et al., 2011; Kjaer et al., 2012; Lobo et al., 2014; Muñoz et al., 2016; Stener, 2018) and could have higher reproductive fitness (Semizer-Cuming et al.; 2019). Due to high mortality of ash stands (ca. 70%; Coker et al., 2019), planting of ash in Europe has been stopped (Kirisits et al., 2011; Bakys, 2013), still, a part of clear-cut stands have been left for the natural regeneration aiming to preserve ash population. Therefore it is important to understand current situation related to ash dieback in Latvia, and, based on different ash health condition in regional (Europe) and local (stand) scale, to identify the main factors affecting spread of pathogen and susceptibility of ash in stands of different age. The results of such research could be used for the planning of ash stand management as well as for the assessment of the situation in the existing genetic resource forests.

1.2. Research aim, objectives and theses

The aim of the thesis was to assess the dieback dynamics of the common ash *Fraxinus excelsior* L. stands and determine the main factors affecting susceptibility of trees, as well as future succession and potential regeneration of the affected common ash stands in Latvia.

According to the aim of study, four research objectives have been advanced:

1. to assess regional differences in dynamics of ash dieback and their relationship with meteorological factors;
2. to determine the genetic diversity and population structure of common ash;
3. to characterise natural regeneration and succession of the affected ash stands of different age;
4. to identify site properties and management practices that affect regeneration and health condition of ash.

Thesis statements:

1. in Latvia, under intensive ADB, there is a high potential for continuation of the species, as ash will continue to occur in mixed stands as an admixture species with a relatively small proportion in the future;
2. the health condition of ash is better in intensively managed (thinning, drainage system, etc.) and mixed stands, while admixture species might have contrasting effects;
3. the sensitivity of ash growth to meteorological factors has a weak relationship with ADB, but a combination of significant factors increase stress as a result of climate change, which may reduce tree resistance.

1.3. Scientific novelty of the study

The thesis investigates large-scale dieback of common ash focusing on local details of the host-pathogen interactions in Latvia. Transformation and regeneration of the affected stands under near-marginal conditions close to northern distribution limit of common ash were assessed under diverse stand types, and described in relation to stand composition and management regimes. The linkages between climate-growth sensitivity and susceptibility and health status of trees were analysed.

1.4. Approbation of research results

The research results have been summarised in nine scientific publications and presented in fifteen scientific conferences.

1.5. Thesis structure

The doctoral thesis consists of nine research papers. Two papers (Paper I and II) describe the rate and extent of ADB. The seasonal dynamics of *H. fraxineus* is reported in Paper III. Pattern and sensitivity of radial growth to meteorological factors in relation to susceptibility to ADB is investigated in Paper IV. Genetic diversity and population structure of common ash in Latvia is described in Paper V. Another two papers (VI and VII) are addressed to the succession of woody plants in common ash stands affected by ADB. Natural regeneration of common ash in young stands in relation to site properties and management is analysed in Papers VIII and IX.

2. MATERIALS AND METHODS

2.1. Study sites, field and laboratory work

2.1.1. Dynamics of ash dieback

Dieback of ash stands was studied in 15 permanent sampling plots (PSP) established in 2005 across the territory of Latvia (Paper II, Fig. 2.1). The PSP were established in uneven-aged (51–138 years) stands initially dominated by common ash, which had suffered different degree of dieback. The stands (except two seasonally waterlogged stands near Ķemeri and Ainaži) were located in eutrophic conditions with normal moisture regime on a flat topography corresponding to *Aegopodiosa*, *Dryopteriosa*, *Oxalidosa* turf. *mel.*, and *Filipendulosa* site types according to Bušs (1976). In each stand, a circular plot ($R = 15\text{ m}$; $S = \text{ca. } 706\text{ m}^2$) was established. Within each PSP, all trees (incl. logs/snags) with stem diameter at breast height (DBH) $\geq 6\text{ cm}$ were measured, recording their health condition (living or dead), as well as DBH and height/length (H). The PSP were measured in 2005, 2010, and 2015.

2.1.2. Intra-seasonal development of *Hymenoscyphus fraxineus*

Three (Fig. 2.1) 5–8 years old naturally regenerated post-clear-cut stands, which were dominated by ash in the previous rotation, were surveyed from June to September 2015, when the highest fungal activity was expected (Timmermann et al., 2011; Bengtsson et al., 2014) (Paper III). The stands corresponded to the eutrophic *Aegopodiosa* site type (Bušs, 1976) and grew on a flat terrain on a well drained fertile loamy soil. The density of ash in Bauska, Aizpurve and Limbaži stands was 5000, 1500 and 1500 trees ha^{-1} , respectively. In all stands ash was the dominant species with an admixture of common aspen, goat willow *Salix caprea* L. and Norway maple *Acer platanoides* L. (up to 1500 trees ha^{-1}).

In each stand, 10 dominant unsheltered ash saplings (in height range 2.5–3.0 m) with one to three lesions (necrosis) on tree stem with a small initial area (the maximum area of the lesions per tree was 223.4 cm^2) were selected. From June to September (on the 10th to the 15th date of each month), H and DBH of the sampled trees were measured, and health condition according to five classes was recorded where 1 correspond to healthy, but 5 to dead tree (cf. Pušpure et al., 2015). In June, all visible lesions on branches, stems, and tops were marked on a transparent film. Each month the area of the lesion extension since the last measurement, as well as the emergence of new lesions was marked on the film. After the final survey in September 2015, the damaged parts of the saplings (stems and the largest branches) were sampled: bark was removed, and the area

of the discoloured wood was marked on the film. These wood samples were used later for verification of the presence of pathogen *H. fraxineus*. The area of lesions from each tree and month were measured on the films using a TAMAYA digital planimeter PLANIX 10S ‘Marble’.

For isolation of *H. fraxineus*, 17 samples from symptomatic material, i.e., from the inner bark or wood where the quantity of *H. fraxineus* mycelium presumably was the highest (Schumacher et al., 2009), were collected. In the laboratory, each sample was surface sterilized by submersion in 35% hydrogen peroxide for 30 seconds and washed twice in distilled water for one minute. After draining, the samples were placed on malt agar media and incubated in the dark at 20°C for four weeks. Every three days any other emerging fungi were mechanically removed. Identification of *H. fraxineus* was confirmed microscopically according to Kowalski (2006).

