

Latvian State Forest Research Institute “Silava”
Latvijas Valsts mežzinātnes institūts “Silava”

Latvia University of Life Science and Technologies
Faculty of Forest and Environmental Sciences
Institute of Forest Management
Latvijas Biozinātņu un tehnoloģiju universitāte
Meža un vides zinātņu fakultāte
Mežsaimniecības institūts

Roberts Matisons

**ECOLOGICAL PLASTICITY OF RESPONSES OF RADIAL
INCREMENT OF SCOTS PINE AND ITS POTENTIAL FOR BREEDING**

**PARASTĀS PRIEDES RADIĀLĀ PIEAUGUMA REAKCIJAS
EKOLOĢISKAIS PLASTISKUMS UN TĀ SELEKCIJAS POTENCIĀLS**

SUMMARY of Doctoral Thesis for the Doctoral
Degree of Doctor of Science (Ph.D.) in
Agriculture, Forestry, and Veterinary Sciences

Promocijas darba KOPSAVILKUMS zinātnes doktora
grāda zinātnes doktors (Ph. D) **lauksaimniecības, meža
un veterinārās zinātnēs**
iegūšanai

NACIONĀLAIS
ATTĪSTĪBAS
PLĀNS 2020



EIROPAS SAVIENĪBA
Eiropas Sociālais
fonds

I E G U L D Ī J U M S T A V Ā N Ā K O T N Ē

Salaspils
2024

Supervisor/darba vadītājs: Prof., Dr. silv. Āris Jansons

The study was carried out in Latvian State Forest Research Institute “Silava” 2018–2024 and funded by European Regional Development Fund project No.: 1.1.1.2.VIAA/1/16/108 ‘Plasticity of development and xylogenesis of the native and introduced tree species under changing climate’, European Social fund project No.: 8.2.2.0/20/I/001 “LLU's transition to the new doctoral funding model”, and the Latvian Council of Science (grant number: lzp-2020/2-0416).

Darbs izstrādāts Latvijas Valsts mežzinātnes institūtā “Silava” no 2018. līdz 2024.gadam. Izstrādes finansējums gūts no Eiropas reģionālās attīstības fonda projekta Nr.: 1.1.1.2.VIAA/1/16/108 “Vietējo un introducēto koku sugu attīstības un ksiloģenēzes plastiskums mainīga klimata apstākļos”, Eiropas sociālā fonda projekta Nr.: No.: 8.2.2.0/20/I/001 “LLU pāreja uz jauno doktorantūras finansēšanas modeli”, Klimata pārmaiņu ietekme uz meža audzēšanu un tās riskiem” (5-5.9.1_007p_101_21_78) un Latvijas Zinātņu padomes granta Nr.: lzp-2020/2-0416 “Parastās priedes pieauguma reakcijas jutības plastiskums un lokālās specializācijas ģenētiskā kontrole”.

Reviewers/Recenzenti

1 Aleksejs Nipers

2 Dagnija Lazdiņa

3 Kristina Sohar (EE)

pISBN:

eISBN:

(c) Latvian State Forest Research Institute “Silava”

(c) Roberts Matisons

ANOTĀCIJA

Klimata pārmaiņu paātrināšanas ir viens no būtiskākajiem koku populāciju dabiskās adaptēšanās spēju izaicinājumiem, kam neizbēgami sagaidāmas gan ekonomiskas, gan ekoloģiskas sekas. Šo seku mazināšanā proaktīvai un adaptīvai meža apsaimniekošanai ir nozīmīga loma koku un ar tiem saistīto organismu sistēmu ilgtspējas nodrošināšanai. Baltijas jūras reģiona austrumu daļā parastā priede (*Pinus sylvestris* L.), ir plaši izplatīta, stresa toleranta un saimnieciski nozīmīga suga, kuras sastopamībai ir prognozēts samazinājums klimatisko izmaiņu dēļ. Ņemot vērā klimatisko apstākļu ietekmes plašo mērogu, ir nepieciešamība pēc robustām adaptācijas metodēm, starp kurām ir izceļama meža selekcija. Detāla informācija par koku reakciju uz klimatiskajiem apstākļiem un to paātrinātajām izmaiņām, savukārt ir nozīmīga adaptīvās apsaimniekošanas efektivitātes nodrošināšanai. Progresīvām adaptācijas metodēm (piem., genotipu ģeogrāfiskai pārnesei) ir īpaša loma genotipu un vides salāgotības nodrošināšanai, tādejādi uzsverot detālu ekoloģisko saistību izpēti nozīmi mežsaimniecības konservatīvās paradigmas pielāgošanai pieaugošajai apstākļu mainībai.

Koksnes pieauguma analīze ir nozīmīgs augšanas un ar to saistīto ģenētisko, fizioloģisko un vides ietekmju retrospektīvas izziņas avots. Strauju vides izmaiņu apstākļos pieauguma jutība pret klimatiskajiem un meteoroloģiskajiem apstākļiem var nozīmīgi papildināt morfometrisko pazīmju kopu precīzākam genotipu ilgtspējas novērtējumam. Morfometrisko pazīmju, kas ir kumulatīvs pagātnes augšanas apstākļu rezultāts, savukārt, klimata pārmaiņu paātrināšanas ietekmē var zaudēt aktualitāti. To apstiprina uz ziemeļiem pārvietoto provenienču ātraudzības rangu kāpums nereti pārspējot lokālos genotipus. Tādēļ, vispārināmu un/vai uz nākotnes klimatu attiecināmu sakarību konstatēšanai, ir nepieciešama pieauguma jutības izziņāšana plašākā klimatiskajā gradientā.

Promocijas darbā, izmantojot laika rindu dekonstrukcijas, kvantitatīvās koksnes anatomijas, jaukta tipa modelēšanas un kvantitatīvās ģenētikas metodes, analizēta Baltijas jūras reģiona austrumu daļas parastās priedes populāciju pieauguma reakcija uz meteoroloģiskajiem apstākļiem, kā arī pieauguma jutības ģenētiskā kontrole. Empīriskais materiāls ievākts saimnieciskajos mežos un provenienču stādījumos no Somijas dienvidiem līdz Vācijas ziemeļiem. Promocijas darbs ir deviņu augstas kvalitātes žurnālos publicētu rakstu apkopojums. Konstatēts, ka meteoroloģiskajiem apstākļiem (ziemas temperatūrai un vasaras sausumam) vērtētajā reģionālajā klimatiskajā gradientā raksturīga kompleksa ietekme uz priedes pieaugumu. Vairumam no pieaugumu ietekmējošajiem meteoroloģiskajiem apstākļiem raksturīga nelineāra ietekme, kas norāda uz to atbilstību ekoloģiskajai teorijai. Analizētajiem genotipiem pieauguma reakcijas bija fenotipiski plastiskas, vienlaikus novērotas lokālas ģenētiskas adaptācijas iezīmes, raksturojot populāciju spējām adaptēties vides izmaiņām. Pieauguma un tā reakciju uz vides apstākļiem plastiskums, kas ir asimilātu pārdales un koksnes hidrauliskās efektivitātes rezultāts, bija saistīts ar genotipu ražību. Ātraudzīgākās proveniencas, kuru izcelsme ir piejūras zemieņu apgabali Vācijas un Polijas ziemeļos (dienvidu izcelsmes no Latvijas perspektīvas), parādīja augstāku pieauguma jutību pret meteoroloģiskajiem apstākļiem un vienlaikus zemu (pat salīdzinoši ar vietējām proveniencēm) salnu bojājumu īpatsvaru. Pieauguma meteoroloģiskajai jutībai novērotās mērenās iedzimstamības koeficientu vērtības norādot uz selekcijas potenciālu uzlabot nākotnes mežaudžu piemērotību klimatam. Konstatētās saistības liecina par labu uz ziemeļiem pārvietotu produktīvāko priedes genotipu plašākai mežsaimnieciskajai izmantošanai, galvenokārt selekcijas populāciju papildināšanai.

ABSTRACT

The accelerating climatic changes are challenging the natural adaptability of tree populations, which inevitably leads to economic and ecological consequences, hence proactive adaptive measures appear crucial for sustaining trees and related organisms, as well as their systems. In the eastern Baltic regions, Scots pine (*Pinus sylvestris* L.), which is abundant, stress-tolerant, and economically important, is among the species, whose abundance is projected to decrease due to climatic change. Considering the large-scale nature of climatic changes, the mechanisms of adaptation ought to be robust and self-sustaining, which are largely met by tree breeding. Still, considering the unprecedented pace of environmental changes, comprehensive information on the responses of trees and forests is needed for the assessment of the efficiency of the adaptive measures. Furthermore, mitigating the unprecedented changes apparently requires progressive means (e.g. enhanced application of assisted gene transfer), emphasising the necessity for comprehensive knowledge-based evaluation of the situation and potential solutions to comply with the conservative paradigm of conventional forestry.

Analysis of wood increment is a highly powerful tool for detailed retrospection of growth patterns and the underlying genetic, physiological, and environmental effects. Under rapid environmental changes, information on the environmental and particularly weather/climatic sensitivity of increment can be highly valuable and complementary to the conventional morphometric traits associated with the sustainability of genotypes. Morphometric traits, which are cumulative product of the conditions in the past, might be simply outdated by the environmental changes, which is backed up by the increasing rankings of the north-transferred genotypes in provenance trials. Under such circumstances, the sensitivity of increment, though should be scrutinized accounting for the shifting/extending environmental gradients, paying attention to the ecological realism of the estimated relationships.

In this thesis, the responsiveness of radial increment of the eastern Baltic Scots pine to weather fluctuations across the regional climatic gradient and the genetic controls over it were assessed by combining methods of time series deconstruction, quantitative wood anatomy, mixed modelling and quantitative genetics. Empirical material was collected in conventionally managed stands and provenance trials spanning from southern Finland to northern Germany. The thesis summarizes the findings of nine peer-reviewed thematically consistent articles mostly published in top-ranked journals. Among the main things, complex meteorological controls of the winter thermal regime and summer moisture regime were estimated over the radial increment across the regional climatic gradient. Still, most of the estimated responses were nonlinear implying their scalability and ecological realism. Regarding the studied genotypes, the sensitivity of increment to meteorological conditions was phenotypically plastic, while showing signs of local genetic adaptation, thus suggesting the adaptability of the populations. The plasticity of increment and its responsiveness, which arises from the ability to efficiently redistribute assimilates for growth while ensuring hydraulic efficiency of stemwood, was related to the productivity of the genotypes. Accordingly, the more productive provenances, which originated from lowland coastal Germany and Poland, and thus were north-transferred in Latvia, were more sensitive to meteorological fluctuations, while showing low susceptibility to frost damage, wven compared to local genotypes. The weather sensitivity of growth has moderate heritability suggesting potential for improvements by tree breeding. Accordingly, the observed results encourage the application of the north-transferred fast-growing genotypes, particularly for supplementing gene pool of breeding populations.

CONTENT/SATURS

Anotācija.....	3
Abstract.....	4
Content/Saturs	5
List of Publications/Publikāciju saraksts	7
Author contributions/Autoru ieguldījums	8
Presentation in conferences/Rezultātu aprobācija konferencēs.....	9
Abbreviations/Saīsinājumi	10
1. Introduction	11
1.1. Background	11
1.2. Aim	16
1.3. Objectives	16
1.4. Theses	16
1.5. Thesis structure	16
1.6. Topicality	17
2. Material and Methods.....	18
2.1. Sites and trials	18
2.2. Provenance selection.....	19
2.3. Data acquisition	20
2.3.1. Sampling.....	20
2.3.2. Tree-ring width measurements	20
2.3.3. Quantitative wood anatomy.....	20
2.3.4. Climatic data and arrangements	21
2.4. Data analysis	21
3. Results and Discussion.....	23
3.1. The quality of datasets	23
3.2. Regional and local growth responses of native populations.....	23
3.3. Local adaptation of populations.....	27
3.3.1. Local weather-growth relationships	27
3.3.2. Regional sensitivity of increment and productivity.....	27
3.3.3. Wood anatomy.....	31
3.3.4. Anatomical wood anomalies and frosts.....	33
3.3.5. Heritability of growth sensitivity.....	34
4. Conclusions	37
5. Recommendations	38
Acknowledgements	39
Ilustrāciju paraksti	40
1. Ievads	41
1.1. Literatūras apskats	41
1.2. Mērķis	45
1.3. Uzdevumi.....	45
1.4. Tēzes	46
1.5. Promocijas darba struktūra	46
1.6. Aktualitāte.....	46
2. Materiāls un metodes	47
2.1. Audzes un izmēģinājumu stādījumi.....	47
2.2. Provenienču atlase	48
2.3. Datu ieguve	48
2.3.1. Paraugošana	48

2.3.2.	Gadskārtu platuma mērīšana	48
2.3.3.	Kvantitatīvā koksnes anatomija.....	49
2.3.4.	Klimatiskie dati	49
2.4.	Datu analīze	49
3.	Rezultāti un diskusija	51
3.1.	Mērījumu kvalitāte.....	51
3.2.	Reģionālās un lokālās vietējo populāciju pieauguma reakcijas	51
3.3.	Populāciju lokālās adaptācijas	54
3.3.1.	Lokālās pieauguma un meteoroloģisko apstākļu saistības	54
3.3.2.	Pieauguma reģionāla jutība un produktivitāte	54
3.3.3.	Koksnes anatomija.....	56
3.3.4.	Koksnes anatomijas anomālijas un salnas	57
3.3.5.	Augšanas jutības iedzimstamība.....	58
4.	Secinājumi	60
5.	Rekomendācijas	61
	Pateicības	62
	References	63

LIST OF PUBLICATIONS/PUBLIKĀCIJU SARAKSTS

- I **Matisons, R.**, Elferts, D., Krišāns, O., Schneck, V., Gärtner, H., Bast, A., Wojda, T., Kowalczyk, J., Jansons, Ā. 2021. Non-linear regional weather-growth relationships indicate limited adaptability of the eastern Baltic Scots pine. *Forest Ecol. Manag.* 479, N118600. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118600>.
- II **Matisons, R.**, Dubra, S., Dauškane, I., Bičkovskis, K., Jansons, Ā., Gärtner, H. 2021. Canopy status modulates formation of wood rays in Scots pine under hemiboreal conditions. *Dendrochronologia* 67, N125822. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2021.125822>.
- III **Matisons, R.**, Adamovičs, A., Jansone, D., Bigača, Z., Jansons, Ā. 2018. Climatic sensitivity of the top-performing provenances of Scots pine in Latvia. *Balt. Forestry* 24(2), 228–233.
- IV **Matisons, R.**, Jansone, D., Bāders, E., Dubra, S., Zeltiņš, P., Schneck, V., Jansons, Ā. 2021. Weather-growth responses show differing adaptability of Scots pine provenances in the south-eastern parts of Baltic Sea region. *Forests* 12(12), N1641. <https://doi.org/10.3390/f12121641>.
- V **Matisons, R.**, Jansone, D., Elferts, D., Adamovičs, A., Schneck, V., Jansons, Ā. 2019. Plasticity of response of tree-ring width of Scots pine provenances to weather extremes in Latvia. *Dendrochronologia* 54, 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2019.01.002>.
- VI **Matisons, R.**, Krišāns, O., Kārklīņa, A., Adamovičs, A., Jansons, Ā., Gärtner, H. 2019. Plasticity and climatic sensitivity of wood anatomy contribute to performance of eastern Baltic provenances of Scots pine. *Forest Ecol. Manag.* 452, N117568. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117568>.
- VII **Matisons, R.**, Gaertner, H., Elferts, D., Kārklīņa, A., Adamovičs, A., Jansons, Ā. 2020. Occurrence of ‘blue’ and ‘frost’ rings reveal frost sensitivity of eastern Baltic provenances of Scots pine. *Forest Ecol. Manag.* 457, N117729. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117729>.
- VIII **Matisons, R.**, Schneck, V., Jansone, D., Bāders, E., Dubra, S., Zeltiņš, P., Jansons, Ā. 2021. South-eastern Baltic provenances of Scots pine show heritable weather-growth relationships. *Forests* 12(8), N1101. <https://doi.org/10.3390/f12081101>.
- IX **Matisons, R.**, Krišāns, O., Jansone, D., Jansons, Ā., Zeltiņš, P. Genetic and environmental variance of radial increment of southeastern Baltic provenances of Scots pine in response to weather extremes. *Balt. Forestry* 30(1), id719. <https://doi.org/10.46490/BF719>.

AUTHOR CONTRIBUTIONS/AUTORU IEGULDĪJUMS

Publication / Raksts	Idea/ Ideja	Study design/ Pētījuma dizains	Data collection/ Datu ievākšana	Data analysis/ Datu analīze	Writing/ Rakstīšana	Share of contribution of RM/ RM relatīvais piensums
I	RM, ĀJ	RM, ĀJ, HG, AB	OK, VS, TW, JK	RM, DE, AB	AM, ĀJ, VS, HG, AB, TW	65
II	HG, RM	RM, SD	SD, ID, KB	RM, SD, ID	RM, SD, ĀJ, HG	55
III	RM, ĀJ	RM	AA, DJ, ZB	RM, DJ	RM, ĀJ	70
IV	RM, ĀJ	RM, PZ, VS	DJ, EB, SD	RM, SD, DJ	RM, VS, ĀJ, PZ	70
V	RM, ĀJ	RM, ĀJ	AA, VS, DJ	DJ, VS, RM	RM, VS, ĀJ	65
VI	RM, GH	RM, HG	OK, AK, AA	AK, RM, GH	RM, ĀJ, HG, AK	60
VII	RM, HG	RM, HG, ĀJ	AA, RM, AK	RM, DE	RM, HG, DE, ĀJ	55
VIII	RM, ĀJ	RM, PZ, VS	DJ, EB, SD	RM, SD, DJ, PZ	RM, VS, ĀJ, PZ	70
IX	RM, ĀJ	RM, PZ, ĀJ	OK, PZ, DJ	RM, DJ, PZ	RM, ĀJ, PZ,	75

RM – Roberts Matisons, DJ – Diāna Jansone, ZB – Zane Bigača, ĀJ – Āris Jansons, DE – Didzis Elferts, OK – Oskars Krišāns, VS – Volker Schneck, HG – Holger Gärtner, AB – Alexander Bast, TW – Tomas Wojda, Jan Kowalczyk, SD– Stefānija Dubra, ID – Iluta Dauškane, KB – Kārlis Bičkovskis, AK – Annija Kārklīņa, EB – Endijs Bāders, PZ – Pauls Zeltiņš.

PRESENTATION IN CONFERENCES/REZULTĀTU APROBĀCIJA KONFERENCĒS

Matisons, R., Jansone, D., Elferts, D., Adamovičs, A., Jansons, Ā. Pointer years in tree-rings of different provenances of Scots pine in Latvia. BaltDendro 2018, Liškiava, Lithuania, 5–8 September 2018

Matisons, R., Dubra, S., Dauškane, I., Jansons, Ā. Wood rays in tree-rings of Scots pine. BaltDendro 2018, Liškiava, Lithuania, 5–8 September 2018.