2.1.3. Climate-growth sensitivity of ash with different crown health condition

To analyse climate-growth sensitivity and its relation to health condition of ash (Paper IV), four mature stands were selected (two in the western and two in the eastern part of Latvia, cf. Baumanis et al., 2001; Matisons et al., 2012; Fig. 2.1). The stands contained trees with different crown condition (from healthy to strongly affected). In each stand, 10 dominant ash trees that were visually healthy (crown reduction ≤10%) and 10 ash trees with damaged crowns (crown reduction 30–60%) were sampled. From each tree, two increment cores from opposite sides of stem were collected with a Pressler increment corer at breast height. In the laboratory, the increment cores were air dried, glued into wooden mounts, and smoothed with sandpaper of different roughness (from 120 to 400 grains per inch). For better identification of tree rings, and to enhance contrast between early and latewood, the surface of the sanded samples was rubbed with white chalk. Tree-ring widths (TRW) were measured manually using a Lintab 5 measurement system (RinnTECH, Heidelberg, Germany).

2.1.4. Genetic diversity and population structure of common ash stands

Genetic diversity and population structure of common ash was analysed in 16 naturally regenerated ash stands located throughout the territory of Latvia (Fig. 2.1) (Paper V). Two of them, Skrīveri and Bērvircava, were designated as genetic resource forests (GRF). In each stand (in ca. 2500 m² area) several leaves from 24 randomly selected young ash individuals were collected at 1–2 m height. In total, 372 individuals were sampled.

The DNA from leaves was isolated using a CTAB-based method (Porebski et al., 1997). The genotyping was done using six nuclear SSR markers (Femsatl4, Femsat10, Femsat11, Femsat16, Femsat19) (Lefort et al., 1999) and M2-30 (Brachet et al., 1999), as well as six angiosperm chloroplast markers ccmp2, ccmp 4, ccmp6, ccmp10, ccmp7 and ccmp3 (Weising et al., 1999). All polymerase chain reactions (PCR) were carried out in an Eppendorf Mastercycler ep gradient thermal cycler. Amplified fragments were separated on an ABI Prism 3130xl Genetic Analyser (Applied Biosystems).

2.1.5. Succession of ash stands

Succession of ash stands was studied in 15 PSP (Fig. 2.1). Within each PSP, three smaller circular plots ($R = 5$ m, $S = \text{ca. } 78.5 \text{ m}^2$) were established for the description of understory (Paper VI) at seven-meter distance from the centre of the PSP. In these subplots, height of all understorey shrub (NL) and advance growth (AG) individuals with $\text{DBH} \leq 6$ cm was measured. The survey was conducted in 2005, 2010 and 2015. In addition, succession of ash stands was evaluated in two genetic resource forests (GRF) near Skrīveri and Bērvircava (Paper VII, Fig. 2.1). In total 28 GRF stands (units) in Skrīveri and 73 GRF stands in Bērvircava were analysed. The age of these stands ranged from 20–126 years, and ash was the dominant species with an admixture of wych elm, common aspen, black alder *Alnus glutinosa* L., silver birch, and other species. The GRF stands were growing in eutrophic conditions (*Aegopodiosa*, *Dryopteriosa*, or *Mercurialiosa mel.* site types). Within each stand, a 20×20 m plot was established, where the projective cover (%) of each canopy tree species was determined. Along one diagonal of the plot, a 25×1 m transect was established, where all AG and UG species ($H \leq 7.0$ m) were counted and health condition of ash was recorded in five classes defined above (cf. Pušpure et al., 2015).

2.1.6. Regeneration and health condition of young ash stands

Natural regeneration of ash in young stands, where ash contributed $\geq 40\%$ of standing volume in the previous rotation (Paper VIII), was studied in 90 stands distributed across the territory of Latvia (Fig. 2.1). The age of the studied stands ranged between 5–40 years, and size exceeded one ha. The stands occurred on dry mineral, drained mineral, drained peat, and moist mineral soils. Within each stand, a 100×2 m sampling plot was established along the longest diagonal of the forest compartment. In each plot, all AG and UG individuals up to 7 m height were counted and their height measured. For each ash tree, degree of *H. fraxineus* damage was recorded in five classes (cf. Pušpure et al., 2015). In four of these 90 stands (two six-year old and two eight-year old; Fig. 2.1), all ash trees within

the sample plots were sampled (stem discs at stem base taken) for estimation of age. The height and diameter at stem base of the sampled trees was measured and degree of *H. fraxineus* damage was recorded. From the sampled trees in each stand, 10 ashes for each height class (7 classes; tree height 0–3 m with 0.5 m section) were randomly selected for determination of age. In the laboratory, stem discs were sanded and tree-rings were counted under a microscope. The stands were surveyed in 2015.

For the assessment of health condition of ash in young stands of diverse composition (Paper IX), 35 stands with age 26–36 years and dominated by different species were selected from the 90 stands used for Paper VIII. The selection was stratified to represent young stands dominated by black alder, grey alder, silver birch, common ash and Norway spruce equally for western and eastern parts of Latvia (Fig. 2.1). These stands were revisited and height of trees within 100×2 m sampling plots was measured in 2017 (as in 2015, but without sampling).

2.2. Data analysis and additional data sources

The dynamics (relative changes) of area of young ash stand (<41 years) in Latvia for the three year periods during 2000–2009 (2015 for total area) (Paper I) were analysed according to spatial data from the State Forest Service database (Valsts meža dienests, 2019). Counties were used as statistical units, which were grouped by local physiogeographical nature region as defined by Ramans (1994). Nature regions, where the area of young ash stands in 2000 was < 200 ha, were excluded from the analysis. The spatial analysis was applied using the Arc View 9.1 software (ESRI, 2006).

Data on several stand parameters like site type, soil type, age, tending history, standing volume, the current composition of species and composition of species in the previous rotation (used in Papers II, III, IV, VII, VIII, IX) were obtained from the Latvia State Forest Service database (Valsts meža dienests, 2019).

The paired *t*-test (applying Bonferroni transformation of *p*-values) was performed to assess differences in the extension of the lesions between consecutive observations (Paper III). Analysis of variance (ANOVA) was used to determine effect of ash density in AG in relation to dominant canopy tree species (Paper VII and VI), as well as to assess the differences in total and individual regeneration density between observation periods (Paper VI). The same analysis was also applied to assess differences in ash diameter, height and age among sites and health classes (Paper VIII), as well as for differences in size and rate of extension of the lesions (per tree) according to location on a tree and its age (existing (EL) or new (NL)) and for differences in overall health condition of the saplings between sites (Paper III). The relationships between ash diameter, age and height were evaluated using linear models (Paper VIII). Linear models

were also used to analyse health condition of ash in relation to projective cover of ash in the canopy, as well as dominant species in the canopy (Paper VII). The Chi-squared test (χ^2) was used to compare composition of the understory and separately for AG and UG species between observation periods (Paper VI).

Pearson correlation analysis was used for the evaluation of the association between ash AG density and the number of woody plants in AG/UG (Paper VII and VIII), as well as to determine the relationships between understory density and the density of dead canopy *F. excelsior* (Paper VI). This analysis was used to assess the relationships between ash health condition and height and age (Paper VIII), as well as between the lesion area above and below bark (Paper III). Non-parametric Kendall correlation analysis was applied to determine linear relationships between ash regeneration density and species richness of stands (Paper VI), as well as to assess the effect of tree morphometric parameters (H, D) on health condition (Paper III).

A generalized mixed model applying Gaussian distribution of residuals was used to assess the effect of region and species composition (dominant species in canopy, AG) on ash regeneration (Paper VIII). A generalized mixed model using a Poisson distribution of residuals, was applied to analyse differences in the number of active/inactive/latent lesions per tree, as well as NL and EL, according to their location, date of observation, health condition of the sapling, and site (Paper III). Generalized linear mixed models were applied to determine effects of soil type, stand age (classes), and species composition (dominant species in AG) on ash density (Paper VIII). The mixed models were fit using the restricted Likelihood ratio test (West et al., 2006). The normality of datasets and model residuals was assessed using graphical analysis (Elferts, 2013).

Mixed ordinal regression was used to assess the effect of AG height and number of UG species in a stand on the health condition of ash among regions (Paper VIII). Mixed ordinal regression also was used to analyse changes in health classes of ash in relation to structure and composition of a stand (Paper IX). Tree was considered as an observation and sampling plots were used as random intercepts. In the models, different parameters and their combinations were tested as linear predictors of ash health conditions. The best combination of predictors was determined by arbitrarily selection; up to seven factors were tested simultaneously. The performance of the models was assessed using the Akaike information criterion (AIC), and conformity with biological realism was evaluated. The significant predictors were tested for multicollinearity (Fox & Weisberg, 2011).

Detrended Correspondence Analysis was used to analyse temporal changes in species composition (Paper VI).

Dendrochronological techniques were used to assess growth patterns and their sensitivity for ash trees differing in health status (Paper IV). The measured time series were crossdated and their quality was checked. For the description of

the datasets, the expressed population signal, signal to noise ratio (Wigley et al., 1984), *Gleichläufigkeit*, interseries correlation and the first order autocorrelation coefficients were calculated. Residual chronologies based on the crossdated datasets were produced for each stand/group (damaged and healthy). Double detrending, firstly by the negative exponential curve and, secondly, by the cubic spline was applied. Bootstrapped Pearson correlation analysis was used for the detection of climatic signals in the chronologies. The climatic factors showing significant correlations with TRW were tested for collinearity. Gridded climatic data (mean air temperature, precipitation sum and standardized precipitation-evapotranspiration indices for months) were obtained from the online repository of the Climatic Research Unit of the University of East Anglia (Harris et al., 2014).

Molecular genetic statistics were applied for description of ash population structure (Paper V). The amplified fragments of DNA were visualized using GeneMapper 3.5. The chloroplast marker data were combined into haplotypes. Analysis of nuclear SSR data was done using Fstat 2.9.3.2 (Goudet, 2001) and GenAIEx 6.5 (Peakall & Smouse, 2012). Genetic diversity of common ash was examined using dendograms constructed using software MEGA 5.2 (Tamura et al., 2011). A Bayesian clustering approach, implemented using software STRUCTURE 2.1 (Pritchard et al., 2000), was used to estimate the most likely number of clusters into which the nSSR genotypes were assigned with a certain likelihood. The most likely number of clusters was identified by the delta K criterion (Evanno et al., 2005) with STRUCTURE HARVESTER 0.6.93 software (Earl & vonHoldt, 2012).

Data analysis was conducted at the significance level $\alpha = 0.05$ in program R v. 3.6.1 (R Core Team, 2019), using the ‘lme4’ (Bates et al., 2015), ‘ordinal’ (Christensen, 2018), ‘car’ (Fox & Weisberg, 2011), ‘lmerTest’ (Kuznetsova et al., 2015), ‘dplR’ (Bunn, 2008) and ‘multcomp’ (Hothorn et al., 2008) libraries.

3. RESULTS AND DISCUSSION

3.1. Dieback of common ash stands

Remarkable reduction of ash stand area distribution (Paper II), which was particularly explicit for young stands, was caused by dieback (Paper I). The total area of young ash stands in Latvia decreased 4.4 times during the period 2000–2015. This also affected age structure of ash forests in Latvia, as the proportion of young (<40 years) stands from the total area of ash forest decreased from 43% to 17% in 2000 and 2015, respectively. The rate of the decrease in the area of young stands was temporally differed. During 2000–2006, the decline was rapid (on average by 805 ha year^{-1}), while in the following years (2007–2015) the

decline slowed down (on average by 279 ha year⁻¹), indicating density-dependence of the process. A similar pattern was observed in Europe; for example, in Lithuania decline of all ash stands between 2001 and 2015 was 2043 ha year⁻¹ (Pliūra et al., 2017), but in Romania during 2001–2010, 415 ha year⁻¹ (Chira et al., 2017).

In 2000 in Latvia, dieback of young stands of ash was initially observed in the southern part of the country (Semigallia plain), which borders with Lithuania, where ADB had already been confirmed (Juodvalkis & Vasilauskas, 2002). In 2001, ADB rapidly spread northwards, likely using lowlands and rivers as migration corridors (Fig. 3.1). Rivers have been considered as the most important pathways for the pathogen in Central Europe (Chira et al., 2017). Until 2006, massive dieback had spread throughout the territory of Latvia. The dispersal rate of *H. fraxineus* in Latvia was estimated to be ca. 40 km year⁻¹, while in the northeastern Italy it was 50–60 km year⁻¹ (Luchi et al., 2012), and in Norway ranged from 25–78 km year⁻¹ (Børja et al., 2017; Solheim & Hietala, 2017). However, in Latvia, ADB was slower in the upland areas where ash stands were more scattered, and hence population density and connectivity of stands lower, than observed in Germany (Enderle et al., 2018).