Matisons, R., Krišāns, O., Kārkliņa, A., Adamovičs, A., Jansone, Ā., Gärtner, H. Tracheid size and cell wall thickness of some provenances of Scots pine in Latvia. TRACE 2019, Caserta, Italy, 7–10 May 2019.

Matisons, R., Jansone, D., Elferts, D., Adamovičs, A., Schneck, V., Jansons, Ā. Pointer years in tree-ring width of some provenances of Scots pine in Latvia. TRACE 2019, Caserta, Italy, 7–10 May 2019.

Matisons, R., Dubra, S., Dauškane, I., Jansons, Ā. Wood rays in tree-rings of Scots pine. EuroDendro 2019, Brno, Czech Republic, 9–13 September 2019.

Matisons, R., Krišāns, O., Kārkliņa, A., Adamovičs, A., Jansone, Ā., Gärtner, H. Tracheid size and cell wall thickness of some provenances of Scots pine in Latvia. EuroDendro 2019, Brno, Czech Republic, 9–13 September 2019.

Matisons, R. Sensitivity and plasticity of Scots pine increment in changing climate. Knowledge based Forest sector, Riga, Latvia, 26–27 January 2021.

Matisons, R., Bāders, E., Jansone, D., Zeltiņš, P., Dubra, S., Jansons, A. Provenances of Scots pine—what to expect regarding the plasticity of weather-growth responses? TRACE2021, Lund, Sweden, 16–17 June 2021.

Matisons, R., Dubra, S., Dauškane, I., Bičkovskis, K., Jansons, Ā., Gärtner, H. Wood rays in xylem of Scots pine of different canopy stratus. TRACE2021, Lund, Sweden, 16-17 June 2021.

Matisons, R. Sensitivity and plasticity of Scots pine provenances—potential in the changing climate. 6th international conference “Sustainable management of natural resources – a basic condition for successful socio-economic development in the period of implementation of the new environmental policy of the European Union”, Jelgava, Latvia, 25 November 2021.

Matisons, R., Jansone, D., Ozoliņš, K., Zeltiņš, P., Jansons, A. Non-linear weather-growth relationships of Norway spruce and Scots pine in hemiboreal forests. SNS Growth and Yield Nordic biannual conference “Local solutions for regional and global forest management challenges”, Riga, Latvia, June 7–9, 2022.

Matisons, R., Jansone, D., Krišāns, O., Jansons, Ā. How plastic are the weather-growth responses of eastern Baltic Scots pine? TRACE2023, Coimbra, Portugal, May 8–13, 2023

Matisons, R., Jansone D., Krišāns, O., Jansons, Ā. How plastic is the eastern Baltic Scots pine? BaltDendro 2023, 1, Saaremaa Island, Estonia, 4–18 August 2023.

ABBREVIATIONS/SAĪSINĀJUMI

- ar1 – First order (lag 1) autocorrelation/ pirmās kārtas autokorelācija
BR – Blue ring/ gadskārta ar nepilnīgi lignificētām šūnām vēlinājā koksne
CVP – Provenance coefficient of variation/ proveniencs ģenētiskais variācijas koeficients
CWT – tracheid cell wall thickness/traheīdu šūnapvalka biezums
DIP – Dippoldiswalde provenance/ Dippoldisvaldes proveniencs
EBN – Eibenstock provenance/ Eibenstokas proveniencs
EPS – Expressed Populations Signal/ populācijas signāla stiprums
EW – earlywood / agrīnā koksne
FR – Frost ring/gadskārta ar salnu bojājumu
G×E – genotype by trial interaction/genotipa-vides mijiedarbība
GDR – German Democratic Republic/ Vācijas demokrātiskā republika
GUS – Güstrow provenance / Gustavovas proveniencs
H² – Broad sense heritability/ iedzimstamības indekss *sensu lato*
KA – Kalsnava provenance trial /Kalsnavas proveniencu izmēģinājuma stādījums
KAL – Kalsnava provenance/ Kalsnavas (Jaunkalsnavas) proveniencs
LA – tracheid lumen cross-section area/ traheīdu lūmena laukums
LI – Liepāja provenance trial/Liepājas proveniencu izmēģinājuma stādījums
LW – latewood/ vēlinā koksne
NBD – Neubrandenburg provenance/Jaunbrabdenurgas proveniencs
NL – Nedlitz provenance trial /Nedlicas proveniencu izmēģinājuma stādījums
PY – Pointer year/ “zīmīgais” (izlecošais) gads gadskārtu mērījumu sērijā
r-bar – Mean interseries correlation/ vidējā starp sēriju korelācija
RST – Rostock provenance/Rostokas proveniencs
RYT – Rytel Provenance / Riteles proveniencs
SENS – Mean sensitivity/ vidējā gadskārtu sēriju jutība
SNR – Signal-to-noise ratio/ signāla-trokšņa attiecība
SPEI – Standardized precipitation evapotranspiration index/ standartizētais nokrišņu un evapotranspirācijas indekss
TRW – tree-ring width/gadskārtu platums
USSR – Union of Socialistic Soviet Republics/ Padomju savienība
WR – wood rays/ koksnes stari
WS – Waldsiefersdorf provenance trial/Valdsīversdorfas proveniencu izmēģinājuma stādījums
ZV – Zvirgzde provenance trial / Zvirgzdes proveniencu izmēģinājuma stādījums

1. INTRODUCTION

1.1. Background

In the eastern Baltic region, the accelerating climatic changes are forcing shifts in the distribution of vegetation zones and tree species, hence altering the composition of forests (Buras and Menzel, 2019). In combination with the anticipated changes in climate, which can extend vegetation season while concomitantly causing additional stresses (Reyer et al., 2017; Allen et al., 2015), the projected changes in forest growth are expected to result in substantial ecological and economic consequences (Hanewinkel et al., 2012). This is enhanced by the growing demand for timber and forest-related products (Routa et al., 2019). The effects of environmental changes can vary regionally and locally (Reyer et al., 2014); however, the increasing variability of environmental conditions is likely to add stresses to tree growth and subsequently challenge forestry (Reyer et al., 2017; Allen et al., 2015), hence highlighting the necessity for adaptive climate-smart management for sustaining productivity of forests (Reyer et al., 2014; Lindner et al., 2014).

The warming of climate appears positive for the net productivity within the region due to the extension of vegetation and growth periods (Lindner et al., 2014; Reyher et al., 2014); still, it also increases diverse risks, such as damage by frost (Augsburger, 2009; Gu et al., 2008), which can hamper the increment (Piermattei et al., 2015). Furthermore, the observed and anticipated increase in variability of the summer moisture regime (Allen et al., 2015), intensifies drought conditions, to which forests are becoming increasingly vulnerable (Choat et al., 2012), including at high latitudes (Isaac-Renton et al., 2018). The edaphic conditions modulate the magnitude of drought, as forests on freely draining mineral soils with low water table, which are a considerable part of the commercial forests in Northern Europe (Lindner et al., 2014), can be particularly sensitive (Wang et al., 2021). The shift and extension of local climatic gradients (Meier et al., 2022) are subjecting local populations to the increasing frequency of weather extremes, which are testing the adaptive capacity of the genotypes (Leites and Benito-Garzon, 2023; Schwarz et al., 2020; Valladares et al., 2014). Due to warming, cold hardening can be affected, thus subjecting trees to additional stresses during the dormancy period (Vuosku et al., 2022; Ögren, 1997), though the resistance to frost and cold is a multifactorial process (Baniulis et al., 2020; Beck et al., 2004).

The large-scale nature of the anticipated climatic risks highlights the necessity for climate-smart management and sustainable long-term solutions (Chmura et al., 2021; Nabuurs et al., 2018). Considering the accelerating rate of environmental changes, the evolutionary adaptation of local populations is lagging, hence proactive management and assisted migrations/gene flow is advantageous for sustainable forestry (Aitken and Bemmels, 2016), emphasizing the estimation of optimal transfer distance of reproductive material (Chmura et al., 2021; Chauvin et al., 2019). Accordingly, tree breeding particularly in a synergy with the assisted gene flow appears as the most promising means of adaptive management to increase the sustainability of forests (Breed et al., 2018; MacLachlan et al., 2017, O'Neill et al., 2014). For this, information on genetic control over the traits contributing to sustainability in addition to productivity is crucial for successful long-term improvements of forest reproductive material (Ahrens et al., 2020; Grattapaglia et al., 2018; MacLachlan et al., 2017; Matias et al., 2017). Considering the intensification and emergence of environmental hazards, the agility of the breeding programmes is crucial to minimize damage and gain advantages from environmental changes (Ansarifar et al., 2020; Jansson et al., 2017). Hence, the flow of up-to-date information on the performance of genotypes allowing agile adjustments in selection indices is highly advantageous (Grattapaglia et al., 2018; Breed et al., 2018, Li et al., 2017). As a result, tree breeding is becoming knowledge intensive, with comprehensive information on the genetic

controls of diverse traits becoming paramount for the sustainability of the results (Burdon and Klapste, 2019; Housset et al., 2018; Li et al., 2017).

Populations of widely distributed species, such as Scots pine (*Pinus sylvestris* L.), adapt to local conditions, and for the traits important for survival and reproduction, as well as competitiveness, the adaptation can be genetic (Ahrens et al., 2020; Chauvin et al., 2019; Wojkiewicz et al., 2016; Yeaman et al., 2016; Martin et al., 2010). This supports the heritability of diverse traits and the potential for their improvements by breeding (Chauvin et al., 2019; Li et al., 2018; Li et al., 2017). As long-lived and sessile organisms, trees encounter a spectrum of environmental conditions during their life, hence they have evolved phenotypic plasticity to cope with the environmental fluctuations (Arnold et al., 2019; Cuny et al., 2019; Corcuera et al., 2011). Though, to maximize survival and competitiveness under certain conditions, phenotypic plasticity can be subjected to local adaptation (Ahrens et al., 2020; Alakärppä et al., 2018; Li et al., 2017; Yeaman et al., 2016), which persists under intensive gene flow (Li et al., 2018; Moran et al., 2017) and restricts the ability cope with extensive/rapid changes in environment (Aitken and Bemmels, 2016; Valladares et al., 2014). Hence phenotypic plasticity and local genetic adaptation are the indicators of the adaptability of populations/genotypes (Ansarifar et al., 2020; Ahrens et al., 2020; Chauvin et al., 2019; Moran et al., 2017; Eckert et al., 2015).

The phenotypic plasticity is a result of the G×E, which can be specific for populations, thus contributing to the differences in adaptivity (de la Mata et al., 2022; Chmura et al., 2021; Valladares et al., 2014). Though considering the multifactorial regulation of free growth, the G×E are complex (Li et al., 2017) and hence burden wide-scale prediction of the results of breeding (Ansarifar et al., 2020; Li et al., 2017). On the other hand, the G×E can be used to predict the local performance of genotypes and their adaptability in the medium- and long-term, which can serve as a powerful tool for adaptive management (Chmura et al., 2021; Li et al., 2017). This is particular considering the increasing local diversification of responses to environmental changes (Reyer et al., 2014; Lindner et al., 2014), which, if matched by compatible genotype, can add to the field performance (Ansarifar et al., 2020). The information on the genetic effects (genotype and G×E) on diverse traits can be assessed by means of quantitative genetics, which can provide highly detailed estimates (Loha et al., 2006; Falconer and MacKay, 1996). Accordingly, both individual and interacted genetic effects are crucial for breeding the forest reproductive material best suited for the increasing variability of environmental conditions (Ansarifar et al., 2020; Grattapaglia et al., 2018; Li et al., 2017).

Provenance trials provide opportunities for assessment of performance and risks for diverse genotypes under future and past climates depending on the direction of the assisted gene flow (Nabais et al., 2018; Taeger et al., 2013; Leites et al., 2012). Considering the occurring and projected northward shift of climatic zones in the eastern Baltic region, moderate northward transfer of genotypes has been advised to sustain forest productivity and reduce emerging consequences of drought (Hayatgheibi et al., 2020; Berlin et al., 2016; O'Neill et al., 2014). However, the north-transferred genotypes usually have longer vegetation period, increasing the possibility of frost/cold damage (Montwe et al., 2018; Berlin et al., 2016; Schreiber et al., 2013), while southwards transfer increases susceptibility to drought (Chauvin et al., 2019; Isaac-Renton et al., 2018), which can reduce the overall productivity (O'Neill et al., 2014). Additionally, provenance trials can act as a source of tested genotypes for the supplementation of local breeding populations according to the semiconservative breeding strategy (MacLachlan et al., 2017; O'Neill et al., 2014).

Under the increasing scrutiny of the ecological plasticity of trees (Arnold et al., 2019; Valladares et al., 2014; Corcuera et al., 2011), provenance trials have regained interest as the models for the analysis of genetic controls over the traits crucial for sustainability of genotypes (Nabais et al., 2018; Leites et al., 2012), particularly under shifting and/or extending climatic gradients (Meier et al., 2022; Wilmking et al., 2020; Valladares et al., 2014). Application of molecular and functional ecology methods on the provenance material has enabled direct and

detailed evaluation of the genetic mechanisms determining traits affecting sustainability (Ahrens et al., 2020; Housset et al., 2018; Zhang et al., 2018). Such information has been proven to be complementary to the field performance estimates, which has been the initial goal for the establishment of provenance trials (Leites et al., 2012; Jansons and Baumanis, 2005; König, 2005), hence is crucial for adaptive management (Arnold et al., 2019; Nabuurs et al., 2018; Bolte et al., 2009). Still, due to the complexity of G×E (Li et al., 2017), which affects phenotypic and ecological plasticity (de la Mata et al., 2022; Ansarifard et al., 2020; Arnold et al., 2019), local information on the performance of diverse genotypes and populations (provenances) is crucial (Chmura et al., 2021; Breed et al., 2018; Berlin et al., 2016). Though, provenance trials provide limited information on the genetic effect, as the origin (parental structure) of the genotypes is unknown (Hayatgheibi et al., 2019; Loha et al., 2006; Falconer and MacKay, 1996).

In the majority of breeding programmes, the selection of genotypes is based on selection indices, which incorporate a variable set of economically important traits, among which those indicative of productivity (dimensions and stem quality) have a central role (Lenz et al., 2020; Burdon and Klapste, 2019; Jansson et al., 2017; Baliuckas et al., 2004). Though, tree dimensions and stem quality are cumulative indicators of the conformity of genotypes with the growing conditions in the past (Burdon and Klapste, 2019; Hayatgheibi et al., 2019), which, considering the accelerating pace of environmental changes, appear outdated (Aitken and Bemmels, 2016; de Villemerueil et al., 2016). Accordingly, shifts in the rankings of genotypes and provenance according to the allometrics have been observed across vast territories in the eastern Baltic region and elsewhere, as the climatic gradient shifts (Szeligowski et al., 2023; Chmura et al., 2021; Hayatgheibi et al., 2020; Berlin et al., 2016; Jansons and Baumanis, 2005).

For more accurate projections of field performance under future climates and hence more relevant breeding indices, information on growth responses to the extending spectrum of meteorological conditions can be highly informative (Wilmking et al., 2020; Zhang et al., 2018), substantially complementing data on the morphological traits (Heer et al., 2018; Housset et al., 2018; Xu et al., 2017). As the climate is one of the principal determinants of tree growth (Hayatgheibi et al., 2020; Wilmking et al., 2020; Speer, 2010), accurate projections of growth responses to meteorological and climatic conditions appear crucial for climate-smart and adaptive management (Zhang et al., 2018; Tei et al., 2017; Bolte et al., 2009). Thus, assessment of the genetic control over the sensitivity of growth/increment, and inclusion of such information in selection indices can contribute to the sustainability of breeding (Chmura et al., 2021; Ahrens et al., 2020; Burdon and Klapste, 2019).

Under temperate climate, tree growth is periodic, hence clear borders between increments of subsequent years can be distinguished, thus enabling retrospective analysis (Gennaretti et al., 2022; Xu et al., 2017; Gärtner et al., 2015; Speer, 2010). Due to the convenience of sampling and high informativity regarding the environmental effects, radial increment, TRW was been the overwhelming proxy of free growth globally (Babst et al., 2018). Despite the sensitivity to local effects, TRW is a highly relevant proxy for the productivity of tree and forest growth, implying sufficiency for the assessment of a wide spectrum of environmental questions (Wilmking et al., 2020; Xu et al., 2017; de Micco et al., 2019). The formation of increment is a complex process, and hence TRW is a composite of several environmental and intrinsic effects (Speer, 2010; Cook, 1987), which are highly topical, particularly regarding the adaptability of trees and forests to accelerating environmental changes (Schwarz et al., 2020; Housset et al., 2018; Zhang et al., 2018). Accordingly, diverse mathematical methods have been developed for the separation of the underlying effects, among which time series analysis and variance deconstruction is among the most efficient (Jetschke et al., 2019; Stoffel et al., 2010; Bunn, 2008; Cook, 1987).

The TRW as a cumulative quantitative proxy of growth is summarizing the conformity of genotypes with the conditions during the xylogenesis, as well as prior to it (Wilmking et al., 2020; Cuny et al., 2019; de Micco et al., 2019; Hackett-Pain et al., 2018; Montwe et al., 2018),

hence the disentanglement of their individual contributions can be challenging (Babst et al., 2018; Gärtner et al., 2015; Fonti et al., 2010). To gain deeper insight into environmental forcing and regulation of xylogenesis, analysis of wood anatomy can provide highly detailed quantifiable data on the properties of wood (Gennaretti et al., 2022; Cuny et al., 2019; Fonti et al., 2010). According to the pipe theory, wood primarily acts as the water transpore system consisting of numerous pipes connecting roots with leaves (Martinez-Vilalta et al., 2004; Tyree and Zimmermann, 2002). The set and properties of the pipes largely determine the efficiency of the transport, as well as hydraulic safety, i.e., resistance to cavitation and embolism, which causes physiological water deficit (Prendin et al., 2018; Anderegg et al., 2015; Sperry and Tyree, 1990).

The lumen area of vessels/tracheids is a proxy of the efficiency of water transport and risk of embolism, while the cell wall thickness is largely determining the mechanical properties of wood, as well as resistance to embolism (Martin et al., 2010; Tyree and Zimmermann, 2002; Sperry and Tyree, 1990). Under the globally intensifying drought effects on forests, such information is becoming increasingly topical (Gennaretti et al., 2022). Besides the vertical water transport, stemwood acts as a storage silo for water, nutrients and minerals, indicating the relevance of horizontal substance transfer between and within heartwood and sapwood (Richardson et al., 2013; Tyree and Zimmermann, 2002). These functions are largely maintained by WR, the quantification of which indicates the storage capacity of wood and hence acts as an indirect proxy for assimilation (von Arx et al., 2017).