The extent of ADB was analysed in Paper II based on forest inventory (FI) and PSP. According to FI data, ADB decreased the area of ash-dominated stands in Latvia nearly twice during the period 1998–2015. The decrease was slightly faster (by ca. 6%) in the western part of Latvia, where the area and connectivity of ash stands was higher (Liepiņš et al., 2016), which might have facilitated the spread of the disease (Enderle et al., 2018).

An inconsistency was observed between data sources regarding increment dynamics of stands affected by ADB. The official (FI) statistics have been showing a gradual increase in the standing volume of the surviving ash-dominated stands in Latvia during 2005–2015 (Table 3.1). In contrast, the data from PSP highlighted considerable decrease in standing volume of ash from ca. 320 m³ ha⁻¹ in 2005 to 151 m³ ha⁻¹ in 2015. Accordingly, the volume of deadwood increased from 18 m³ ha⁻¹ to 212 m³ ha⁻¹ (Table 3.1). The changes in standing volume of ash were similar in the western and eastern parts of Latvia.

The changes in survival of trees were also similar in the western and eastern parts of Latvia. In 2005–2009 and 2010–2015, the mortality rate ($r\%$) was 9.6 and 8.2% year⁻¹, respectively. The overall mortality of ash in Latvia was lower than estimated in Lithuania and Germany (6.9 vs. 8.7 and 10.1% year⁻¹, respectively; cf. Pliūra et al., 2017; Enderle et al., 2017), suggesting higher resistance of ash stands from Latvia against the pathogens. Still, it was considerably higher than observed for intermediate-sized ($r\% =$ ca. 6% year⁻¹) and the largest (ca. 3% year⁻¹) trees in Norway (Timmermann et al., 2017), mature ash in Austria (0.3% year⁻¹, Keßler et al., 2012) and ‘veteran’ (i.e., long lived; ca. 1% year⁻¹) trees in Sweden (Bengtsson & Senström, 2017), thus

indicating higher resistance of long-lived individuals. The decrease in standing volume ($r\% = 5.3\% \text{ year}^{-1}$; Table 3.1) was slower compared to that of stand density, which might be explained by the presence of ‘veteran’ trees in the studied population. The increased resistance of ‘veteran’ trees, as observed in previous studies (Skovsgaard et al., 2010; McKinney et al., 2011a), likely explained the trade-offs in $r\%$ calculated based on density and standing volume of stands (Table 3.1).

The mortality of the affected ash, as indicated by changes in ash density, was higher at the beginning of dieback period (Table 3.1), indicating that most of the population was highly sensitive to the pathogen (McKinney et al., 2014). The remaining trees apparently had higher resistance (Bengtsson et al., 2014), explaining the decreased mortality (Table 3.1). Such trends of mortality are consistent with observations of Marçais et al. (2017) and Coker et al. (2019), who observed that 6–8 years after strong infection, the mortality rates tended to stagnate.

The causal agent of ADB *H. fraxineus* was isolated in 35% of the collected 17 samples, confirming its involvement in the formation of lesions on ash saplings and ADB in general (Paper III). The proportion of the positive samples was lower than that found in Sweden (Bengtsson et al., 2014) and Germany (Schumacher et al., 2009), likely suggesting involvement of other agents (Husson et al., 2012), which, however, were not quantified. The low occurrence of the pathogen could be explained by seasonal (McKinney et al., 2011b; Bengtsson et al., 2014) and inter-tree (Schumacher et al., 2009) variation in the number of propagules, as well as intense surface sterilisation of samples prior to incubation. The uneven infection of stands of different age, uneven damage of ash trees in each stand and uneven mortality rates, as well as regional differences (in the European context) in mortality of ash, indicated that local factors affected resistance of ash.

3.2. Intra-seasonal development of *Hymenoscyphus fraxineus*

Mostly the dieback of common ash is a rapid process, as the infected trees can decline within a few years after the first symptoms appear (in some cases, symptoms might not be even visible), but some trees can have chronic symptoms and are weakened gradually (Bakys et al., 2009b; Timmermann et al., 2011; Enderle et al., 2013; Landolt et al., 2016). Accordingly, intra-seasonal dynamics can provide insight into the fate of affected tries – whether trees will die or develop chronic symptoms (Bengtsson et al., 2014). The intra-seasonal development of lesions on stems, branches and shoots caused by *H. fraxineus* in relation to increased mortality was monitored in three young stands (Paper III). Most of the observed lesions (67%) were already previously observed (EL) on stems (50%). The newly emerged lesions (NL) comprised 33% of all observed,

and mostly appeared at the beginning of the observation period in June and July, implying a seasonal pattern, which might be explained by the maturation of leaves and shoots (Schumacher et al., 2009; Timmermann et al., 2011). Considering that propagules of *H. fraxineus* (Schumacher et al., 2009) infect their host through leaves and shoots (Kirisits & Cech, 2009; Kirisits et al., 2009; Cleary et al., 2013), the majority of NL appeared on branches (55%), suggesting limited effect on height growth. However, the amount of branches is higher than that of the apical shoots.

The activity and extension of lesions appeared to be related to meteorological differences (temperature), and were the highest in June–July, when the temperature was the highest (ca. 15–18°C) and closest to the growth optimum of *H. fraxineus* (20°C, Kowalski & Bartnik, 2010; Timmermann et al., 2011) (Fig. 3.2). The extension of lesions differed between EL and NL ($p < 0.01$), as well as amongst the affected parts of trees for EL (Fig. 3.2). During the season, the area of lesions increased from $52.5 \pm 11.3 \text{ cm}^2$ (mean \pm standard error) per tree in June to $92.1 \pm 14.7 \text{ cm}^2$ per tree at the end of the observation period (Fig. 3.2). The area of lesions increased most rapidly on tree tops and branches, which are close to the stem pith, through which the pathogen spreads within its host (Schumacher et al., 2009), and where the bark is thinner, facilitating extension of infection (Husson et al., 2012). The NL extended more than three times faster compared to EL, indicating that after emergence, lesions rapidly grow to a certain optimum size within the first month. This indicated that ca. one month was needed to partially compartmentalise the development of the pathogen. Alternatively, this might be associated with a higher activity of younger strains of fungus (Lygis et al., 2016). This suggest ability of trees to survive and grow under a high disease intensity background.