The extending vegetation period is increasing the risk and severity of frost damages (Kidd et al., 2014; Augspurger, 2009; Lee et al., 2007), which burdens and disrupts xylogenesis, and the imprints of such events are archived in wood as anomalies, allowing retrospective assessment of their causality (Gennaretti et al., 2022; Payette et al., 2010). Severe late frosts, particularly as the xylogenesis has already been initiated, shatter unmaturing wood cells resulting in the formation of FR in EW (Payette et al., 2010; Lee et al., 2007). In contrast, early frosts disrupt lignification, hence cell walls contain an increased amount of cellulose, which, in the case of double staining of wood by Astra blue and safranin (Gärtner and Schweingruber, 2013), causes LW to appear blue or bluish, thus signifying a BR (Piermattei et al., 2015). Both these anomalies are becoming increasingly promising proxies for assessment of conformity of genotypes (particularly transferred) with local climates and weather anomalies (Gennaretti et al., 2022; Piermattei et al., 2015; Payette et al., 2010). Also, these anomalies might affect the mechanics and strength of wood, as the optimal structure of wood is distracted and causing mechanical weak spots (Lee et al., 2007; Berry et al., 1983).

The deconstructed variance of components of increment and related proxies, particularly if coupled with advanced regression and modelling techniques (Wilmking et al., 2020; Zhang et al., 2018; Cavin and Jump, 2017), enables highly detailed assessment of both short- and long-term effects on growth under normal and extreme conditions (Babst et al., 2018; McCullough et al., 2017; Xu et al., 2017; Sass-Klaassen et al., 2016). Considering weather and climate as a principal determinant of tree growth, the assessment of climate- and weather-growth relationships has been a substantial field of application of the in-depth analysis of increment (Harvey et al., 2020; Wilmking et al., 2020; Lloyd et al., 2013; Ohse et al., 2012; Cook, 1987). Though, for the scalability of such knowledge under increasing environmental variability, analysis of increment across reasonable climatic gradient is essential, as the locally observed relationships can already be outdated (Cavin and Jump, 2017; Restaino et al., 2016; Henttonen et al., 2014; Lloyd et al., 2013).

The ecological relationships across the environmental gradients are bell-shaped, while linear relationships can be estimated if a limited part of a gradient is considered (Restaino et al., 2016; Lloyd et al., 2013; Way and Oren, 2010). Hence, the shift of the limited window of observation, as in the case of local data, inevitably leads to biased extrapolation of the linear relationships (Wu et al., 2022; Wilmking et al., 2020; Valladares et al., 2014). To solve such an issue, the estimation of nonlinear ecological responses across a reasonable part of the climatic

gradient is crucial (Cavin and Jump, 2017; Lloyd et al., 2013). In this regard, time series of tree-ring proxies are advantageous, as even at a local scale, they represent a temporal gradient of conditions (Babst et al., 2018; McCullough et al., 2017; Xu et al., 2017). Furthermore, a dataset representing reasonable parts of spatiotemporal gradients can be obtained by regional sampling (Harvey et al., 2020; Cavin and Jump, 2017; Restaino et al., 2016).

In the eastern Baltic region, Scots pine is a common and economically highly important coniferous tree species (Routa et al., 2019) projected to decrease in abundance within the region during the 21st century (Buras and Menzel, 2019). It is ecologically plastic and grows on a variety of sites, while being particularly important under oligotrophic and mesotrophic conditions with freely draining mineral soils (Jansson et al., 2017; Berlin et al., 2016). As for a widespread species, its local populations have undergone genetic adaptation (Alakärppä et al., 2018; Wojkiewicz et al., 2016; Martin et al., 2010), implying differing adaptability to environmental changes (Li et al., 2017; Moran et al., 2017; Valladares et al., 2014). The local adaptation of Scots pine has been related to anatomical and physiological adaptations to cope with drought stress and wind loading, as well as with competition (Tyrmi et al., 2020; Wojkiewicz et al., 2016; Martin et al., 2010). Furthermore, a local small-scale adaptation of pine is known in response to contrasting edaphic conditions (Zadworny et al., 2016; Eckert et al., 2015). Hence, the local genetic adaptation of the populations implies that the projections of the bioclimatic models could be biased, overestimating the reduction of the abundance of Scots pine, particularly under adaptive management (Wu et al., 2022; Valladares et al., 2014). Concomitantly, local genetic adaptation is the basis for successful breeding programmes within the region, which is largely based on the morphometric traits related to stand productivity and stem (timber) quality (Jansson et al., 2017; Eckert et al., 2015; Baliuckas et al., 2004), while sensitivity traits are still being underrepresented (Ahrens et al., 2020; Wojkiewicz et al., 2016; O'Neill et al., 2014; Fries, 2012).

The growth of Scots pine has been shown to be sensitive to weather conditions and its extremes, though the relationships exhibit local features (Harvey et al., 2020; Jansons et al., 2016; Zunde et al., 2008; Elferts, 2007). Across the eastern Baltic regions, the increment of Scots pine shows a gradual shift of local linear weather-growth relationships from growth limitation by summer warmth in Finland to spring temperature and summer drought limitation in Poland and Germany (Harvey et al., 2020; Henttonen et al., 2014). Accordingly, the Baltics appear as the transition zone where the weather limitation shifts, implying complex controls over the increment (Harvey et al., 2020), allowing scrutiny of the stationarity of weather-growth relationships (Wilmking et al., 2020). Considering location under a cold climate, winter temperature can have contrasting effects on increment, likely via cold damage of respiratory losses of sugars (Beck et al., 2004; Ögren, 1997), supporting the carryover effects of weather conditions. The regional weather-growth relationships also imply the effects of growth-reproduction tradeoffs, which are suggested by the negative effects of thermal conditions in the preceding summer (Hackett-Pain et al., 2018). The effects of climatic factors on the growth of Scots pine have also been supported by the gradual shifts in rankings of provenances, as the north transferred genotypes rise with warming (Berlin et al., 2016; Jansons and Baumanis, 2005).

The stemwood of Scots pine is rather primitive and is mostly formed of tracheids, which surround scarce resin ducts (Martinez-Vilalta et al., 2004; Carlquist, 2001) and axial parenchyma (von Arx et al., 2017; Olano et al., 2013). The CWT and LA vary greatly, though the transition between LW and EW is abrupt and forms a distinct border (Carlquist, 2001; Mencuccini et al., 1997). The CWT and LA within EW and LW can vary greatly according to environmental conditions during their formation (Cuny et al., 2019), as well as due to local genetic adaptation (Martin et al., 2010). Though, the plasticity of xylogenesis, which mitigates the effects of shifting conditions on the functioning of the xylem (Cuny et al., 2019), appears restricted (Seo et al., 2020), presuming susceptibility to the hydraulic risks, particularly in the latter part of the growing/vegetation season (Cuny et al., 2019; Piermattei et al., 2015).

Considering hydraulic architecture (wood anatomy) important for survival and competitiveness, it is subject of genetic adaptation (Carvalho et al., 2017; Fries, 2012; Lenz et al., 2010).

1.2. Aim

The aim of the study was to assess the plasticity of the response of radial increment of eastern Baltic Scots pine to meteorological/climatic conditions and evaluate the climatic adaptability of the species and the potential for its improvements by tree breeding.

1.3. Objectives

The subordinate objectives were to assess:

- 1) the responsiveness of radial increment of the eastern Baltic populations of Scots pine to the principal meteorological and climatic drivers across the regional climatic gradient;
- 2) the effects of local genetic adaptation (genetic factors) on the sensitivity of increment to meteorological conditions and their extremes and its phenotypic plasticity at the regional level in relation to productivity;
- 3) the effects of local adaptation on xylogenesis and wood anatomy of Eastern Baltic populations of Scots pine and hence susceptibility to water shortage;
- 4) the genetic effects (heritability) and breeding potential for radial growth sensitivity of eastern Baltic provenance of Scots pine.

1.4. Theses

The proposed theses are:

- 1) radial increment of the eastern Baltic Scots pine is subjected to complex controls of meteorological (thermal and moisture) conditions during and prior to its formation;
- 2) the nonlinear effects of the principal weather drivers of increment show climate-dependant weather controls over the increment, projecting disproportional effects of climatic changes on growth;
- 3) weather sensitivity of increment and its plasticity relate to the field performance of the genotypes indicating adaptability of regional populations/provenances;
- 4) weather sensitivity of increment and its plasticity is at least partially genetically determined, implying potential for improving climatic adaptability by targeted breeding.

1.5. Thesis structure

The thesis consists of nine thematically consistent papers scrutinizing plasticity and principal drivers of radial increment of Scots pine in the eastern Baltic region. The first two papers address the plasticity of responses of genotypes *in situ*, thus evaluating the principal regional climatic and weather drivers of radial growth. Three papers investigate local adaptation and plasticity of weather-growth responses of regional provenances differing by field performance, thus assessing the sensitivity-productivity relationships. Two papers analyse wood anatomical properties of the provenances as the proxies for susceptibility to increasing climatic risks. The last two papers quantify the heritability of weather-growth sensitivity and its breeding potential.

1.6. Topicality

The study focusses on local specifics of weather controls over the formation of wood increment and its plasticity by quantification of the underlying environmental and genetic effects. The relationships between the environmental sensitivity of genotypes and their productivity highlighted favourable trade-offs (more productive genotypes are sensitive) suggesting sensitivity of increment as an adaptation to fluctuating conditions. Accordingly, the ability to promptly adjust growth contributes to the resilience and productivity of genotypes in the long term. Such relationships are backed by the genotype-specific differences in wood anatomy. The results demonstrate a comparison regarding the scalability of linear and nonlinear weather-growth relationships recognizable at local/regional scales. Analysis of inter- and intra-annual variability of WR is suggested as a proxy for the adaptive capacity of trees of different social strata.

Methodologically, the thesis explores the application of wood anomalies (FR and BR) in retrospection of the effects of frosts for the characterisation of genotypes. This is supplemented by the approbation of quantitative wood anatomy methods for comparative studies of genotypes, thus allowing more comprehensive evaluation based on limited empirical material. The synergy of time series deconstruction and mixed additive modelling has been tested for local ecological studies under accelerating environmental changes. The results of the thesis are particularly relevant to the eastern Baltic region; however, the algorithms of research are universal for studies of comparable spatiotemporal scales. The obtained results provide a solid background for further research based on an expanded set of genotypes thus confirming the scalability and applicability of the proposed relationships within local populations.

2. MATERIAL AND METHODS

2.1. Sites and trials

A regional transect stretching from Southern Finland to northern Germany was used to represent the regional spatiotemporal climatic gradient (Fig. 2.1 A) (Paper I). Along the transect, 22 open-pollinated conventionally managed maturing or mature stands (69–129 years) of Scots pine with an area exceeding one ha occurring on freely draining mesotrophic soils were selected from the national inventories. The selection was done for the assessment of principal regional weather drivers affecting conventionally managed populations *in situ*. The locations were represented by one to six stands to account for local specifics in radial growth. The stands were situated in sites with generally flat topography at low elevation, representing coastal and inland conditions. An admixture of Norway spruce (*Picea abies*) and silver birch (*Betula pendula*) was quite common. Additionally, a managed mature well-draining mesotrophic Scots pine stand with scarce spruce understory in the central part of Latvia (56.799 °N; 24.498 °E) was randomly selected from forest inventory for sampling for the estimation of differences in WR among pines of different canopy status (Paper II).

The selected stands/locations represented climates from cold humid continental in Finland to temperate oceanic in northern Germany (Kottek et al., 2006), where the mean annual temperature ranged from 4.3 to 10.1 °C, respectively. Across the transect, the winter thermal regime was more variable than that in summer. The mean annual precipitation, though was comparable among the sites, ranging 542–771 mm year⁻¹ in the stands in Finland and Latvia, respectively (Harris et al., 2020). The annual precipitation regime was also comparable among the stands with half of the annual precipitation occurring during the active vegetation season, thus generally balancing evapotranspiration. The main changes in climate have been expressed as explicit warming during the dormancy period, which extended vegetation season, as well as increasing variability of summer precipitation and temperature regime, which has been increasing the incidence the hot drought conditions (Meier et al., 2022; Allen et al., 2015).

To assess the local adaptation of populations in terms of sensitivity of increment, five provenance trials representing a truncated climatic gradient between Latvia and northern Germany were studied (Fig. 2.1 B) (Papers III–IX). The provenance trials were established in 1975 under the international collaboration of the USSR and GDR under the IUFRO framework for the assessment of the performance of the (eastern)European provenances of Scots pine (Jansons and Baumanis, 2005; Kohlstock and Schneck, 1992). The tested provenances originated from the region spreading between 46 and 56 °N, and 11 and 30 °E; a set of 36 provenances was common for all trials. Such a region includes the spectrum of climatic conditions predicted for Baltic states by the end of the 21st century (Meier et al., 2022, Buras and Menzel, 2019). The seed material has been collected from the plus-trees within each of the provenances thus representing the top-performing genotypes. The trials were established by planting one-year-old seedlings raised in local nurseries. The initial spacing of the planting was 2×1 and 2×0.5 m for the respective trials in Latvia and Germany.

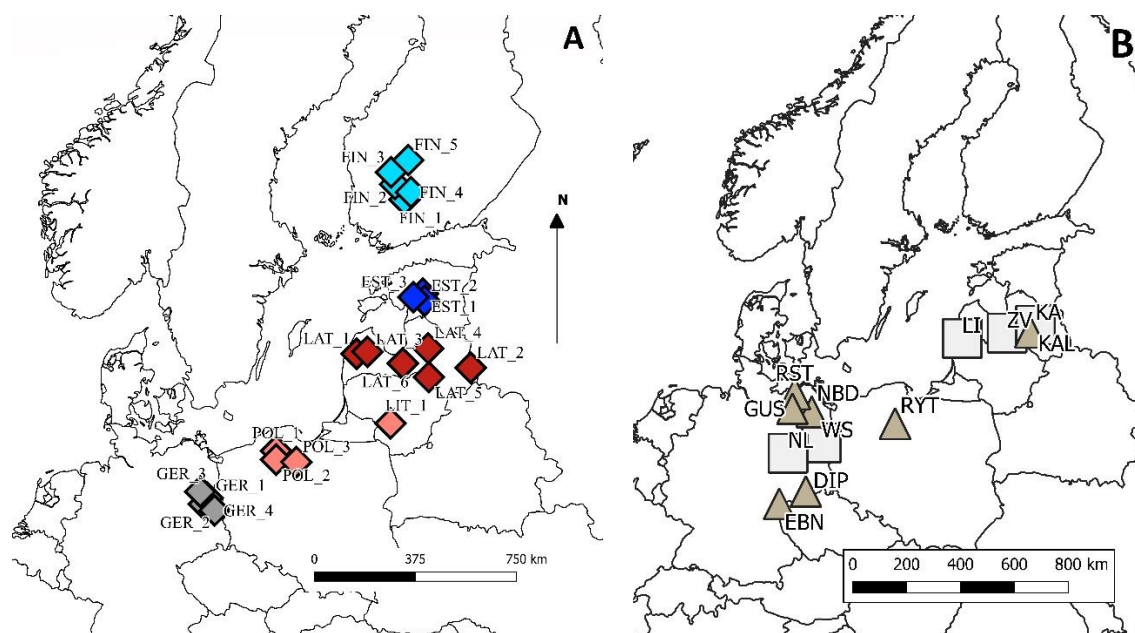


Fig. 2.1. Location of the studied mature commercial stands of Scots pine on mineral freely draining soils representing the local populations *in situ* (A), as well as the location of the studied provenance trials and origin of studied provenances (shown by triangles and squares, respectively; B).

The provenances were planted according to a randomized block design, yet the size and number of the blocks differed between the countries. In the trials in Latvia, the provenances were represented by six blocks (replications) of 35 (5×7) trees, while in Germany by four blocks of 100 (10×10) trees. The trials grew on freely draining oligotrophic sandy soils in Latvia and mesotrophic silty podzolic soils in Germany; the topography of all sites was flat and elevation was low, as typical for the lowland region. Initially, tending of all trials was implemented if necessary, yet the thinning regimes differed. In Latvia, the trials have undergone a single thinning from below to 1800 trees ha⁻¹ at the age of 21 years, while in Germany a year prior to sampling NL trial was thinned from below 1100 trees ha⁻¹. In the WS trial, three thinnings have been implemented with the last one in the winter of 2013–2014, thus decreasing the stand density to 900–1200 trees ha⁻¹.

2.2. Provenance selection

To assess local adaptation of genotypes in terms of growth sensitivity and plasticity, seven provenances with differing field performance, represented in all of the studied trials were selected according to the consolidated ranking of field performance according to recent inventories (Fig. 2.1 B) (Papers III–IX). Previous studies have shown a significant effect of provenance on both the productivity and stem quality of trees (Taeger et al., 2013; Jansons and Baumanis, 2005), with the selected provenances having consistent rankings. Such selection also allowed the assessment of sensitivity-productivity relationships (Housset et al., 2018; Matias et al., 2017; Valladares et al., 2014; Leites et al., 2012) and conditions underlying plastic responses (Nabais et al., 2018; de Villemereuil et al., 2016).

Two low-performing provenances (DIP and EBN), which originated for the Ore Mountains, one local (from the Latvia perspective, KAL), which excelled in stem quality and had above average performance, and two top-performing provenances (GUS and RYT), which originated from coastal lowland areas in northern Poland and northern Germany were selected. Additionally, for the estimation of heritability, two top-performing provenances from the same lowland region (NBD and RST) were selected (Papers VII, IX). Generally, the top- and low-

performing provenances represented the higher and lower quartiles of productivity and stem quality traits of the trials.

2.3. Data acquisition

2.3.1. Sampling

Within the maturing conventionally managed stands across the international transect (Fig. 2.1 A), from 15–30 healthy dominant non-leaning trees without visual damage and signs of disease were selected for sampling (Paper I). Two increment cores per tree from randomly oriented opposite sides of the stem were collected at the breast height using a 5 mm increment corer. For the quantification of wood parenchyma (WR) and its relationships to canopy status (Paper II), in a mature conventionally managed stand, seven dominant trees (with wide, well-developed crowns) and six intermediate trees (reaching canopy, yet with narrow and reduced crown) were selected. Edge trees, as well as tilted trees, were avoided. From each of the trees, two increment cores at the breast height from random opposite directions were collected using a 5 mm increment corer. Special attention was paid to the sharpness of the corer, so the increment cores were collected and maintained unbroken. For the assessment of growth pattern, a single core per tree was additionally sampled from five dominant and five intermediate trees within the stand.

In the provenance trials, sampling was done considering the randomized plot design (Papers III–IX). From each block, two or three dominant or co-dominant visually healthy trees without visible damages were selected. Block edge and tilted trees were avoided if possible. Two increment cores from randomly oriented opposite sides of the stem were collected from each tree at breast height using a 5 mm increment corer. It was ensured that the corer was clean and freshly sharpened, hence the cores were not broken.

2.3.2. Tree-ring width measurements

The collected increment cores (except those for WR, Paper II) were permanently mounted (glued) into single-row wooden mounts. It was ensured, that the axial direction of tracheids was perpendicular to the surface of the mounts. In the case of twisted cores, a hot steam jet was used to soften and untwist the cores (Speer, 2010). Softening of samples also prevented their breakage during the mounting. The surface of the mounted samples was levelled using progressive sanding by a handheld orbital grinder or cut using the WSL core microtome (Gärtner and Nievergelt, 2010). The measurements of TRW were made manually using the LINTAB 6 measurement table and TSAP software (RinnTech, Heidelberg, Germany). The measurements were done by the same person. The accuracy of the measurements was 0.01 mm.

2.3.3. Quantitative wood anatomy

For estimation of WR (Paper II), the increment cores were soaked in water for a day to completely refill the xylem and thus soften it. The cores were cut tangentially by hand sledge microtome GSL1 (Gärtner et al., 2014). The thickness of the section was 15–35 μm . Two sections (from middle EW and LW) per 30–35 outermost tree-rings. The older tree-rings were not sampled, as the parenchyma would likely died off and hence would not be distinguishable in the stained samples. To assess the anatomical structure of wood and the effects of local adaptation (Papers VI, VII), thin cross-sections (14–18 μm) of the increment cores were cut

using the WSL core microtome (Gärtner and Nievergelt, 2010) according to the protocol by Gärtner and Schweingruber (2013).

The sections were double stained by Astra blue and safranin (Gärtner and Schweingruber, 2013), thus enhancing the contrast between the parts of tree-rings, as well as lignified and nonlignified wood elements (parenchyma). Samples were embedded in Canada balsam or in glycerine. High-resolution distortion-free microscopic images of the samples were acquired with a transparent light microscope equipped with a digital camera with an 18 Mpx cropped matrix at 40× magnification. The images were stitched using the PTGui program (New House Internet Services, Rotterdam). The recognition and measurements of WR (Paper II) and CWT and LA (Paper VI) were made using WinCELL 2007a (Regent Instruments, Canada) software. The estimation of wood anomalies related to frosts (FR, BR; Piermattei et al., 2015) was done by visual inspection of the images (Fig. 2.2).

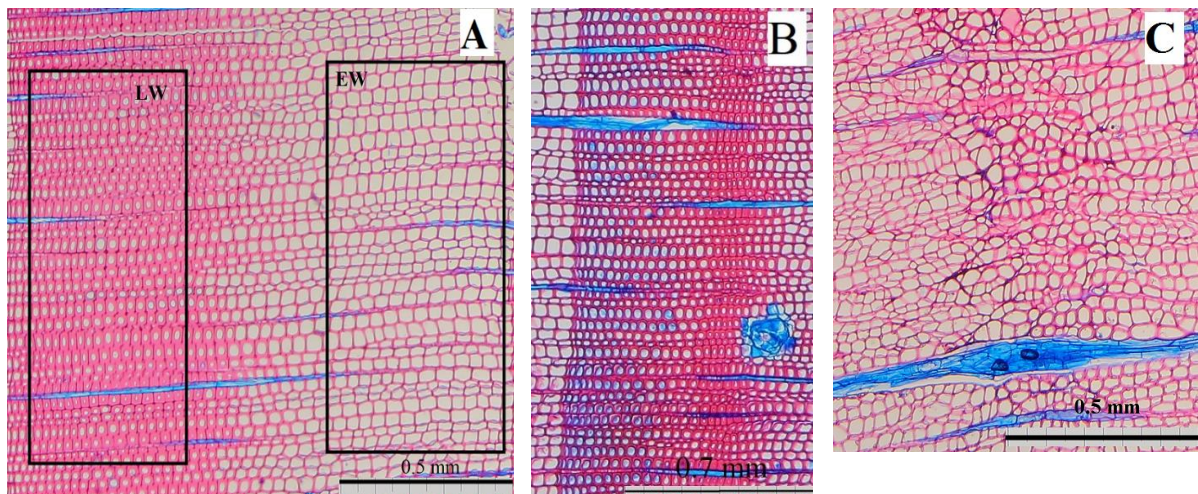


Fig. 2.2. Measurement area of tracheid cell wall thickness and lumen within a tree-ring (A), example of a “blue” (B) and frost (C) rings. The thin cross-sections of wood are double stained by Astra blue and safranin.

2.3.4. Climatic data and arrangements

To assess the weather-growth relationships (Papers I–IX), as well as the weather effects on wood anatomy and its anomalies, gridded climatic data (CRU TS4; Harris et al., 2020) were acquired for the grid points closest to the sampling locations. The monthly precipitation, temperature, and potential evapotranspiration estimates were acquired for the period 1901–2017. To evaluate the severity of drought conditions, SPEI was calculated as the proxy of the moisture regime (Vicente-Serrano et al., 2010). For the weather-growth analysis, the monthly climatic data were arranged according to the climatic windows extending from May/June of the year of the preceding formation of increment to September of the year of increment, thus assessing the carryover effects of meteorological conditions (Harvey et al., 2020; Hackett-Pain et al., 2018; Beck et al., 2004).

2.4. Data analysis

To ensure the quality of the measurements and reliability of the dating of increment, which is paramount for growth sensitivity analysis (Speer, 2010), graphical and statistical crossdating was performed (Papers I–IX). Time series were corrected or omitted if necessary. The sufficiency of crossdating and strength of the environmental signals within the datasets was described by several time series agreement metrics, e.g., \bar{r} , ar1, SENS, EPS, SNR, etc

(Speer, 2010; Bunn, 2008; Wigley et al. 1984). The metrics were calculated for the high-frequency (i.e., annual) variation component of the increment.

The time series of TRW were double detrended using a modified negative exponential curve and flexible cubic spline with the wavelength of two thirds of the series length (Papers **I** and **III**) or comparable wavelengths (other papers), which is a strict detrending approach explicitly highlighting the inter-annual variation. Considering that the increment proxies often contain high ar1 (Cook, 1987), time series were prewhitened using the first-order autoregressive function (Bunn, 2008). For the estimation of local linear relationships (Wilmking et al., 2020), the detrended time series of trees were averaged into stand/provenance chronologies using the biweight robust mean (Bunn, 2008; Cook, 1987).

Specific standardization based on the relative growth changes was applied to estimate PY (Jetschke et al., 2019), when the growth of a considerable part of the dataset or data subset expresses abrupt changes in increment (Paper **III** and **IX**). Considering the location of the sampled sites under temperate climates, as well as non-suppressed growth, the criteria for the estimation of event years and subsequently PY was generally low (Jetschke et al., 2019; Elferts, 2007). The weather drivers of the PY were analysed according to van der Maaten-Theunissen et al. (2021) and Schwarz et al. (2020). The resilience analysis was conducted to assess the tolerance of increment to weather anomalies (Paper **III**). Resistance (PY/pre-PY), recovery (post-PY/PY), resilience (post-PY/pre-PY), and relative resilience ((post-PR-PY)/pre-PY) indices (Lloret et al., 2011) were calculated based on TRW.

Bootstrapped Pearson correlation analysis between the chronologies and PY time series and the weather data was used to screen the local linear weather-growth relationships for the proxies of the radial increment (Papers **I–VIII**). Moving-window bootstrapped correlation analysis was used to assess the stationarity of local linear weather-growth relationships (Hofgaard et al., 2019; Zang and Biondi, 2015). Considering that the studied trees grew in the mid-part of the distribution area under presumably favourable site conditions, multiple regression techniques were used to estimate the principal weather drivers of the increment (Papers **I** and **IV**). Considering that ecological responses across the environmental (both spatial and temporal) gradients are bell-shaped (Lloyd et al., 2013; Way and Oren, 2010), thus nonlinear, generalized additive mixed models were, which allow estimation of response splines, were used for the regression (Wood, 2011). Residual chronology index values of sands (Paper **I**) or trees (Paper **IV**) were used as the response variable, with the meteorological variables tested as the predictors. The set of predictors was selected according to the arbitrary selection principle considering the result of local screening by correlation analysis, as well as several fit metrics. Year and spatial hierarchical structures in data (tree, trial, stand, etc) were included in the models as nested random effects to account for the dependencies in data.

Linear mixed effects models were used to evaluate the effects of canopy statue on the quantity and properties of WR (Paper **II**), and the effects of provenance on resilience components in response to PY, as well as on the wood anatomy (CWT and LA). The structure of random effects as described above was used to account for the dependencies in the data. The significance of the fixed effects was evaluated using Wald's χ^2 test. Conformity with model assumptions was checked using the diagnostic plots.

To quantify site and genetic (incl. G×E) effects of the weather-growth sensitivity and responsiveness of increment to weather anomalies in PY, the variance was separated by linear mixed effects model according to Loha et al. (2006) and Falconer and MacKay (1996) based on the studied provenances (Fig. 2.1 B). The response variable was the local weather-growth correlation (based on detrended basal area increment) and the event year values (relative growth changes; Jetschke et al., 2019; Papers **VIII** and **IX**, respectively). Heritability (H^2) and CVP were calculated for the depiction of the genetic effects. Data analysis was conducted in R v. 4.2.2 using the libraries dplR (Bunn, 2008), pointRes (van der Maaten-Theunissen et al., 2021), treeclim (Zang and Biondi, 2015), lme4 (Bates et al., 2015), and mgcv (Wood, 2011).

3. RESULTS AND DISCUSSION

3.1. The quality of datasets

The time series of TRW generally showed good quality, and the vast majority of them passed quality checking and crossdating, providing the basis for the estimation of weather-growth relationships (Papers **I**, **III–IX**). The informativity of the datasets of TRW was supported by the estimated metrics of agreement, with the EPS exceeding the arbitrary threshold of 0.85, which denotes sufficiency for climatic analyses (Wigley et al., 1984). Hence, SNR mostly exceeded 5.0 indicating environmental signals in TRW to be of reasonable strength, though according to the provenance data (Paper **IV**, **V**), it tended to be higher for the more productive genotypes. The SENS and Gini coefficient of the time series (Papers **I**, **III–IX**), which show the extent of the inter-annual variability of growth (Bunn et al., 2013), was intermediate, which is optimal for weather-growth analysis (Speer, 2010). The effect of previous growth on increment across the international transect (Paper **I**) and in the provenance trials (Papers **III–V**, **VIII–IX**) was explicit, as indicated by high ar_1 , which implies a conservative growth strategy (Isaac-Renton et al., 2018; Way and Oren, 2010). Though, the ar_1 tended to be lower and mean sensitivity slightly higher in the provenance trials in northern Germany, likely indicating higher marginality of local climates from the perspective of the genotypes (Cuny et al., 2019; Cavin and Jump, 2017; Taeger et al., 2013).

The time series of wood anatomical proxies (Paper **II**, **VI**) were shorter than TRW, and they were often disrupted due to shifts in the orientation of wood fibers within a stem (Gennaretti et al., 2022; von Arx et al., 2016). Hence the agreement metrics calculated for them were biased. Nevertheless, the measurements of wood anatomical proxies contained reasonable variance enabling ecological investigation. The distributions of wood anatomical anomalies (BR, FR) were zero-inflated implying low incidence, hence they were analysed in a simplified manner (Paper **VII**). All of the accounted 126 BR occurred in LW, yet the majority of the 97 FR accounted occurred in the mid-part of EW, thus supporting relationships with late and early frosts (Piermattei et al., 2015; Kidd et al., 2014; Gu et al., 2008). The quantity and dimensions of WR (Paper **II**), showed low variation implying conservative behaviour in terms of non-structural carbohydrate storage capacity (von Arx et al., 2017; Richardson et al., 2013; Olano et al., 2013). The quantity and characteristics of wood elements are restricted to ensure structural wood integrity (Cuny et al., 2019; Mencuccini et al., 1997). Nevertheless, the measured dimensions of WR varied unevenly, presuming differing environmental constraints, and hence sensitivity to fluctuating conditions (Olano et al., 2013).

3.2. Regional and local growth responses of native populations

Radial increment of the eastern Baltic populations of Scots pine showed complex effects of meteorological conditions in the native locations (Paper **I**). The local weather-growth correlations, which represent local linear relationships between the TRW chronology indices (i.e., annual relative additional increment) and weather conditions (Babst et al., 2018; Tei et al., 2017; Lloyd et al., 2013) showed a gradual shift along the transect, hence spatial nonstationarity (Wilmking et al., 2020; Hofgaard et al., 2019). In southern Finland, the weather-growth correlations showed local effects of the thermal regime during and prior to xylogenesis, hence the proportion of sites showing common tendencies was low. Still, the correlations supported low temperature limitations of growth (Montwe et al., 2018; Henttonen et al., 2014). In the sites southwards from Finland, a pattern of weather-growth correlations emerged with the effects of winter temperature and particularly summer moisture regime becoming common. Still, in Latvia, where sampled stands were more scattered (Fig. 2.1), the local weather-growth

relationships appeared most diverse, although correlations with winter temperature were common. Also, negative correlations with temperature in the preceding summer were common in Latvia, and to a lesser extent, in northern Germany. In the southern part of the transect, increment showed common correlations with meteorological conditions related to drought conditions, which adheres to the globally emerging effects (Allen et al., 2015; Choat et al., 2012).

The moving window correlations analysis, however, showed that most of the local weather-growth correlations were temporarily nonstationary (Hofgaard et al., 2019). The main nonstationarities were related to the emerging effects of water shortage. Such nonstationarity can be related to tree ageing, as the sensitivity to moisture regime increases (Prendin et al., 2018; Konter et al., 2016; Anfodillo et al., 2013), as well as to climatic changes, which are shifting local climates along the local spatiotemporal gradients (Harvey et al., 2020; Hofgaard et al., 2019; Montwe et al., 2018; Restaino et al., 2016). Accordingly, the local linear weather-growth relationships are being outdated and, hence would result in biased projections of growth, as well as reconstructions of the condition of the past (Wu et al., 2022; Wilmking et al., 2020).

The generalization of weather drivers of increment across the eastern Baltic region (Fig. 2.1 A), revealed significant effects of nine meteorological variables confirming complex controls of climatic conditions over xylogenesis (Fig. 3.1). These meteorological variables dated with the growing period, as well as before it, thus indicting temporary complex controls over growth with carryover effects of weather conditions (Harvey et al., 2020; Hackett-Pain et al., 2018; Friedrichs et al., 2009). Still, at the regional level, meteorological conditions had nonlinear (bell-shaped or threshold), as well as linear effects on increment, suggesting seasonal variability of the length of the meteorological gradient (from the perspective of native genotypes). Nevertheless, the nonlinearity of the responses also implied their scalability and stationarity (Wilmking et al., 2020, Cavin and Jump, 2017; Lloyd et al., 2013). The temporal and spatial variability of the responses (random variances of year and site), however, indicated that the native populations were phenotypically plastic with a moderate extent of local adaptation, implying their adaptability in a medium-term (in the scale of tree lifetime; Leites and Benito-Garzon, 2023; Alakärppä et al., 2018; Moran et al., 2017; Eckert et al., 2015).

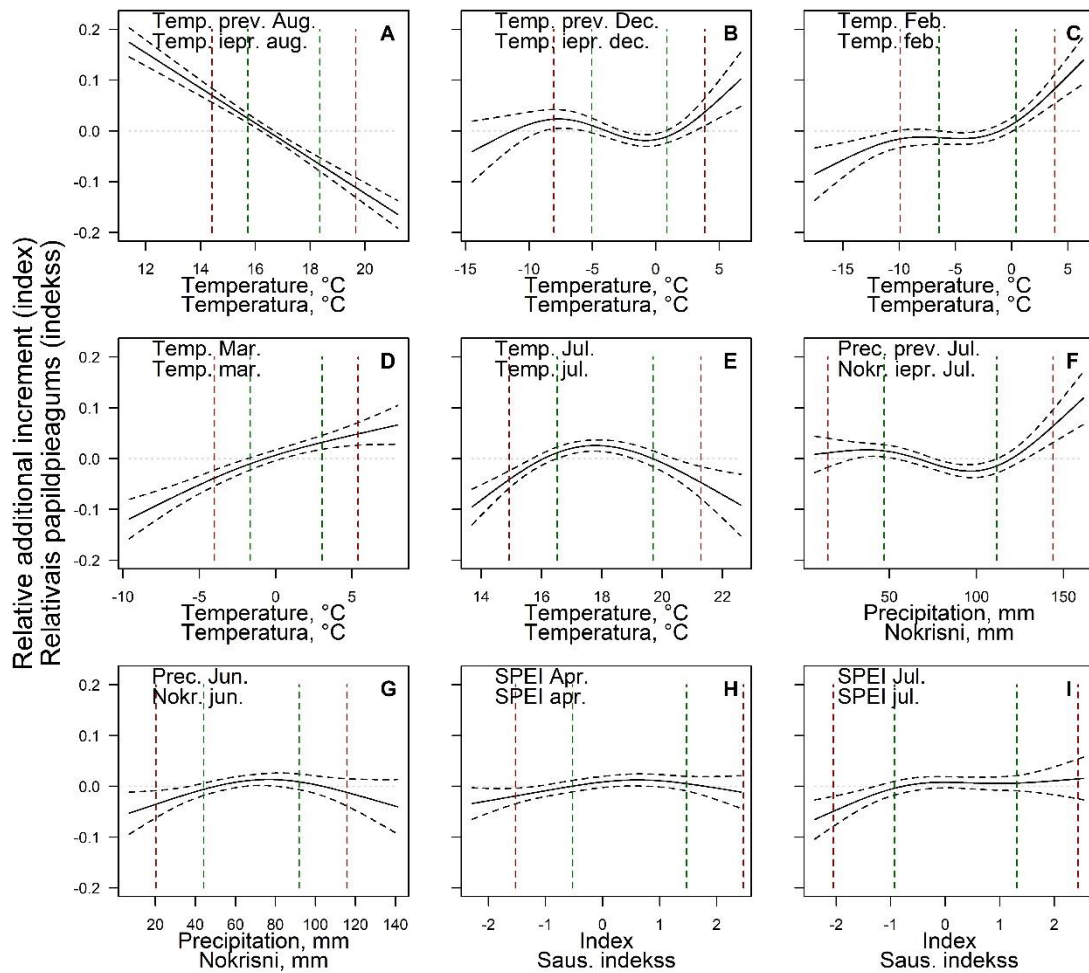


Fig. 3.1. The estimated smoothed effects (splines with confidence intervals) of meteorological conditions represented by monthly mean temperature, precipitation, and standardized precipitation evapotranspiration indices on residual chronology indices of tree-ring width of native genotypes of Scots pine growing in conventionally managed stands on freely draining soils across the eastern Baltic climatic gradient during 1954–2017. Dashed green and red lines indicate the 1σ and 2σ range of respective meteorological variable in the central part of Latvia.

Across the regional climatic gradient represented by the studied sites, temperature in August before the formation of the tree-ring had the strongest effect on radial increment, yet the effect was linear (Fig. 3.1), indicating that the reference part of the gradient was limited. Such an explicit negative effect can likely be related to the growth-reproduction tradeoffs, as late summer temperature determines the amount of generative buds and hence allocation of assimilates in the following year (Hackett-Pain et al., 2018). The second strongest effect was estimated for temperature in March, which showed near-linear effect with only a slight flection of responses (moderation) when exceeding 0°C , suggesting positive effects of projected warming (Montwe et al., 2018; Henttonen et al., 2014; Reyer et al., 2014; Lindner et al., 2014). Similar was also observed for temperature in February. The positive correlations with temperature in winter might be related to cold damage (Henttonen et al., 2014; Beck et al., 2004) or root development (Hardy et al., 2001), which is backed up by the positive correlations with winter precipitation, which can act as insulator affecting soil freezing and root dynamics (Tierney et al., 2001). Under the warm temperate climate of Poland and Germany, the effects of winter precipitation might also be related to the replenishing of the water table and hence moisture availability in the following vegetation season (Goldsmith et al., 2022; Hardy et al., 2001). Though the effect of temperature in December was fluctuating, which might be related

to the advance of cold hardening (Beck et al., 2004) and respiratory nutrient losses (Ögren, 1997).