During the growing season, 24% and 22% of lesions completely affected branches and tops, respectively, causing their complete death. Nevertheless, some biological limitations (e.g., inactive physical defence) for lesion growth (Bengtsson et al., 2014) were observed; 22% of EL were latent and 13% of branch and 7% of apical branch lesions stopped expansion when reaching the shoot base or the main stem. This might be related to the anatomical properties of wood, such as differences in vessel size and lateral connectivity, or pith diameter between the transitions of height increments of consecutive years (Schweingruber, 2007). Still, some transitions of lesions from tree tops and branches to stems were also observed, as 18% of tree top lesions expanded into the stem, suggesting further development in the following season.

With the expansion of lesions, the overall health condition (class) of saplings decreased from 1.6 to 2.9 over the observation period. Still, the intermediate proportion of NL, and low mortality of trees (3.3%, cf. Lygis et al., 2014), indicated chronic formation of lesions. The presence of latent lesions suggested that trees were able to sufficiently compartmentalise the pathogen (Pallardy,

2008). There were no significant relationships between the health class at the beginning of the observation period and the expansion rate of EL or NL, nor between health class and the number of lesions, suggesting comparable infection pressure for all saplings, regardless of previous infection. There was no significant relationship between the number of EL and NL, suggesting similar probability of a lesion emerging, irrespective of preceding infection and leading to influence of stochastic processes or microclimate. The chances of ash to survive were individual, but most trees showed chronic symptoms, which could progress rapidly under favourable conditions. Yet, ca. one fifth of trees completely lost their tops and thus reduced that competitiveness.

3.3. Sensitivity of common ash to meteorological factors

The growth pattern and sensitivity to meteorological factors have been identified as factors affecting susceptibility of trees to pathogens (Helama et al., 2009; Tulik et al., 2018), therefore, such information can be valuable when assessing linkage of ADB with climatic changes. Although in Latvia ash occurs near its northern distribution limit (BFW, 2020), the individuality of growth was rather pronounced, similarly as observed for trees under optimum conditions (Fritts, 2001). However, some common tendencies in radial growth were also detected (Paper IV). The susceptibility of ash to fungal infection appeared to be age-related (Enderle et al., 2013), as the healthy trees were generally younger, had higher mean TRW and contained less autocorrelation (0.77 vs. 0.82) than the damaged ones. The differences in growth rates between the groups suggested linkage with the social status (i.e., crown classes) of trees (Timmermann et al., 2011; Martin-Bento et al., 2008). The damaged trees showed growth suppression and autocorrelation during a few recent decades.

In the central part of Latvia, TRW was sensitive to climatic factors related to the previous vegetation season and the dormant period, suggesting legacy effects on xylogenesis (Zweifel, 2020). In the ring porous species, nutrient reserves are mainly deployed for early growth (Barbaroux & Breda, 2002), which affects water relations and increment in the following season (Tyree & Zimmermann, 2002). Accordingly, summer precipitation showed positive affect on TRW (Fig. 3.3), suggesting effect of water deficit. Shifting temperature conditions can burden physiological processes (Pallardy, 2008; Berry & Downton, 1982), explaining negative effect of daily temperature amplitudes on TRW (Fig. 3.3). The effect of precipitation and temperature in the preceding August was significant at all sites (Fig. 3.3), as the formation of nutrient reserves initiates at this time (Barbaroux & Breda, 2002).

In the eastern part of Latvia, TRW appeared sensitive to temperature in the previous autumn (September and October) and in the current vegetation season (April–September), mainly showing negative correlations (Fig. 3.3). In autumn,

raised temperature can increase respiration, causing losses of stored nutrients (Ögren et al., 1997). In September, increased temperature, apparently, might also cause water deficit (Traykovic, 2005), as positive correlation with precipitation was observed (Fig. 3.3). The negative effect of temperature in the current spring may be explained by earlier onset of the active period or earlier leaf flush, subjecting trees to late frost (Gu et al., 2008).

Only a few pronounced differences in the sets of the significant climatic factors were observed between the healthy and damaged trees (Fig. 3.3), suggesting slight effect of climatic sensitivity on susceptibility to the disease. The damaged trees in the central part of Latvia were more sensitive to water deficit and temperature regime in the preceding August (Fig. 3.3), suggesting that under unfavourable conditions, trees are more stressed and hence predisposed to the infection (Timmermann et al., 2011). Still, healthy trees showed additional sensitivity (maximum temperature in previous August and precipitation in March). Precipitation in March is usually in the form of snow, and its effect might be explained by the insulating properties of snow layer, affecting roots (Hardy et al., 2001; Tierney et al., 2001), as well as the water table, hence water relations (Tyree & Zimmermann, 2002). The absence of such a relationship might suggest that the damaged trees had a less sensitive root system before the infection. In the eastern part of Latvia, the damaged trees were more affected by temperature in July and September. TRW of the oldest trees (from GBN site) was more sensitive to precipitation, particularly that of the damaged ones (Fig. 3.3), indicating age-related changes in sensitivity (Carrer & Urbinati, 2004), reflecting effect of water stress on susceptibility to the disease (Chira et al., 2017; Kowalski et al., 2010). Direct relationship between health condition and climatic sensitivity of ash was not observed, but the association between growth and meteorological factors indicated the likelihood of increasing stress as a result of climate change, and consequently increased susceptibility to the pathogen.

3.4. Genetic diversity of common ash in Latvia

Genetic diversity of a population is one of the key aspects determining its adaptability to novel and rapidly changing environments (Aitken & Bemmels, 2016; Tiffin & Ross-Ibarra, 2017). Genetic diversity and population structure of common ash in Latvia was studied using chloroplast and nuclear DNA markers. Three of the six analysed chloroplast SSR markers were polymorphic (Paper V). The genotypes of these three loci were combined into two haplotypes: H01 was present in all except the Ķemeri stands, suggesting different origin of the populations. This haplotype is widespread and common in Eastern Europe and Scandinavia. In Ķemeri, H02 was identified, which is the most common haplotype in Central Europe, reaching Poland (Heuertz et al., 2004a). Apparently, trees belonging to this haplotype originated from parental trees from

nearby parks, where greening was done using planting material from Western Europe (Dambis et al., 2007). The haplotypes H01 and H02 were found to be the most common alleles in European common ash populations, together representing 68% of the individuals (Heuertz et al., 2004a). Interestingly, the nuclear SSR marker, however, did not differentiate the Ķemeri stand from the others (Paper V), suggesting hybridization with the local population. This indicated local specialization of the Latvian ash population, which persisted under high gene flow (Aitken & Bemmels, 2016; Moran et al., 2017), probably due to growth range fragmentation (Liepiņš et al., 2016).

The observed heterozygosity in the studied population (mean of) was lower than the expected (mean values 0.64 vs. 0.82, respectively), suggesting reduced adaptability of the population to extreme conditions (Aitken & Bemmels, 2016; Tiffin & Ross-Ibarra, 2017), including pathogen outbreaks. Accordingly, the fixation index was positive for all loci (mean 0.23). In total, 14 private alleles were identified, of which only three had a frequency >0.05 in the respective stands; however, most of them were non-effective, indicating a high proportion of low frequency alleles.

The AMOVA analysis of nuclear SSR markers showed a low, but significant ($F_{ST} = 0.045$, $p < 0.001$) level of population differentiation, implying local specialization (Aitken & Bemmels, 2016). The most genetically differentiated stands were Viļaka and Vaiņode (pairwise $F_{ST} = 0.151$), as well as Šķēdere and Vestiņa (Fig. 3.4). However, the clustering of the populations did not reveal an explicit geographical pattern. The same was confirmed by the delta K criterion.

The genetic diversity of common ash in Latvia was lower than identified previously in the more southern populations. The number of alleles at almost all loci was higher in other countries, with the exception of Scotland. Populations at the northern limit of the species have low genetic diversity, likely due to local specialization to hostile environment during the post-glacial recolonization from southern refugia (Wallander, 2008). The inbreeding coefficients were positive for most of the loci/studies, implying that this could be a general feature of common ash related to polygamy of the species (Wallander, 2008). The genetic structure of common ash in Latvia indicated low nuclear genetic diversity with a slight local specialization suggesting limited adaptability of the local population. However, the part of gene pool of the stands in Ķemeri showing relationships to another population might be considered as a source of additional genetic diversity.

3.5. Succession of affected ash stands

After various types of forest disturbances, including diseases, the regeneration of the understory and its dynamics can change dramatically, thus affecting the future composition of the stand and vitality of regenerating trees

(Lygis et al., 2014; Thomas et al., 2018). Dolan & Kilgore (2018) indicated that after Emerald ash borer attack, the density of shade-tolerant shrubs and saplings, as well as density of native and non-native shrub species increased with decreasing abundance of ash.

According to the consolidated results from Paper VI and Paper VII, during 2005–2015, the mean density of AG and UG in ash stands was 6520 ± 1401 and 11193 ± 1751 individuals ha^{-1} , respectively. The understory in the middle-aged to overmature common ash stands generally consisted of broadleaved and pioneer species. The highest densities were observed for wych elm, common ash, Norway maple, and small-leaved lime *Tilia cordata* Mill., yet codominance of two to four AG species was often observed, suggesting formation of mixed stands. However, in the stands where Norway maple co-occurred in the canopy, AG of maple was facilitated by ADB, suggesting formation of pure maple stands in the future.

In most cases, AG consisted of the same species as the canopy. However, in the previously ash dominated stands, recolonization of UG by the shrub species (e.g., bird cherry *Padus avium* Mill. and common hazel *Corylus avellana* L.) occurred (Table 1 in Paper VI). Although common hazel is considered as a valuable species in ash forests (Loidi, 2004), together with bird cherry it comprised 53% of UG (Paper VI and VII), indicating suppression of AG regeneration (Runkle, 1990; Gillman et al., 2003; Royo & Carson, 2006). Furthermore, an increase in the abundance of adventitious (e.g. cherry plum *Prunus cerasifera* var. *divaricata* Bailey. false spiraea *Sorbaria sorbifolia* (L.) A. Braun and gooseberry *Ribes* spp.) UG species (Table 1 in Paper VI) that benefit from disturbances (Gonzales et al., 2002) occurred.

Since 2015, an increase (near double) in total density of understory was observed, but in contrast to other studies (de la Cretaz & Kelty, 2002; Coomes et al., 2003; Royo & Carson, 2006), it appeared independent of the local extent of ADB in most stands. This might be related to a delayed response of understory to ADB. Nevertheless, an increase in density of AG and UG remained similar compared to the 2005–2015 period (36% and 64%, respectively), with only slight fluctuations (up to 2%).

The observed ash AG densities suggest that pure ash stands would not regenerate naturally (low AG density 1987 ± 397 ashes ha^{-1}), but that ash would likely remain in admixture. Although 81% of the studied ash trees were healthy, only 10% exceeded 0.5 m height, indicating high mortality due to self-thinning and likely ADB, as previously reported by Sakss (1958) and Giongo et al. (2017). Further decrease in health condition was observed as trees grew. For example, above 2 m height, 32% of trees were healthy, yet 17% were dead. It is expected that a small part of them (<5%) would reach the canopy, which is consistent with Laiviňš & Mangale (2004), who suggested that ash would remain as an admixture species.

The density of ash AG has been significantly affected by the dominant species in the canopy. Due to ADB, regeneration of ash under mother trees has drastically decreased, although, before ADB the number of ash seedlings was positively related to the number and proximity of parent trees (Harmer et al., 2005). Presence of black and grey alder in the canopy had a negative effect on ash regeneration density and health condition of saplings, while admixture of birch tended to have a positive effect. Nevertheless, a positive correlation between ash AG density and species richness in the understory was estimated ($\tau = 0.184$, $p = 0.03$), suggesting positive effects of stand diversity (Forrester & Bauhus, 2016). Although ash regeneration occurs in the affected stands, saplings are affected by the disease, which increases tree mortality and reduces competitiveness. Therefore, it is expected that other tree species, and especially shrub species, will compete with ash in the future and more likely will force ash into admixture, implying gradual transformation of the affected stands.