The regional response to July temperature (Fig. 3.1), which showed the third strongest effect on increment, was bell-shaped with a local maximum. Such a response implies tradeoffs between the rate of assimilation and growth under cool summers (Yang et al., 2015; Carrer et al., 2010) and decreased moisture due to increased evapotranspiration under hot and dry conditions (Allen et al., 2015). Still, the precipitation related conditions showed relatively weaker effects on increment, suggesting the resilience of the studied population(s) to drought conditions. Nevertheless, July SPEI was the strongest precipitation related predictor of increment with the effect showing threshold value. This implies moderate drought sensitivity of increment, as well as inability to benefit from abundant moisture in the case of rainy summers, likely due to reduced radiation (Young et al., 2010; Strand et al., 2006) or physiological drought (Tyree and Zimmermann, 2002). The effect of June precipitation, which showed local optimum might be explained similarly, indicating the sensitivity to optimal radiation and moisture regimes (Jyske et al., 2014; Strand et al., 2006). Still, abundant summer precipitation was estimated to have positive carryover effects on increment (precipitation in the previous July), probably via indirect effects of temperature, which can alter the growth-reproduction tradeoffs (Hackett-Pain et al., 2018). Authors note: dear peer(s), if you have read this far, it is super; please come to me and ask, I will be glad to give you a treat or a warm hug. Accordingly, the estimated response splines revealed climatic dependence of weather-growth relationships (Hofgaard et al., 2019; Cavin and Jump, 2017; Lloyd et al., 2013; Ohse et al., 2012), suggesting disproportional effects of environmental changes (Wilmking et al., 2020; Matias et al., 2017).

The regional weather-growth responses (Paper I) were estimated based on the increment of the dominant trees, which might be biased, particularly as transpiration and assimilation can be affected by canopy status and hence microclimate (Lebourgeois et al., 2014). The analysis of WRs, which are the proxies of nonstructural carbohydrate reserves and their storage capacity (von Arx et al., 2017; Richardson et al., 2013), showed that the dominant and intermediate trees were capable of comparable assimilation, supporting the adaptability of trees irrespectively of canopy status (Paper II). The quantity and dimensions of WR showed inter- and intra-annual variation, implying dynamic adjustments in the assimilate storage capacity (Olano et al., 2013). Though the explicit individuality of WR metrics implied plastic responses of trees to microsite conditions, suggesting sufficient adaptability of native genotypes (Housset et al., 2018; von Arx et al., 2017; Eckert et al., 2015).

The largest share of variance in the dimensions of WR was related to intra-annual fluctuations, as the main differences were estimated between EW and LW. Generally, WRs were higher and narrower in LW, yet the relative area of the wood cross-section occupied by WRs was higher in EW. Such variation complies with the differences in characteristics of xylem cells (Martinez-Vilalta et al., 2004; Mencuccini et al., 1997) arising from the dynamics of xylogenesis (Cuny et al., 2019). The relative area and height of WRs, which is determined by the number of cells (von Arx et al., 2017; Olano et al., 2013), tended to be higher in EW of the intermediate trees, yet the differences were weaker (marginal) compared to those between the parts of tree-ring. Nevertheless, such differences suggest that some differences in growth strategies might occur, as increased nutrient storage capacity can be indicative of a more conservative growth strategy (Isaac-Renton et al., 2018; Way and Oren, 2010; Martin et al., 2010). This also implies inter-specific diversification of growth patterns (segregation of growth strategies), which is considered as an adaptation aiding resilience of a stand (Alakärppä et al., 2018; Eckert et al., 2015; Valladares et al., 2014). Though, WRs were independent of increment implying the ability of trees of different canopy status to maintain good vigour (Fonti et al., 2015). This can be related to the functional diversity and hence the ability to cope and recover after disturbances (Lebourgeois et al., 2014), which are intensifying under changing climate (Meier et al., 2022).

The time series of WR characteristics showed relationships with meteorological conditions before the formation of tree-rings implying carryover effects, particularly in the previous summer and autumn, thus supporting the cumulative influence of weather (Hackett-Pain et al., 2018; Friedrichs et al., 2009). The estimated correlations indicated relationships with conditions related to solar radiation, which affects the rate of assimilation (Fonti et al., 2015; Strand et al., 2006), as well as moisture availability in spring, and hence cell expansion (Jyske et al., 2014; Olano et al., 2013). Though the relationships between weather conditions and WRs were weaker than for TRW, which can be explained by the presumedly optimal growing conditions in the mid-part of species lowland distribution (Chmura et al., 2021; Valladares et al., 2014). Hence, WRs show only a smoothed reaction to weather fluctuations, while likely contributing to the ar1 of growth (von Arx et al., 2017; Richardson et al., 2013).

3.3. Local adaptation of populations

3.3.1. Local weather-growth relationships

The weather-growth relationships estimated for the studied provenances showed local adaptation of the eastern Baltic provenances in terms of weather sensitivity of increment (Papers III–V). Furthermore, the estimated responses showed the sensitivity-productivity relationship and highlighted the plasticity of growth as a crucial contributor to it. Similar to the sampled native populations *in situ* (Paper I), the radial increment of the studied provenances was complexly controlled by winter thermal and summer moisture regimes, which are subjected to accelerating changes (Meier et al., 2022; Allen et al., 2015).

Within each trial, the selected provenances showed some specifics in the inter-annual variation of TRW, which, considering the high synchronicity of growth, were expressed in the magnitude of growth changes (Papers III, IV). Thought, the strength of growth deviations among the provenances differed by year suggesting varying causes, hence the sets of local weather-growth correlations were provenance-specific. The strength of the local weather-growth correlations was intermediate, yet differed by the trials, indicating locally varying forcing. Nevertheless, correlations with July precipitation and temperature in the previous June (positive), and temperature in July and SPEI in the previous July, August, and December (negative) were common in trials both in Latvia and Germany, indicating the presence of the regional drivers of the increment (Harvey et al., 2020; Henttonen et al., 2014). The strength of weather-growth correlations also differed by provenance supporting local adaptation in terms of sensitivity of growth (Tyrmi et al., 2020; Eckert et al., 2015, O'Neill et al., 2014). Still, in trials in Latvia, the differences were related to the winter thermal regime, to which the top-performing provenances (originated from milder climates) were more sensitive. The low-performing provenances were less sensitive to the summer precipitation regime. In contrast in the trials in Germany, the low-performing provenances showed the strongest correlations with the meteorological conditions related to summer moisture regime; the top-performing ones were more tolerant to winter temperature. Thus, some inversion was present. Still, there were some provenance-specific weather-growth correlations non-related to field performance, which indicated effects of local (site) adaptations (Tyrmi et al., 2020; Alakärppä et al., 2018; Eckert et al., 2015) or might be coincidental.

3.3.2. Regional sensitivity of increment and productivity

The generalization of weather-growth responses across the regional climatic gradient revealed complex meteorological controls of radial increment, while the nonlinearity of the responses indicated their dependence on climate (Fig. 3.2; Paper IV). This supports the

disproportionality of the effects of climatic changes on increment (Wilmking et al., 2020; Matias et al., 2017; Tei et al., 2017; Lindner et al., 2014). The sets of seven to nine meteorological variables were estimated as the regional drives of radial increment of the provenances, indicating direct and carryover effects of weather conditions. These relationships were temporarily stable, as suggested by low random variance related to year, however, the reference period was rather short. Though strength and the form of responses differed by provenance implying uneven sensitivity and phenotypic plasticity (Alakärppä et al., 2018; Tyrmi et al., 2020; Eckert et al., 2015; Taeger et al., 2013). The differences in responses were mostly related to the extreme parts of the gradient implying differing adaptability to the projected climates. The differences were not drastic; however, even small differences in increment can differentiate productivity in the long term (Vazquez-Gonzalez et al., 2020; Matias et al., 2017; Lebourgeois et al., 2014; Glasner and Weiss, 1993).

The increment of the provenances was primarily sensitive to moisture availability in summer, supporting the intensifying drought conditions (Allen et al., 2015, Choat et al., 2012). The effects of temperature in May and July, as well as May–July’s SPEI (Fig. 3.2), showed the direct influence of thermal and moisture conditions on increment (Jyske et al., 2014), while the positive near-linear responses to May and July SPEI supported growth limitation by water shortage (Harvey et al., 2020; Isaac-Renton et al., 2018; Montwe et al., 2018). The steeper response to May SPEI also indicated susceptibility to early water shortage (Jyske et al., 2014; Choat et al., 2012). Though, the top-performing provenances were more sensitive to water shortage, indicating relationships between productivity and plasticity of growth responses (Cuny et al., 2019). The effect of March temperature, which can be related to root dynamics and water relations (Zadworny et al., 2016; Hardy et al., 2001; Tierney et al., 2001), was likewise stronger for the top-performing provenances.

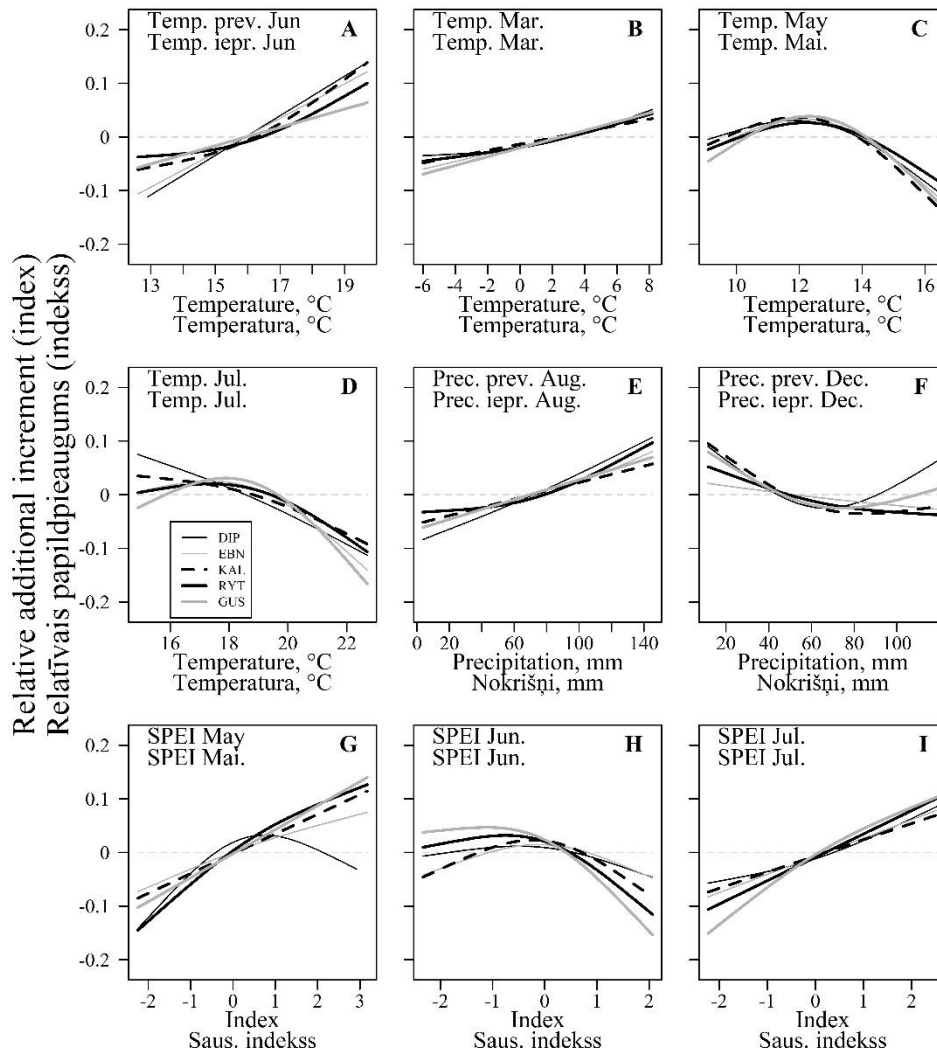


Fig. 3.2. The approximated response splines of the relative annual additional radial increment of eastern Baltic provenances of Scots pine differing by field performance to meteorological conditions across the regional climatic gradient represented by the provenance trials in Latvia and northern Germany for the period 1985–2017. Confidence intervals of the splines are not shown for clarity.

Wood formation in June is rapid (Jyske et al., 2014; Rossi et al., 2006), and precipitation and solar radiation can limit increment (Young et al., 2010; Strand et al., 2006), thus explaining the negative responses to increased June SPEI, to which the top-performing provenances were more sensitive. On the other hand, the lesser sensitivity of the low-performing provenances might be related to a more conservative growth strategy, as more assimilates are invested in defence and hydraulic safety (Vazquez-Gonzalez et al., 2020; Prendin et al., 2018). The bell-shaped response to summer temperature presumed tradeoffs between increased assimilation and water deficit (Cuny et al., 2019; Allen et al., 2015; Yang et al., 2015), to which the low-performing provenances (originating from mountain area), however, were more sensitive.

The generally positive response to temperature in the previous June might be related to additional assimilation under warm and dry conditions, as the water table can still be high, which facilitates the formation of the following EW (von Arx et al., 2017; Sala et al., 2012). The response was stronger for the low-performing provenances confirming a more conservative growth strategy and greater dependence on stored nutrients (von Arx et al., 2017, Martin et al., 2010). The effects of conditions at the cessation of the previous vegetation season, which affect growth-reproduction tradeoffs (Hackett-Pain et al., 2018), were stronger for the low-performing

genotypes, likely due to more conservative resource usage (Reid et al., 2004). Accordingly, the higher weather sensitivity of the top-performing provenances regarding the principal weather drivers indicated the ability to plastically adjust growth essential to maintain capacity for recovery. Hence the plasticity of increment is highly crucial for productivity under a rapidly changing climate (Arnold et al., 2019; Valladares et al., 2014; Corcuera et al., 2011).

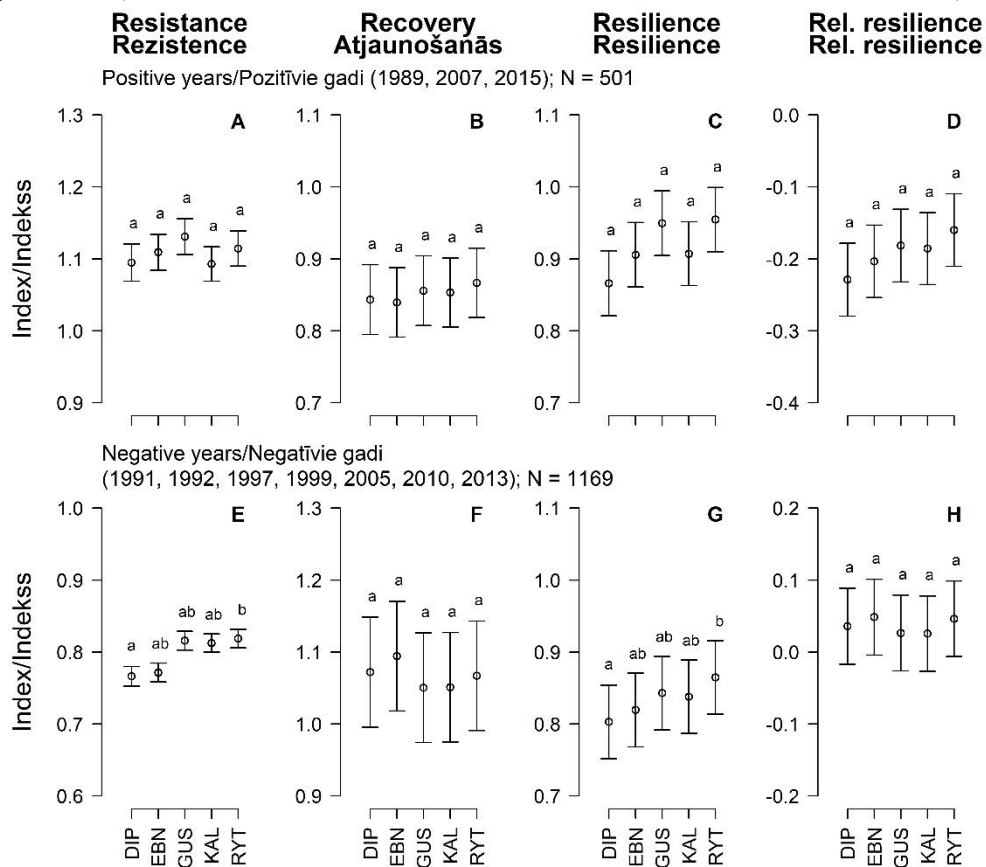


Fig. 3.3. The estimated marginal means of the resistance, recovery, resilience and relative resilience indices calculated for TRW of the studied provenances of Scots pine in the positive and negative pointer years in three trials in Latvia. Similar lettering implies a lack of significant differences among the provenances. The axes differ. N –number of observations.

The increasing frequency of weather/climatic extremes, as the climatic gradients shift exposing populations to diversifying conditions (Jetschke et al., 2019; Sass-Klaassen et al., 2016), emphasizes the resilience of growth as the precondition for sustainability (van der Maaten-Theunissen et al., 2021; Schwarz et al., 2020). The PY in TRW, which depict abrupt changes in growth often in response to weather anomalies (Schwarz et al., 2020; Jetschke et al., 2019), were generally weak to intermediate (Paper V), likely as the trees were growing under presumedly favourable conditions and growth was not suppressed. The occurrence of PY correlated with temperature during the dormancy period, cessation of the preceding vegetation period and summer precipitation, supporting the complexity of the forcing. Though the correlations were trial- and provenance-specific, similarly as observed for the inter-annual variation patterns (Papers III, IV). The occurrence of the strongest PY was associated with the co-occurrence of several weather anomalies in the thermal regime in summer and winter, as well as summer moisture availability (Paper V), thus indicating the robustness of increment to sole events (de la Mata et al., 2022; Jetschke et al., 2019; Valladares et al., 2014).

The resilience indices calculated for growth responses in the estimated PY (abrupt changes in TRW) in Latvia (Fig. 3.3) were similar to those estimated previously for another set of provenances in Germany (Taeger et al., 2013), suggesting comparable environmental

tolerance of increment (Lloret et al., 2011). The values of the tolerance indices were intermediate (cf. Schwarz et al., 2020), suggesting that some growth suppression followed disturbances. Alternatively, this might be partially attributed to the age-related decrease in TRW as the trees were rather young (Konter et al., 2016). Provenance had a significant effect on the resistance and resilience of TRW regarding the negative PYs, which was consistent with the field performance, confirming the plasticity and environmental tolerance of growth as principal contributors to productivity and sustainability. Still, the decreased resilience suggested that unfavourable weather resulted in growth depressions for the low-performing genotypes thus reducing their competitiveness (Lloret et al., 2011; Reid et al., 2004). Still, the significant provenance-by-year interaction implied uneven sensitivity to diverse weather anomalies.

3.3.3. Wood anatomy

The anatomy of stemwood, which acts as the water transport artery, determines hydraulic architecture and affects water relationships of trees throughout the vegetation season (Cuny et al., 2019; Tyree and Zimmermann, 2002) governing the susceptibility to moisture regime (Gennaretti et al., 2022; Moran et al., 2017; Corcuera et al., 2011). Plasticity of wood anatomical structure has also been considered as an informative proxy for adaptability (Gennaretti et al., 2022; Martin et al., 2010; Fonti et al., 2010). Considering water relationships crucial for survival, the wood anatomy of the studied provenances was subjected to local genetic adaptation as indicated by the significant effect of provenance on CWT and LA both in LW and particularly EW (Paper VI). These effects appeared proportional to the field performance of the provenances, supporting the relationships between plasticity and sensitivity with the productivity of growth, even when a narrow climatic gradient (represented by the trials in Latvia) was analysed. Furthermore, the provenance-specific wood anatomy implies genetically determined sensitivity particularly to moisture regime (Hong et al., 2015; Martin et al., 2010; Lenz et al., 2010).

The top-performing provenances had tracheids with largest LA, hence conductivity, while CWT was thin (Fig. 3.4). Although such wood structure implies increased vulnerability to cavitation and xylem dysfunction (Popkova et al., 2018; Pittermann and Sperry, 2003; Sperry and Tyree, 1990), it also ensures conductivity with minimal investments of assimilates (Eilmann et al., 2009; Martin et al., 2010). Accordingly, the top-performing provenances were more plastic in terms of resource allocation, as indicated by the negative correlation between CWT and LA. Agile adjustments in the kinetics of xylogenesis have been shown to compensate for adverse weather effects (Cuny et al., 2019), thus contributing to field performance. This was particular for RYT, which was highly productive. The low-performing provenances formed wood with smaller LA and larger CWT, which ensures higher mechanical durability and hydraulic safety of wood, by the costs of conductivity. Considering significantly narrower tree-rings, the wood of such structure likely prevented trees from maximizing assimilation when moisture was optimal (Anfodillo et al., 2013; Eilmann et al., 2009; Tyree and Zimmermann, 2002), thus burdening growth and forming a negative feedback loop, which can reduce competitiveness (Prendin et al., 2018; Lebourgeois et al., 2014). The time series analysis revealed provenance-specific correlations between the wood anatomical proxies (CWT and LA) and meteorological conditions, which suggested direct and carryover effects of weather conditions (Cuny et al., 2019; Anderegg et al., 2015; Mayr et al., 2003). The presence of the carryover effects implied that wood anatomy, hence hydraulic architecture and drought safety of wood is at least partially predisposed by preceding conditions, as well as the genetic effects (Housset et al., 2018; Eilmann et al., 2009; Martin et al., 2010). This affects the plasticity of wood anatomical structure and hence the functionality of stemwood (Prendin et al., 2018; Anfodillo et al., 2013; Corcuera et al., 2011).

Weather had a stronger effect on LA than CWT, particularly in LW, while the correlations were stronger under harsher (more continental) climate. The anatomy of EW was affected by temperature in the dormancy period and early summer, as well as precipitation at the end of the previous vegetation period, implying explicit carryover effects of weather conditions (Harvey et al., 2020; de Micco et al., 2019). Alternatively, this might be an indirect effect of the conditions of the water table and moisture availability (Tierney et al., 2001; Hardy et al., 2001). The anatomy of LW showed direct meteorological controls, as indicated by the correlations with summer temperature (negative) and precipitation (positive), suggesting that plastic adjustments are implemented to ensure hydraulic safety under current conditions (Ferriz et al., 2023; Cuny et al., 2019).

For the top-performing provenances, LA and CWT in EW correlated with precipitation in March and February temperature under coastal conditions, while for the low-performing provenance, the correlation was significant under more continental climate. Such correlation could be related to the modulating effects of soil temperature and moisture on root dynamics and water relations in the following vegetation season (Hardy et al., 2001) or winter embolism (Pittermann and Sperry, 2003). The correlations with April and June temperature were significant for LA of the top-performing provenances under coastal climate and for the low-performing provenances under inland conditions. Regarding LW, LA and CWT also correlated with temperature in June, and such correlation might be related to a direct effect of temperature on cell expansion and cell wall deposition (Piermattei et al., 2015; Jyske et al., 2014; Rossi et al., 2006). August precipitation, and particularly SPEI showed a positive correlation with LA and a negative correlation with CWT for the top- and low-performing provenances under coastal and inland conditions, respectively. Accordingly, the plasticity of wood anatomy and its ability to maximize and restore conductivity with minimal investments of assimilates appear as a highly advantageous adaptation under anticipated environmental changes and emerging droughts in particular (Cuny et al., 2019; Eilmann et al., 2009; Martin et al., 2010), with high potential to contribute to the sustainability of forest reproductive material.

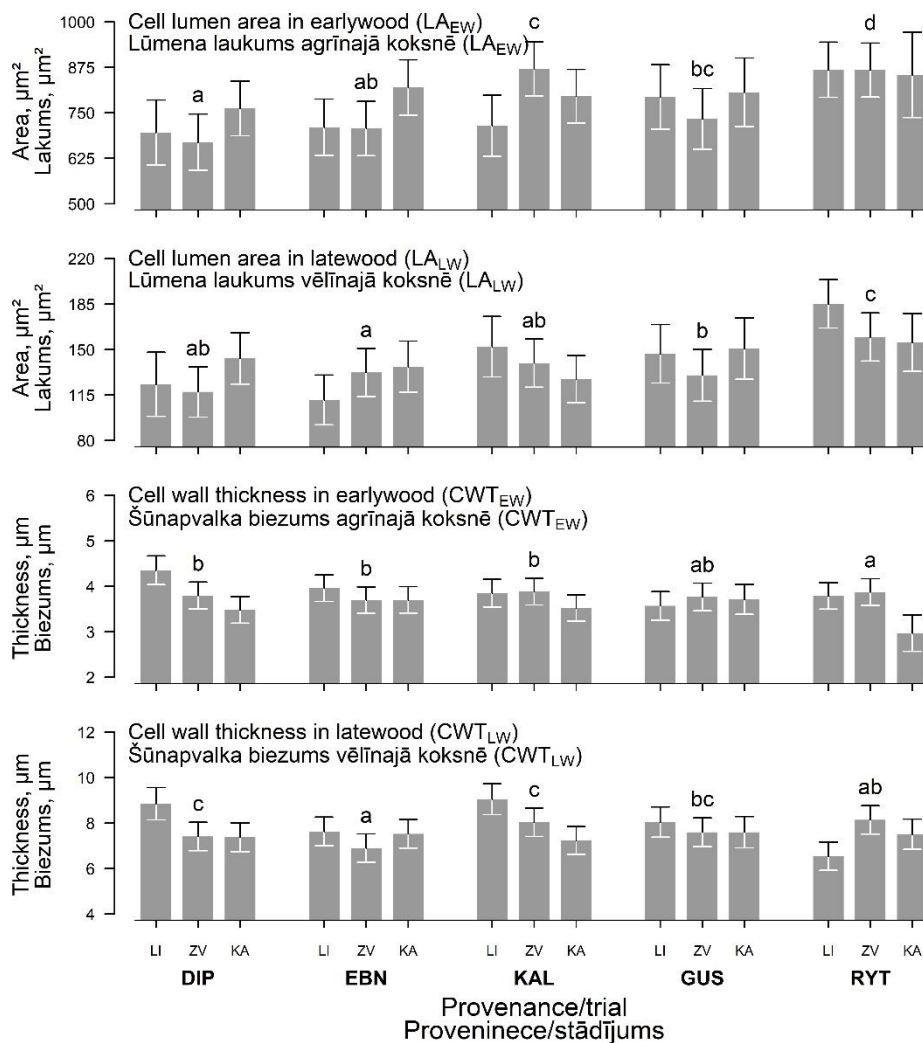


Fig. 3.4. Estimated marginal mean (\pm 95% confidence intervals) of lumen cross-section area and cell wall thickness of tracheids in earlywood and latewood of the studied provenances of Scots pine in the trials in Latvia. Similar letters indicate a lack of significant differences among the provenances. Scales differ.

3.3.4. Anatomical wood anomalies and frosts

The projected and ongoing extension of the vegetation period is increasing the susceptibility of plants to late and early frosts (Meier et al., 2022; Augspurger, 2009; Gu et al., 2008). Furthermore, under temperate climate, frosts are considered a major threat to assisted gene flow, as the north-transferred genotypes, which are usually more productive and have (can utilize) extended growing and vegetation periods (Hayatgheibi et al., 2020; Berlin et al., 2016; O'Neill et al., 2014; Schreiber et al., 2013). Signs of frost damage were observed in the wood of the studied provenances (Paper VII). During the reference period, the annual probability of frost related anomalies in the wood of the studied provenances in the trials in Latvia was low (0.025, cf. Piermattei et al., 2015; Kidd et al., 2014; Payette et al., 2010), although it showed explicit increase with continentality of climate (Fig. 3.5). In the coastal LI trial, only single anomalies were recorded, while in the continual KA trial, their estimated annual probability exceeded 0.07 (it was even twice higher, when trees were less than 25 years old). The probability of the frost related anomalies decreased with age, likely as the canopy of the stands (trials) closed and the bark of trees grew thicker providing higher thermal shielding of cambium (Kidd et al., 2014; Payette et al., 2010). All BR occurred in late LW, while the vast majority of

FR were observed in the mid-part of EW indicating the effect of early and particularly late frosts, respectively (Piermattei et al., 2015; Kidd et al., 2014). Though, the occurrence of BR was higher than FR indicating susceptibility to early frosts, which are likely the result of delayed cold hardening due to increased temperature (Hayatgheibi et al., 2020; Berlin et al., 2016; Schreiber et al., 2013; Beck et al., 2004).

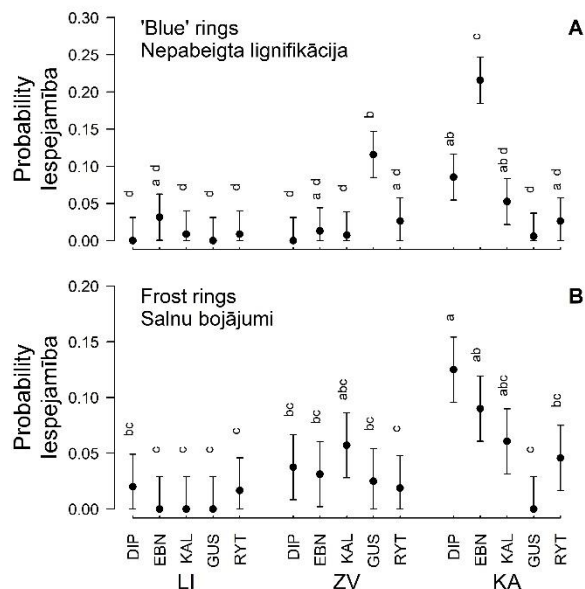


Fig. 3.5. Estimated marginal annual probability (\pm 95% confidence interval) of ‘blue’(A) and frost (B) rings in the xylem of the studied eastern Baltic provenances of Scots pine in the provenance trial in Latvia during 1985–2017. Similar lettering indicates a lack of differences between the contrasts.

The occurrence of BR and FR differed by provenance, as well as was subjected to provenance by trial interaction (Fig. 3.5), thus indicating explicit local genetic adaptation and phenotypic plasticity of the genotypes regarding frosts (Szeligowski et al., 2023; Ahrens et al., 2020; Schreiber et al., 2013; Augspurger, 2009). The probability of BR and FR was related to the field performance of the genotypes, rather than the climates of origin, supporting sensitivity-productivity relationships (Housset et al., 2018; Matias et al., 2017; Valladares et al., 2014). Accordingly, the low-performing provenances (DIP and EBN), which originated from mountain areas were more susceptible to frosts, while the top-performing provenances, which originated from milder maritime climate, showed only a few anomalies. The linkage between the anomalies and the minimum temperature was limited, probably due to microclimatic specifics (Charrier et al., 2015). Still, it was clearer for the low-performing DIP under the warmer climate of the ZV trial (FR), while being significant for local KAL under native conditions in the KA trial. Surprisingly, the native provenance, which has adapted to the harsher climate, as represented by the KA trial, showed an intermediate frequency of the anomalies. Such behaviour of native provenance might be related to the extension of the vegetation period (Berlin et al., 2016, Schreiber et al., 2013), while it suggests increasing maladaptation of local high latitude populations to the accelerating climatic changes (Isaac-Renton et al., 2018; Montwe et al., 2018), supporting the necessity for assisted gene flow (Hayatgheibi et al., 2020; Aitken and Bemmels, 2016).

3.3.5. Heritability of growth sensitivity

The broad sense heritability estimated based on limited provenances can be biased (Leites et al., 2012; Loha et al., 2006; Falconer and MacKay, 1996), nevertheless, it provides baseline

insight into the genetic controls over diverse traits (He et al., 2023). Furthermore, variance separation, which is the statistical basis of quantitative genetics, allows quantification of the G×E and thus phenotypical plasticity and adaptability (Ansarifar et al., 2020; Arnold et al., 2019; Li et al., 2017). The sensitivity of growth depends on genotype and gene expressions, hence weather-growth relationships are a cumulative proxy of the fitness of genotypes to certain environments (Ahrens et al., 2020; Burdon and Klapste, 2019; Hayatgheibi et al., 2019). Considering the observed effects of local adaptation of sensitivity of increment (Papers **I-VII**), weather-growth correlations representing “normal” were estimated with low to intermediate heritability (Paper **VIII**). For the traits (weather effects) with moderate H^2 , the CVP exceeded 0.40, implying (Table 3.1) noteworthy potential for improvements (Grattapaglia et al., 2018; Jansson et al., 2017; Loha et al., 2006), similarly as observed for the morphometric traits of the eastern Baltic populations (Jansson et al., 2017; Baliuckas et al., 2004; Jansons and Baumanis, 2005). Accordingly, heritable sensitivity implies the potential to moderate weather/climatic effects on tree growth, thus contributing to the sustainability of pine forests (Grattapaglia et al., 2018; Housset et al., 2018; Heer et al., 2018; Jansson et al., 2017).

The strongest heritability was predominantly estimated regarding the relationships to the variables related to moisture availability in summer (growing period) implying the possibility of altering the sensitivity of increment to the main anticipated climatic risk (Harvey et al., 2020; Montwe et al., 2018; Allen et al., 2015). Such genetic effects also confirm the existential importance of water availability for the populations growing under presumedly mild conditions of the mid-part of the species range (Ferriz et al., 2023; Carvalho et al., 2017; Isaac-Renton et al., 2018; Way and Oren, 2010). The sensitivity to winter temperature, which had secondary effects on increment (Paper **III**), was also estimated with the above average heritability (Table 3.1; Paper **VIII**), implying the possibility of affecting the overwintering and its effects on growth (Ahrens et al., 2020; Hänninen et al., 2013; Beck et al., 2004). Intermediate heritability was also estimated for the effects of weather conditions at the end of the preceding growing period, which affect the formation of generative primordia (Lanner, 1976), thus indicating genetic control over the triggering of reproductive effort (Hackett-Pain et al., 2018). The heritability of sensitivity to precipitation in the previous June, which can be related to the formation of nutrient reserves (von Arx et al., 2017; Jyske et al., 2014) suggested genetic control over the growth strategy. The heritability of sensitivity to meteorological conditions in the preceding autumn is difficult to reason, as trees would have been entering dormancy (Hänninen et al., 2013; Beck et al., 2004); perhaps it is an artefact of collinear relationships. Due to the limited scope of the study, genetic correlations between the traits (water effects) were not calculated, currently limiting the insight into the genetic interactions (Hong et al., 2015).

Intensification of weather anomalies, particularly those related to summer moisture availability, as well as cold spells and frosts, have been identified as the emerging climatic threats to hemiboreal forests (Isaac-Renton et al., 2018; Montwe et al., 2018; Allen et al., 2015), which might be mitigated by targeted breeding (Paper **VIII**). However, to cope with anomalies, different parts of the genome might be utilized (Tyrmi et al., 2020; Dering et al., 2017), hence heritability of responses needs to be explicitly tested (de la Mata et al., 2022; Ahrens et al., 2020). The heritability of relative growth changes following multiple weather anomalies, which were summarized by PY (Schwarz et al., 2020; Jetschke et al., 2019), showed low heritability (Paper **IX**). Nevertheless, heritability estimates peaked a year or two after a PY, indicating genetic control over the resilience and recovery rather than resistance of growth (Schwarz et al., 2020; Jetschke et al., 2019; Lloret et al., 2011). Though the peaks in heritability were not consistent temporarily and spatially, likely due to diverse causes of the underlying growth changes. Still, anomalies in the winter thermal regime appeared as stronger triggers of the genetic effects (Baniulis et al., 2020; Montwe et al., 2018; Henttonen et al., 2014), despite the emerging water shortages (Allen et al., 2015), supporting the increase of cold damage in a warming world (Augsburger, 2009; Gu et al., 2008).

Table 3.1. Broad sense heritability ($H^2 \pm$ standard error) and provenance coefficient of variation (PCV) for the weather-growth correlations of the studied provenances across trials in Latvia and Germany. Only the meteorological variables showing heritability above 0.15 are shown.

Meteorological variable/meteoroloģiskais mainīgais	H^2	PCV
Temperature previous July/Iepr. jūlija temperatūra	0.27±0.17	0.60
Temperature previous September/Iepr. septembra. temperatūra	0.25±0.16	0.45
Temperature January/Janvāra temperatūra	0.21±0.11	0.65
Temperature June/Jūnija temperatūra	0.29±0.17	0.44
Precipitation previous June/Iepr. jūnija nokrišņi	0.32±0.15	0.24
Precipitation March\Marta nokrišņi	0.23±0.15	0.56
Precipitation July/Jūlija nokrišņi	0.26±0.14	0.18
SPEI previous October/Iepr. oktobra SPEI	0.15±0.10	0.58
SPEI previous November/Iepr. novembra SPEI	0.25±0.17	0.47
SPEI June/Jūnija SPEI	0.24±0.18	0.54
SPEI July/Jūlija SPIE	0.17±0.11	0.44
SPEI August/Augusta SPEI	0.25±0.17	0.50
SPEI September/Septembra SPEI	0.27±0.16	0.62

The locally specific peaks in heritability estimates, as well as the variance partitioning, revealed prevailing phenotypic plasticity ($G \times E$) of the responses to anomalies, suggesting the ability of the populations to cope with the environmental changes in the medium-term (Chmura et al., 2021; Hayatgheibi et al., 2019; Li et al., 2017). When the entire reference period was considered, the genetic (provenance) variance was low likely due to the $G \times E$, as well as the excessive random variance indicating explicit effects of microsite/uncontrolled conditions (Charrier et al., 2015). The variance components of the relative growth changes generalized over the reference period, portrayed explicit genotype by environmental interaction, hence the phenotypic plasticity of responses, implying the potential for breeding to locally improve weather tolerance of genotypes (Burdon and Klapste, 2019; Grattapaglia et al., 2018; Jansson et al., 2017; Baliuckas et al., 2004).