3.6. Natural regeneration of common ash in young stands

3.6.1. Species composition and ash regeneration

In Europe, including Latvia, the damaged ash stands are cut and reforested with other tree species, while a part of these stands are managed using natural regeneration, subjecting recruiting ash to competition with other species under open conditions (Lygis et al., 2014; McKinney et al., 2014). In the young stands of ash, the mean understory and AG density was 18410 ± 1040 and 7150 ± 558 individuals ha^{-1} , respectively (Paper VIII). In AG, ash (4185 ± 401 trees ha^{-1}), grey alder, birch and common aspen were the main species, but in UG two species – bird cherry and common hazel dominated (Fig. 3.5). The woody flora, however, appeared little affected by the dieback, as the same species have been observed before (Sakss, 1958) and after the ADB (Fig. 3.5; Lygis et al., 2014). Still, the composition of regenerating stands has been altered. Ash AG density was considerably higher than recently observed in neighbouring Lithuania (599 ashes ha^{-1}), Estonia (3500 ashes ha^{-1}) and Germany (653 ashes ha^{-1}) (Lygis et al., 2014; Drenkhan et al., 2017; Enderle et al., 2018), but lower than before the ADB in Europe ($15\text{--}30\ 10^3$ ashes ha^{-1}) (Sakss, 1958; Harmer et al., 1997; Tabari & Lust, 1999; Lygis et al., 2014). The ratio of AG and UG individuals was 48.4 vs. 51.6; the increased proportion of the UG species (Fig. 3.5) suggested ongoing changes in the affected ash stands.

ADB apparently facilitated rapid development of UG species, which were outcompeting the surviving ash, as negative correlations between density of ash and UG, as well as AG ($r = -0.24$ and -0.23 , respectively) were found. Similar inter-species relationships in affected stands have been reported from other

studies (Keer, 1998; Givnish, 2002; Royo & Carson, 2006; Skovsgaard et al., 2010).

3.6.2. Incidence of *Hymenoscyphus fraxineus* in ash advance growth

In Latvia, the proportion of dead ash saplings (from the accounted) was 10.0% (Paper VIII), which is comparable with the natural die-off of recruiting trees (Harmer et al., 2005). Unfortunately, based on available data, it was difficult to assess the compensatory and/or complimentary effects of ADB on mortality. For example, Sakss (1958) found that in Latvia ash AG in clear-cuts withered and died, similarly in England prior to ADB, after the removal of understory and thinning of canopy ash AG was reduced by 40–50% per year (Harmer et al., 2005). For comparison, the mortality of naturally regenerated young ash in Estonia, Lithuania, Germany and Italy was 7%, 17%, 16.2% and 17.6% respectively (Drenkhan et al., 2017; Enderle et al. 2017; Giongo et al., 2017), indicating regional differences in health condition of ash. Highly significant regional differences were also observed in Latvia, as health condition of ash was worse in the western than in the central and eastern part of Latvia.

A relationship was observed between health class and height ($r = 0.28$, $p < 0.001$), as well as age ($p < 0.001$, Fig. 3.6) of ash saplings. The proportion of healthy and dead ashes up to and above 3 m height was 81% vs. 4% and 54% vs. 33% respectively, which is similar to observations from the Italian Alps (70% vs. 14% and 38% vs. 20% in the height groups above and below 2 m; Giongo et al., 2017). This suggests that a certain time is needed for ash to be infected as well as to progressively increase disease pressure on older trees.

Increment analysis showed high site-specificity, indicating plasticity of the species. A significant (Paper VIII) linear relationship between the diameter as well as age and height of ash was observed. However, during the first 5–8 years, the height of ash increased irregularly and individually, possibly due to different growing conditions. Ash height and diameter were significantly affected by the disease suggesting cumulative effect of the pathogen as the trees grow. The lowest and thinnest trees were healthier, but health condition deteriorated significantly with age. In general, ash health condition in Latvia was better in young stands compared to AG in a mature stand, which opposes the observations by Drenkhan et al. (2017) in Estonia, highlighting regional differences. Compared to Central Europe, ash in Latvia regenerated with higher density, and its mortality was lower. However, under intense interspecies competition in open conditions (after clearcut), height growth of infected ash was suppressed, thus allowing the formation of mixed stands with ash in admixture.

3.7. Factors affecting regeneration and health condition of common ash

The control of ADB in mature stands using silvicultural techniques is practically impossible (Gross et al., 2014). However, any management practice (e.g. stand establishment, thinning, etc.) and/or environmental aspect (moisture availability, fertility, etc.) showing positive effect on ash health condition should be exploited when establishing young ash stands for conservation, as well as for commercial purposes at the regional level (Havrdová et al., 2017; Skovsgaard et al., 2017).

The ash AG density was similar throughout the territory of Latvia (Paper VIII); it appeared independent on the stand age (Fig. 3.6), soil, and canopy species of the previous rotation. Although species richness can have positive effect on density of ash AG (Fraxigen, 2005; Dobrowolska et al., 2011; Ahlberg, 2014), composition of AG had no effect on density of ash saplings in Latvia. Nevertheless, density of ash AG tended to be higher when growing in mixture with grey alder (also before ADB; Sakss, 1958) and birch, and partially contrasting results were found in mature stands (Paper VII). Presence of spruce had contrasting effect on ash AG density, depending on composition. When a stand was formed by Norway spruce and ash, low density of spruce (<30%) had negative effect on ash density, while increased abundance of spruce (60–80%) showed the opposite effect. This relationship, however, might be coincidental.

Health condition of ash was affected by the structure of the regenerating stands. Mixed ordinal regression indicated that the combination of AG height and number of UG species were the best predictors of ash health condition, yet both their effects were interacted by region (Paper IX). The explicit regional differences in the effect of shrub (UG) species richness on ash health condition (Fig. 3.7) might be related to climatic conditions, as suggested by Papić et al. (2018). In the western part of Latvia, warmer climate apparently has facilitated development of *H. fraxineus* (Kowalski & Bartnik, 2010; Dvorak et al., 2016) in the longer term, suppressing growth of ash, as suggested by shorter tree height (Fig. 3.7 B). Under such conditions, the admixture species apparently were outcompeting ash and decreasing its vigour, thus explaining positive linkage with the health class (Fig. 3.7 A). Under a cooler climate in the eastern part of Latvia, which is less favourable for *H. fraxineus* (Kowalski & Bartnik, 2010), the shrub (UG) species richness had a positive effect on health of ash (Fig. 3.7 A), likely acting as biological barriers (Kosawang et al., 2018) and hindering development of the pathogen (Jactel et al., 2005; Pautasso et al., 2005), thus highlighting the effects of species richness (Givnish, 2002). Ashes were taller, indicating better growing conditions under a more continental climate, as previously shown by Papić et al. (2018).