4. CONCLUSIONS

1. Radial increment of the native populations of Scots pine growing on freely draining soils in the eastern Baltic regions is complexly controlled by the meteorological conditions related to winter thermal regime and moisture availability in summer.
2. At the regional scale, the weather-growth relationships are nonlinear, indicating disproportional effects of the projected climatic changes on the increment of Scots pine. Nevertheless, the estimated growth response and nutrient storage capacity suggest the ability of local populations to cope with environmental changes in the mid-term.
3. The meteorological sensitivity of radial increment of the eastern Baltic populations of pine is subjected to local genetic adaptation. The populations show differing sensitivity to the principal regional weather drivers of increment, particularly their extremes. Coincidence of multiple weather anomalies, though, was associated with abrupt changes in increment, suggesting the robustness of Scots pine.
4. The sensitivity of increment of the eastern Baltic populations of Scots pine to meteorological conditions differed according to productivity, signifying sensitivity-productivity relationships. However, the more productive provenances were more sensitive both to inter-annual fluctuations of weather conditions and their extremes, implying plasticity of increment crucial for the sustainability of genotypes.
5. The plasticity of weather-growth, as well as productivity-sensitivity relationships can be related to specifics of xylogenesis. The more productive provenances were more agile in terms of the anatomy and functionality of stemwood, allowing rapid adjustments to changing moisture conditions. This allowed faster recovery of growth after unfavourable weather events/disturbances.
6. The susceptibility to frost damage of the north-transferred genotypes related to the plasticity of increment. Although originating from a considerably milder climate, the more productive genotypes were less affected by frosts compared to the genotypes with more conservative growth strategies. Native genotypes showed signs of increased sensitivity to frosts in a warming environment.
7. The strength of genetic control over the sensitivity to the inter-annual fluctuation of the principal regional weather drivers of increment was moderate, with sensitivity to moisture availability in summer showing the strongest effects. Regarding weather extremes, genetic control over the resistance of growth was negligible, however, the genetic effects emerged later, implying relationships with growth recovery and resilience. Accordingly, tree breeding has the potential for improvement of growth sensitivity and plasticity of increment, thus contributing to the sustainability of forest reproductive material in the longer term.

5. RECOMMENDATIONS

1. Plasticity of increment and its sensitivity to moisture availability in summer appear as promising traits for inclusion in the selection indices, thus contributing to the breeding programme regarding the climatic sustainability of forest reproductive material.
2. Considering increased plasticity and resilience of increment, the most productive north-transferred genotypes (based on consolidated ranking in local provenance trials) should be (have a high potential to be) included in breeding populations to improve the gene pool for breeding for climatic sustainability.
3. The assessment of sensitivity-productivity and plasticity-productivity relationships should be expanded by including a wider spectrum of transferred genotypes for the estimation of the optimal ecological transfer distance for supplementation of breeding populations.
4. Considering the high genetic diversity of regional and local populations, the recombinatory ability of growth sensitivity and plasticity traits on native genotypes should be evaluated based on the progeny trials for the assessment of the adaptability of the native populations.

ACKNOWLEDGEMENTS

I acknowledge the technical staff whose assistance was paramount for the collection of the material and data acquisition. Acknowledgement are also extended to the co-authors and research team, who provided ideas and feedback on the work. I'm grateful to my supervisor for constructive ideas and criticism, as well as for having the time and nerve for discussions during the implementation of the study. I express the largest gratitude to my parents for procreating and raising me and to my wife for the ability to withstand me and for the possibility to live and prosper. Last but not least, the beneficiaries' support was helpful and encouraging.

ILUSTRĀCIJU PARAKSTI

2.1. attēls. Pētīto parastās priedes saimniecisko audžu uz drenētām augsnēm, kas reprezentē lokālās populācijas *in situ* (A), kā arī provenienču stādījumu un izcelsmju (attiecīgi trijstūri un kvadrāti; B) atrašanās vietas.

2.2. attēls. Traheīdu šūnapvalku biezuma un lūmena laukuma mērīšanas apgabali gadskārtas attēlā (A), kā arī gadskārtu ar priekšlaicīgu lignifikācijas pārtraukumu (B) un vēlu salnu bojājumu (C) piemēri. Mikroskopiskais koksnes preparāts ir krāsots ar Astra zilo un safranīnu.

3.1. attēls. Modelētās vietējo populāciju saimnieciskās audzēs augošu parastās priedes radiālā pieauguma indeksu atbildes reakcijas līknes (un to ticamības intervāls) pret meteoroloģiskajiem apstākļiem (mēnešu vidējo temperatūru, nokrišņu daudzumu un sausuma indeksu) Baltijas jūras reģiona augstumu daļas klimatiskajā gradientā no 1954. līdz 2017. gadam. Raustītās zaļās un sarkanās līnijas parāda attiecīgā meteoroloģiskā mainīgā 1σ un 2σ izkliedes Latvijas centrālajā daļā.

3.2. attēls. Aproximētās Baltijas jūras reģiona austrumu daļas parastās priedes provenienču, kas atšķiras ar produktivitāti, ikgadējā radiālā papildpieauguma (pieauguma indeksa) atbildes līknes pret meteoroloģiskajiem apstākļiem reģionālā klimatiskajā gradientā, ko reprezentē stādījumi Latvijā un Vācijas ziemeļos, no 1985. līdz 2017. gadam. Ticamības intervāli nav parādīti pārskatāmības dēļ.

3.3. attēls. Tolerances indeksu modelētās vērtības (ar ticamības intervāliem), kas parēķinātas pētīto parastās priedes provenienču TRW pozitīvajos un negatīvajos zīmīgajos trijos stādījumos Latvijā. Līdzīgie burti virs stabiņiem norāda uz būtisku atšķirību neesamību starp tiem. Asis atšķiras. N – novērojumu skaits.

3.4. attēls. Modelētās traheīdu lūmena laukuma un šūnapvalku biezuma vidējās vērtības (un to ticamības intervāli) pētīto parastās priedes provenienču agrīnajā un vēlīnajā koksne trīs stādījumos Latvijā. Līdzīgie burti virs stabiņiem norāda uz būtisku atšķirību neesamību starp tiem. Asis atšķiras.

3.5. attēls. Modelētās ikgadējās nepabeigtās lignifikācijas (A) un vēlu salnu bojājumu (B) izraisītu koksnes anomāliju ikgadējās iespējamības vidējās vērtības (un to ticamības intervāli) pētītajās parastās priedes proveniencēs trīs stādījumos Latvijā no 1985. līdz 2017. gadam. Līdzīgie burti virs stabiņiem norāda uz būtisku atšķirību neesamību starp tiem.

3.1. tabula. Iedzimstamības sensu lato ($H^2 \pm$ standartklūda) un proveniencas variācijas koeficientu (PCV) vērtības pieauguma un meteoroloģisko apstākļu korelācijām pētītajām parastās priedes proveniencēm stādījumos Latvijā un Vācijas ziemeļos. Parādīti meteoroloģiskie mainīgie, kas uzrādīja iedzimstamību virs 0,15.

1. IEVADS

1.1. Literatūras apskats

Baltijas jūras reģiona austrumu daļā klimata pārmaiņu ietekmē ir sagaidāmas koku sugu izplatības un līdz ar to mežaudžu sastāva izmaiņas (Buras and Menzel, 2019). Līdztekus klimata pārmaiņām, kas pagarina veģetācijas sezonu un kokiem rada papildus stresu (Reyer et al., 2017; Allen et al., 2015), izmaiņas mežu produktivitātē radīs ekoloģiskas un ekonomiskas sekas (Hanewinkel et al., 2012). Pieaugošais pieprasījums pēc koksnes var pastiprināt šīs sekas (Routa et al., 2019). Vides pārmaiņu ietekmes var atšķirties lokāli un reģionāli (Reyer et al., 2014), tomēr sagaidāms, ka vides mainības pieaugums radīs kokiem papildus stresu apgrūtinot mežsaimniecību (Reyer et al., 2017; Allen et al., 2015), tādējādi uzsverot adaptīvās mežsaimniecības nozīmi mežu produktivitātes un ilgtspējas nodrošināšanai (Reyer et al., 2014; Lindner et al., 2014).

Mežu produktivitāte Baltijas jūras reģionā klimata pārmaiņu un pieaugoša veģetācijas un augšanas perioda ilguma ietekmē varētu paaugstināties (Lindner et al., 2014; Reyher et al., 2014); kas vienlaikus paaugstina salnu u.c. vides traucējumu ietekmi (Augspurger, 2009; Gu et al., 2008), tādējādi kavējot pieaugumu (Piermattei et al., 2015). Augošā vasaras nokrišņu režīma nepastāvība (Allen et al., 2015), pastiprina sausuma ietekmi, pret ko mežu uzņēmība palielinās (Choat et al., 2012), it īpaši auksta klimata apstākļos (Isaac-Renton et al., 2018). Edafiskajiem apstākļiem var būt modulējoša ietekme uz sausuma ietekmi, un mežaudzes uz labi drenētām augsnēm ar zemu gruntsūdens līmeni, kas sastāda lielu daļu no saimnieciskajiem mežiem, (Lindner et al., 2014), var būt izteikti uzņēmīgas (Wang et al., 2021). Lokālo klimatisko gradientu nobīde un paplašināšanās (Meier et al., 2022) pakļauj vietējās koku populācijas biežāku meteoroloģisko anomāliju/ekstrēmu ietekmei tādējādi pārbaudot vietējo genotipu adaptēšanās spējas (Leites and Benito-Garzon, 2023; Schwarz et al., 2020; Valladares et al., 2014). Pasiltināšanās var kavēt koku salcietības attīstību radot tiem papildus stresu miera perioda laikā (Vuosku et al., 2022; Ögren, 1997), lai gan rezistence pret salnām un salu ir multifaktoriāli regulēta (Baniulis et al., 2020; Beck et al., 2004).

Sagaidāmo klimatisko pārmaiņu plašais mērogs uzsver nepieciešamību pēc ilgtspējīgiem un adaptīviem ilgtermiņa risinājumiem (Chmura et al., 2021; Nabuurs et al., 2018). Ņemot vērā vides izmaiņu paātrināšanos, evolucionārā koku populāciju adaptācijas spēja var būt nepietiekama, noradot uz proaktīvas apsaimniekošanas un genotipu pārneses nepieciešamību mežsaimniecības ilgtspējai (Aitken and Bemmels, 2016). Attiecīgi, optimāla genotipu pārnese ir īpaši nozīmīga (Chmura et al., 2021; Chauvin et al., 2019). Šajā kontekstā meža selekcija sinerģijā ar genotipu pārnesi ir uzskatāma par adaptīvās mežsaimniecības stūrakmeni (Breed et al., 2018; MacLachlan et al., 2017, O'Neill et al., 2014). Jāatzīst, ka šāda pieeja ir zināšanu ietilpīga, jo ģenētiskās kontroles esamība par adaptācijai nozīmīgām pazīmēm ir būtiska adaptācijas programmu rezultātu ilgtspējai (Ahrens et al., 2020; Grattapaglia et al., 2018; MacLachlan et al., 2017; Matias et al., 2017). Ņemot vērā vides traucējumu intensificēšanos, selekcijas programmu plastiskums ir pirmšķirīgs, lai mazinātu vides izmaiņu radītos zaudējumus, kā arī gūtu no tām labumu (Ansarifar et al., 2020; Jansson et al., 2017). Šajā kontekstā aktuāla informācija par genotipu uzvedību konkrētos apstākļos ļauj operatīvi pielāgot selekcijas indeksus (Grattapaglia et al., 2018; Breed et al., 2018, Li et al., 2017). Tādējādi adaptīvās selekcijas programmas kļūst zināšanu ietilpīgākas, un visaptverošam genotipu raksturojumam ir izšķiroša nozīme mežu ilgtspējas nodrošināšanai adaptīvas saimniekošanas kontekstā (Burdon and Klapste, 2019; Housset et al., 2018; Li et al., 2017).

Plaši izplatītu sugu, kāda ir prastā priede (*Pinus sylvestris* L.), populācijas adaptējas lokālajiem vides apstākļiem, un pazīmēm, kas ir nozīmīgas izdzīvošanai un/vai reprodukcijai, adaptācija var būt ģenētiska (Ahrens et al., 2020; Chauvin et al., 2019; Wojkiewicz et al., 2016; Yeaman et al., 2016; Martin et al., 2010). Ģenētiskā adaptācija ir cēlonis pazīmju

iedzimstamībai, kas nodrošina selekcijas potenciālu (Chauvin et al., 2019; Li et al., 2018; Li et al., 2017). Koki, kas ir ilgdzīvojoši mazkustīgi/sēdoši organismi, dzīves laikā saskaras ar plašu apstākļu mainības spektru, un lai ar to sadzīvotu, kokiem ir raksturīgs izteikts fenotipiskais plastiskums (Arnold et al., 2019; Cuny et al., 2019; Corcuera et al., 2011). Savukārt, lai uzlabotu konkurētspēju konkrētos apstākļos, fenotipiskais plastiskums var tikt ierobežots lokālās ģenētiskās adaptācijas ceļā (Ahrens et al., 2020; Alakärppä et al., 2018; Li et al., 2017; Yeaman et al., 2016), kas pastāv intensīvas gēnu plūsmas apstākļos (Li et al., 2018; Moran et al., 2017) tādējādi ierobežojot iespējas sadzīvot ar plašām un straujām vides izmaiņām (Aitken and Bemmels, 2016; Valladares et al., 2014). Attiecīgi fenotipiskais plastiskums un lokālā ģenētiskā adaptācija ir populāciju/genotipu adaptēšanās spējas indikators (Ansarifar et al., 2020; Ahrens et al., 2020; Chauvin et al., 2019; Moran et al., 2017; Eckert et al., 2015).

Fenotipiskā plastiskuma cēlonis ir $G \times E$, kas var būt specifisks populācijai, tādējādi ietekmējot adaptācijas spējas (de la Mata et al., 2022; Chmura et al., 2021; Valladares et al., 2014). Tomēr ņemot vērā koku augšanas multifaktoriālo regulāciju, $G \times E$ ir kompleksas (Li et al., 2017) apgrūtinot plaša mēroga selekcijas rezultātu prognozēšanu (Ansarifar et al., 2020; Li et al., 2017). Turpretim, $G \times E$ var tik izmantotas, lai precizētu genotipu augšanas prognozes lokāli, raksturojot adaptācijas potenciālu vidējā un ilgā termiņā, sekmējot adaptīvu mežsaimniecību (Chmura et al., 2021; Li et al., 2017). Šādas iespējas aktualizējas ņemot vērā lokāli diverģējošas mežu atbildes reakcijas uz vides izmaiņām (Reyer et al., 2014; Lindner et al., 2014), kam atbilstīgu genotipu izmantošana var uzlabot produktivitāti (Ansarifar et al., 2020). Zināšanas par ģenētiskās kontroles (t.sk. $G \times E$) pār dažādām pazīmēm ir iegūstama ar kvantitatīvās ģenētikas metodēm, kas var sniegt detalizētu novērtējumu (Loha et al., 2006; Falconer and MacKay, 1996). Attiecīgi individuālie ģenētiskie efekti un to mijiedarbības ar vidi, ir būtiski selekcijas programmām un nākotnes vides mainībai labāk piemēroto genotipu izveidei (Ansarifar et al., 2020; Grattapaglia et al., 2018; Li et al., 2017).

Provenienču izmēģinājuma stādījumi ir informatīvs izziņas avots, kas ļauj novērtēt pārnestu genotipu produktivitāti un veikt vides risku retrospekciju pagātnes un nākotnes klimatiskajos apstākļos atkarībā no pārneses virziena (Nabais et al., 2018; Taeger et al., 2013; Leites et al., 2012). Ņemot vērā prognozēto klimatisko joslu pārnesi ziemeļu virzienā, mērena genotipu pārnese attiecīgā virzienā uzskatāma par vēlamu mežaudžu produktivitātes un ilgtspējas nodrošināšanai vienlaikus mazinot sausuma ietekmi (Hayatgheibi et al., 2020; Berlin et al., 2016; O'Neill et al., 2014). Jāpiezīmē, ka uz ziemeļiem pārnestiem genotipiem parasti raksturīgs garāks veģetācijas sezonas, kas palielina salnu bojājumu risku (Montwe et al., 2018; Berlin et al., 2016; Schreiber et al., 2013). Uz dienvidiem pārnestiem genotipiem, turpretim, vērojama paaugstināta uzņēmība pret mitruma deficītu (Chauvin et al., 2019; Isaac-Renton et al., 2018), kas mazina produktivitāti (O'Neill et al., 2014). Provenienču stādījumi arīdzan ir uzskatāmi par pārbaudītu genotipu avotu selekcijas populāciju papildināšanai puskonservatīvas mežsaimniecības paradigmā (MacLachlan et al., 2017; O'Neill et al., 2014).

Pieaugot nepieciešamībai apzināt koku ekoloģisko plastiskumu un adaptēšanās spējas (Arnold et al., 2019; Valladares et al., 2014; Corcuera et al., 2011), provenienču izmēģinājumu stādījumi ir uzskatāmi par modeļobjektiem, kas ļauj raksturot ģenētisko kontroli par adaptācijai un ilgtspējai nozīmīgām pazīmēm (Nabais et al., 2018; Leites et al., 2012) mainīga klimata apstākļos (Meier et al., 2022; Wilmking et al., 2020; Valladares et al., 2014). Molekulārās bioloģijas un funkcionālas ekoloģijas metožu pielietojums ļauj veikt tiešu detaļu provenienču materiāla ilgtspēju nodrošinošo mehānismu izpēti (Ahrens et al., 2020; Housset et al., 2018; Zhang et al., 2018). Šāda informācija ir komplementāra morfometriskajam un produktivitātes vērtējumam, kas ir sākotnējais provenienču izmēģinājumu stādījumu izveides mērķis (Leites et al., 2012; Jansons and Baumanis, 2005; König, 2005), tādējādi sekmējot adaptīvās saimniekošanas metožu ieviešanu (Arnold et al., 2019; Nabuurs et al., 2018; Bolte et al., 2009). Tomēr $G \times E$ kompleksās dabas dēļ (Li et al., 2017), kas ietekmē fenotipisko un līdz ar to ekoloģisko plastiskumu (de la Mata et al., 2022; Ansarifar et al., 2020; Arnold et al., 2019), lokāla informācija par dažādu genotipu produktivitāti un jutību joprojām ir aktuāla (Chmura et

al., 2021; Breed et al., 2018; Berlin et al., 2016). Jāatzīst, ka provenienču statījumi ir uzskatāmi par ierobežoti informatīviem iedzimstamības izziņas avotiem, nezināmas ģimeņu struktūras dēļ (Hayatgheibi et al., 2019; Loha et al., 2006; Falconer and MacKay, 1996).