Although there is no consensus on the effect of site type on the susceptibility to *H. fraxineus* damage (Bakys et al., 2013; Timmermann et al., 2017), in Latvia health condition of ash differed significantly (Paper VIII) in relation to soil type. Higher susceptibility of ash to the pathogen was observed in the overmoist sites, as previously shown by Gross et al. (2014); health condition was the best in stands growing in well-drained and dry mineral soils (>76% of trees had minimal or no symptoms), but worst condition on wet mineral soils, where 27% of trees were dead. The positive effect of a drainage system on ash health condition has been observed in other European countries (Dobrowolska et al., 2011; Schumacher, 2011; Ahlberg, 2014).

Ash regeneration and health condition were better in mixed (82–95% of ash trees were healthy, 1% dead) compared to pure (66% vs 20%; Paper VIII) stands, as observed in Central and Western Europe as well (Dobrowolska et al., 2011; Schumacher, 2011; Stener, 2013). However, effect of species composition (dominant species) in AG was also significant. The greatest *H. fraxineus* damage was observed in young stands mainly formed of Norway spruce and Norway maple (in Norway spruce/ash stands – 40% of ash were dead, Norway spruce stands – 12% and Norway maple stands – 14%). This can be explained by crown and root system competition, as well as soil acidification (Lei et al., 2012), and weak barriers for the spread of the disease due to low understory diversity (Pautasso et al., 2005). As ash and Norway maple have similar growth strategies (Petritan et al., 2009), the competitiveness of ash due to ADB has weakened (Urbinati & Cillia, 1995), facilitating development of Norway maple. The best health condition of ash was observed in stands with birch and common aspen (in ash/birch stands 87% of ash were healthy, birch stands – 87% and common aspen 89%), as was previously observed by Givnish (2002) as well, suggesting positive effects of presence of pioneer species.

The health condition of ash can be improved by silvicultural activities like regular thinning (Niemelä et al., 1992; Guzman & Dirzo, 2001; Fraxigen, 2005) minimizing biotic (competition) and abiotic (increased moisture) stresses of common ash (Cech & Hoyer-Tomiczek, 2007; Skovsgaard et al., 2010; Bakys et al., 2013). Significantly better (Paper VIII) ash health condition (by four times) was observed in young stands, which were tended the most, and gradually decreased with decreasing number of tending events. Selection and retention of naturally regenerated ash young stands in accordance with environmental conditions and relevant management should contribute to preservation of ash in the future in Latvia.

CONCLUSIONS

1. Rapid large-scale dieback of common ash was observed in Latvia during 2005–2015 with mortality of mature trees reaching $6.9\% \text{ year}^{-1}$ and standing volume decreasing from 322 to $151 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$. The survival of trees was similar throughout Latvia, however regional and local differences in health condition and susceptibility to pathogen suggested unequal future potential of ash stands.
2. The development of lesions displays a seasonal pattern; rapid development of lesions occurs during the warmer summer months, irrespectively of health condition of trees and number of existing lesions. The dynamics of lesion development indicate ability of ash to localize disease in the initially infected parts of trees. Chronic symptoms are observed in 78% of analysed trees; competitiveness is significantly reduced by dieback of tops, which has been observed in ca.one fifth of infected trees.
3. Restricted genetic diversity of common ash stands, as indicated by a prevailingly common origin and low nuclear genetic diversity (high inbreeding coefficient), suggested local specialization and limited potential for improvement of the resistance based on the local reproductive material.
4. Observed correlation between growth and meteorological factors indicated likelihood of increasing stress as a result of climate change, and, consequently, increased susceptibility to the pathogen. Trees showed generally similar sensitivity to meteorological factors, irrespective of their health status.
5. Ash regenerates in young stands ($4185 \pm 401 \text{ trees ha}^{-1}$), as well as in the affected mature stands ($1987 \pm 397 \text{ trees ha}^{-1}$), though in young stands only $\frac{1}{3}$ of the recruiting trees appear healthy and their proportion tend to decrease with ageing. In mature stands, 90% of recruiting ash dies already at the seedling stage. The competitiveness of ash is reduced by the admixture of broadleaved species. Still, mortality rates were lower compared to Central Europe indicating regional differences in the susceptibility.
6. Management and site properties have regional effects on ash health condition, but not on ash regeneration density (trees per hectare). Intensive tending improves the phytosanitary condition of ash. Trees are more vital in dry and drained forests. Stand composition has explicit regional effect on ash health condition; higher species diversity has positive effect in the eastern part of Latvia, although effects of admixture species may vary.

RECOMENDATIONS

1. Considering contrasting condition of regenerating ash and positive effects of management, health condition of ash stands should be monitored. Survey during the growth season, when the identification of disease symptoms is the easiest, is advisable.
2. Efforts to conserve ash stands as a valuable genetic resource should primarily be focussed in areas in the eastern part of Latvia where the health condition of ash appears better. Nevertheless, the stands with best vitality should be conserved throughout Latvia, promoting local genetic diversity. Identification of the most genetically diverged populations for future breeding programmes is advised.
3. Specific silvicultural strategies should be used for young and mature ash stands: mixed stands with a small proportion of ash in admixture should be facilitated for ash conservation. Obviously, resistant ash trees should be identified and their long-term survival promoted using intense tending. In stands of other age groups, vital dominant trees should be left as a seed source. Stands with low vitality should not be preserved.

ACKNOWLEDGEMENTS

First of all, I thank my supervisors Natālija Burņeviča and Tālis Gaitnieks for their support, consultations and encouragement during entire period of my doctoral studies. I express especially heartfelt gratitude to Roberts Matisons both as my supervisor and as a husband for the first experience in science (publications), support with data statistics, analysis and interpretation, as well as general advices, priceless help to bring things up to the end and motivation during the preparation of the papers and thesis.

I am grateful to senior researcher Dr. habil. geogr. Māris Laivinš for the thesis idea and entrusting of his ash-related work results. Many thanks to my colleagues from the Forest ecology and silviculture group for help in fieldwork, as well as colleagues from the Forest pathology and mycology group for lab work and advices on pathogen. I am grateful to Dr. Rimvydas Vasaitis for giving me the first international experience and opportunity to participate in an international ADB researchers team (FRAXBACK).

I would like to thank my closest family, my mother and dad, who introduced me to the forest and the things going on in it as a child.