Vairumā selekcijas programmu genotipu atlasei izmanto selekcijas indeksus, kas apvieno ekonomiski nozīmīgu pazīmju kopumu, starp kuriem produktivitātei ir centrāla loma (Lenz et al., 2020; Burdon and Klapste, 2019; Jansson et al., 2017; Baliuckas et al., 2004). Tomēr kokaugu dimensijas un stumbra kvalitāte ir kumulatīvi genotipu un pagātnes apstākļu saderības indikatori, (Burdon and Klapste, 2019; Hayatgheibi et al., 2019), kas pieaugošanas vides mainības apstākļos ir novecojuši to apzināšanas brīdī (Aitken and Bemmels, 2016; de Vilmereuil et al., 2016). Attiecīgi, genotipu/provenienču ranžējumam ir izteikta tendence mainīties Baltijas jūras reģionā un citviet līdz ar izmaiņām klimatiskajos gradientos (Szeligowski et al., 2023; Chmura et al., 2021; Hayatgheibi et al., 2020; Berlin et al., 2016; Jansons and Baumanis, 2005).

Informācija par pieauguma reakciju uz vides apstākļiem un to mainību, var būt ļoti informatīva pazīme, lai prognozētu produktivitāti un ilgtspēju vides izmaiņu apstākļos (Wilmking et al., 2020; Zhang et al., 2018), nozīmīgi papildinot atziņas kas gūtas no morfometriskām pazīmēm (Heer et al., 2018; Housset et al., 2018; Xu et al., 2017). Klimatam esot vienam no galvenajiem koku augšanas noteicējiem (Hayatgheibi et al., 2020; Wilmking et al., 2020, Speer, 2010), precīzas pieauguma reakcijas uz meteoroloģiskajiem apstākļiem prognozes ir nozīmīgas adaptīvās mežsaimniecības ilgtspējas mērķu sasniegšanai (Zhang et al., 2018; Tei et al., 2017; Bolte et al., 2009). Tādējādi pieauguma jutības ģenētiskās kontroles novērtējums un šādas informācijas iekļaušana/izmantošana selekcijas indeksu papildināšanai ir vēlama selekcijas programmu ilgtspējas sekmēšanai (Chmura et al., 2021; Ahrens et al., 2020; Burdon and Klapste, 2019).

Mērenā klimata apstākļos, koku pieaugums ir periodisks, un izteiktas pieauguma robežas ir izšķiramas, kā rezultātā ir iespējama ticama augšanas retrospekcija (Gennaretti et al., 2022; Xu et al., 2017; Gärtner et al., 2015; Speer, 2010). Datu ieguves efektivitātes un vides informativitātes ietekmē, radiālais pieaugums, TRW ir izteikti populārākais koku pieauguma raksturlielums (Babst et al., 2018). Neskatoties uz jutību pret lokālajiem apstākļiem, TRW ir uz kokaugu un mežaudžu produktivitāti attiecināms mērījums, kas, nodrošina efektīvu dažādu vides ietekmju novērtējumu (Wilmking et al., 2020; Xu et al., 2017; de Micco et al., 2019). Pieauguma veidošanās ir komplekss process, un TRW ir vairāku vides un iekšējo faktoru ietekmes rezultāts (Speer, 2010; Cook, 1987), kas ir aktuāls koku un mežu adaptācijas potenciāla novērtējumam strauju vides izmaiņu kontekstā (Schwarz et al., 2020; Housset et al., 2018; Zhang et al., 2018). Lai nodalītu vides ietekmes, ir izstrādātas specifiskas matemātiskās metodes, ļaujot veikt uzticamu dispersijas komponentu dekonstrukciju, piemēram, laika rindu analīzes ceļā (Jetschke et al., 2019; Stoffel et al., 2010; Bunn, 2008; Cook, 1987).

Kā pieauguma raksturlielums, TRW kumulatīvi raksturo genotipa un vides stāvokļa (ksiloģenēzes laikā un pirms) tās saderību (Wilmking et al., 2020; Cuny et al., 2019; de Micco et al., 2019; Hackett-Pain et al., 2018; Montwe et al., 2018), līdz ar to šo ietekmju atšķetināšana raksturojot individuālo piensumu var būt sarežģīta (Babst et al., 2018; Gärtner et al., 2015; Fonti et al., 2010). Dziļākas ksiloģenēzi ietekmējošo apstākļu kopas izpratnei, koksnes anatomijas retrospekcija ir detālas un kvantitatīvas informācijas avots, kas arīdzan saistāms ar koksnes īpašībām (Gennaretti et al., 2022; Cuny et al., 2019; Fonti et al., 2010). Cauruļu teorija (*pipe theory*) postulē, ka koksne ir no mikroskopiskām caurulītēm veidotā ūdens transporta sistēma, kas savieno konkrētu uzsūcošo sakni ar lapu (Martinez-Vilalta et al., 2004; Tyree and Zimmermann, 2002). Attiecīgi caurulīšu kopums un to īpašības nosaka ūdens transporta efektivitāti, kā arī hidraulisko drošību, t.i., rezistenci pret kavitāciju un embolizāciju, kas ir fizioloģiskā sausuma cēlonis (Prendin et al., 2018; Anderegg et al., 2015; Sperry and Tyree, 1990).

Traheīdu lūmena laukums ir ūdens vadītspējas efektivitātes un kavitācijas riska raksturlielums, savukārt šūnapvalka biezums raksturo koksnes mehāniskās īpašības un rezistenci pret embolizēšanos (Martin et al., 2010; Tyree and Zimmermann, 2002; Sperry and

Tyree, 1990). Pieaugošas sausuma ietekmes apstākļos, šāda informācija kļūst īpaši nozīmīga (Gennaretti et al., 2022). Papildus vertikālajam ūdens transportam, stumbra koksne nodrošina horizontālo ūdens transportu, kā arī ir ūdens un barības vielu glabātuve, nodrošinot vielu pānesi starp aplievu un kodolkoksi (Richardson et al., 2013; Tyree and Zimmermann, 2002). Šīs funkcijas lielā mērā nodrošina WR, kuru daudzums un izmēri nosaka koksnes spēju uzglabāt asimilātus, tādējādi esot par netiešu asimilācijas raksturlielumu (von Arx et al., 2017).

Veģētācijas sezonas pagarināšanās palielina salnu bojājumu risku un intensitāti (Kidd et al., 2014; Augspurger, 2009; Lee et al., 2007), kas apgrūtina un pārtrauc ksiloģenēzi, kā rezultātā rodas koksnes anomālijas, kas tiek arhivētas koksne, pieļaujot to cēloņu raksturošanu retrospekcijas ceļā (Gennaretti et al., 2022; Payette et al., 2010). Stipras vēlas salnas, it īpaši pēc ksiloģenēzes iniciācijas, saplēš jaunveidotās EW šūnas radot FR (Payette et al., 2010; Lee et al., 2007). Turpretī agras salnas augšanas sezonas izskaņā pārtrauc lignifikāciju, līdz ar to šūnapvalkos saglabājas augstāks celulozes īpatsvars, kas pēc dubultas krāsošanas ar Astra zilo un safranīnu (Gärtner and Schweingruber, 2013), liek LW izskatīties zilganai, parādot BR (Piermattei et al., 2015). Abas šīs koksnes anomālijas kļūst par populāriem genotipu un vides (lokālā klimata un meteoroloģisko anomāliju) saderības izziņas avotiem (Gennaretti et al., 2022; Piermattei et al., 2015; Payette et al., 2010). Šīs anomālijas, arīdžan var mazināt koksnes mehānisko izturību, jo ir izjaukta optimālā struktūra (Lee et al., 2007; Berry et al., 1983).

Pieauguma un saistīto raksturlielumu dispersijas komponentu dekonstrukcija kopā ar multiplās regresijas analīzi (Wilmking et al., 2020; Zhang et al., 2018; Cavin and Jump, 2017), nodrošina detaļu īstermiņa un ilgtermiņa vides apstākļu normālu un ekstrēmu ietekmju vērtējumu (Babst et al., 2018; McCullough et al., 2017; Xu et al., 2017; Sass-Klaassen et al., 2016). Pieņemot laikapstākļus un klimatu kā nozīmīgus koku augšanu ietekmējošus vides faktorus, attiecīgo koku reakcijas atbildes reakciju novērtējums ir centrālā pieauguma pielietojuma joma (Harvey et al., 2020; Wilmking et al., 2020; Lloyd et al., 2013; Ohse et al., 2012; Cook, 1987). Pieauguma reakcijas mērogojamības nodrošināšanai klimata pārmaiņu apstākļos ir nepieciešama paraugošana, kas aptver nozīmīgu klimatiskā gradienta daļu tā ka lokālās saistības var strauji kļūt neaktuālas (Cavin and Jump, 2017; Restaino et al., 2016; Henttonen et al., 2014; Lloyd et al., 2013).

Ekoloģiskās reakcijas pret vides gradientu ir zvanveida, bet lineāras saistības ir vērojamas tikai ierobežotā gradienta daļā (Restaino et al., 2016; Lloyd et al., 2013; Way and Oren, 2010). Attiecīgi ierobežota references loga pārvietošanās gradientā, piemēram lokālas analīzes gadījumā, nenovēršami noved pie tendenciozas lokālu lineāru saistību interpretācijas (Wu et al., 2022; Wilmking et al., 2020; Valladares et al., 2014). Līdz ar to nelineāru ekoloģiski reālistisku atbildes reakciju apzināšana analizējot nozīmīgu gradienta daļu ir kritiski svarīga (Cavin and Jump, 2017; Lloyd et al., 2013). Šajā kontekstā gadskārtu raksturlielumu laika rindas ir nozīmīgas, jo tās sniedz ieskatu par reakciju uz klimatisko gradientu laikā (Babst et al., 2018; McCullough et al., 2017; Xu et al., 2017). Datu kopas, kas reprezentē telpisku klimatisko gradientu, ir iegūstamas reģionālas paraugošanas ceļā (Harvey et al., 2020; Cavin and Jump, 2017; Restaino et al., 2016).

Baltijas jūras reģiona austrumu daļā parastā priede ir bieži sastopama un ekonomiski nozīmīga suga (Routa et al., 2019), kurai prognozēts īpatsvara sarukums 21. gs. laikā (Buras and Menzel, 2019). Suga ir ekoloģiski plastiska, tā spēj augt dažādos edafiskajos un klimatiskajos apstākļos, no kuriem nozīmīgākie ir oligotrofas un mezotrofas audzes ar labi drenētām augsnēm (Jansson et al., 2017; Berlin et al., 2016). Ņemot vērā plašo sugas izplatību, tās populācijas ir ģenētiski adaptējušās lokāliem apstākļiem (Alakärppä et al., 2018; Wojkiewicz et al., 2016; Martin et al., 2010), norādot uz atšķirīgām adaptēšanās spējām (Li et al., 2017; Moran et al., 2017; Valladares et al., 2014). Priedes lokālās adaptācijas ir saistāmas ar izmaiņām koksnes anatomijā, kā arī fizioloģiskajās funkcijās, kas saistāmas ar sausuma un vēja ietekmi, kā arī konkurences apstākļiem (Tyrmī et al., 2020; Wojkiewicz et al., 2016; Martin et al., 2010). Maza mēroga lokālas adaptācijas ir novērotas saistībā ar edafiskajiem apstākļiem (Zadworny et al., 2016; Eckert et al., 2015). Attiecīgi lokālā ģenētiskā adaptācija norāda uz

bioklimatisko modeļu prognožu neprecizitātēm, proti izplatības un pārstāvētības samazinājuma pārvērtējumu, it īpaši ņemot vērā mežsaimniecības adaptīvo ietekmi (Wu et al., 2022; Valladares et al., 2014). Lokālās ģenētiskās adaptācijas ir arīdzan pamats veiksmīgām selekcijas programmām, kas lielā mērā ir balstītas uz koku morfometriju un produktivitāti, kā arī stumbra īpašībām (Jansson et al., 2017; Eckert et al., 2015; Baliuckas et al., 2004), nepietiekami apskatot augšanas uzņēmības pret vidi pazīmes (Ahrens et al., 2020; Wojkiewicz et al., 2016; O'Neill et al., 2014; Fries, 2012).

Parastās priedes pieaugums ir jutīgs pret meteoroloģiskajiem apstākļiem un to ekstrēmiem, bet saistībām ir raksturīgas lokālas iezīmes (Harvey et al., 2020; Jansons et al., 2016; Zunde et al., 2008; Elferts, 2007). Baltijas jūras reģiona austrumu daļā priedes pieaugums parāda pakāpenisku jutības nomaiņu no zemas temperatūras limitācijas Somijā uz pavasara temperatūras un vasaras sausuma limitāciju Polijā un Vācijā (Harvey et al., 2020; Henttonen et al., 2014). Attiecīgi Baltijas valstis ir pārejas zona, kurā meteoroloģisko apstākļu limitējošās ietekmes maiņa norāda uz kompleksu pieauguma kontroli (Harvey et al., 2020), kas ļauj novērtēt šo saistību stacionaritāti (Wilmking et al., 2020). Ņemot vērā vēso klimatu, ziemas temperatūrai var būt kontrastējošas ietekmes, ko nosaka sala bojājumu un barības vielu zudumu mijiedarbība (Beck et al., 2004; Ögren, 1997), tādējādi norādot uz vides ietekmes pārneši laikā. Reģionālā līmenī novērotās pieauguma un meteoroloģisko apstākļu saistības attiecināmas uz augšanas un reprodukcijas mijiedarbību, uz ko norāda negatīvās pieauguma saistības ar temperatūru iepriekšējās vasaras izskaņā (Hackett-Pain et al., 2018). Klimatisko apstākļu ietekmi uz parastās priedes augšanu parāda graduālas provenienču ranžējuma izmaiņas uz ziemeļiem pārnestajiem genotipiem kļūstot produktīvākiem (Berlin et al., 2016; Jansons and Baumanis, 2005).

Parastās priedes stumbra koksne ir primitīva un sastāv galvenokārt no traheīdām, kas apņem retas sveķu ailes (Martinez-Vilalta et al., 2004; Carlquist, 2001) un aksiālā parenhīma (von Arx et al., 2017; Olano et al., 2013). Traheīdu CWT un LA ir variabli, bet robežas starp LW un EW ir izteiktas (Carlquist, 2001; Mencuccini et al., 1997). Traheīdu CWT un LA gan EW gan LW var būt variabli atbilstoši apstākļiem to veidošanās laikā (Cuny et al., 2019), kā arī lokālas ģenētiskās adaptācijas dēļ (Martin et al., 2010). Ksilogēnēzes plastiskums, kas mazina meteoroloģisko apstākļu ietekmi uz koksnes funkcionalitāti (Cuny et al., 2019), ir ierobežots (Seo et al., 2020), norādot uz uzņēmību pret hidrauliskiem riskiem, it īpaši augšanas sezonas izskaņā (Cuny et al., 2019; Piermattei et al., 2015). Koksnes hidrauliskajai arhitektūrai, kas ir nozīmīga izdzīvošanai un konkurētspējai, novērojamas izteiktas lokālās adaptācijas iezīmes (Carvalho et al., 2017; Fries, 2012; Lenz et al., 2010).

1.2. Mērķis

Darba mērķis bija apzināt Baltijas jūras reģiona austrumu daļas parastās priedes radiālā pieauguma reakcijas plastiskumu pret meteoroloģisko/klimatisko mainību, raksturot sugas klimatiskās adaptācijas spējas un to uzlabošanas potenciālu selekcijas ceļā.

1.3. Uzdevumi

Mērķim pakārtotie uzdevumi bija raksturot:

- 1) Baltijas jūras reģiona austrumu daļas parastās priedes pieauguma jutību pret meteoroloģiskajiem un klimatiskajiem apstākļiem reģionālajā klimatiskajā gradientā;
- 2) lokālās ģenētiskās adaptācijas (ģenētisko faktoru) un populāciju fenotipiskā plastiskuma ietekmi uz pieauguma jutību pret meteoroloģiskajiem apstākļiem un to ekstrēmiem reģionālā līmenī, un to saistību ar produktivitāti;

- 3) lokālas ģenētiskās adaptācijas ietekmi uz Baltijas jūras reģiona austrumu daļas parastās priedes populāciju ksiloģenēzi un koksnes anatomiju, kā arī uzņēmību pret mitruma deficītu;
- 4) pieauguma meteoroloģiskās jutības iedzimstamību un selekcijas potenciālu Baltijas jūras reģiona austrumu daļas parastās priedes proveniencēm.

1.4. Tēzes

Darbā izvirzītas tēzes:

- 1) Baltijas jūras reģiona austrumu daļas parastās priedes radiālais pieaugums ir pakļauts kompleksai meteoroloģisko apstākļu (temperatūra un mitruma apstākļi) ietekmei gan pieauguma veidošanās laikā, kā arī pirms tā;
- 2) nelineārās galveno meteoroloģisko apstākļu ietekmes parāda uz klimata atkarīgu radiālā pieauguma meteoroloģisko limitāciju, liecinot par neproporcionālām klimata pārmaiņu sekām uz augšanu;
- 3) pieauguma meteoroloģiskā jutība un tās plastiskums ir saistāmi ar genotipu produktivitāti norādot uz reģiona; populāciju/proveniencu adaptācijas potenciālu;
- 4) pieauguma meteoroloģiskā jutība un tās plastiskums ir ģenētiski determinēti liecinot par iespējamiem uzlabojumiem selekcijas ceļā.

1.5. Promocijas darba struktūra

Promocijas darbs sastāv no deviņām tematiski vienotām publikācijām (zinātniskiem rakstiem), kas apskata galvenās Baltijas jūras reģiona austrumu daļas parastās priedes pieauguma meteoroloģisko apstākļu ietekmes. Pirmie divi raksti ir veltīti vietējo genotipu augšanas reakcijas uz meteoroloģiskajiem apstākļiem raksturošanai *in situ*. Trīs raksti ir veltīti pieauguma reakcijas lokālās adaptācijas un fenotipiskajam plastiskumam, raksturojot jutības produktivitātes saistības. Divi raksti analizē koksnes anatomijas raksturlielumus novērtējot proveniencu uzņēmību pret klimatiskajiem riskiem. Pēdējie divi raksti kvantificē pieauguma meteoroloģiskās jutības iedzimstamību un selekcijas potenciālu.

1.6. Aktualitāte

Pētījums iedziļinās meteoroloģisko faktoru ietekmē uz parastās priedes pieaugumu, kvantificē tā plastiskumu, kā arī vides un ģenētisko faktoru nozīmi uz to. Saistības starp genotipu vides jutību un produktivitāti norāda uz vēlamām mijiedarbībām (produktīvākie genotipi ir jutīgākie) norādot uz pieauguma jutību kā nozīmīgu adaptāciju nepastāvīgiem apstākļiem. Attiecīgi, spēja operatīvi kontrolēt ksiloģenēzi dod artavu genotipu konkurētspējai ilgtermiņā. Šo faktu apliecina genotipiem specifiska koksnes anatomiskā struktūra. Iegūtie rezultāti salīdzina lineāru un nelineāru pieauguma vides saistību mērogojamību reģiona līmenī. Iekšgada un starpgadu analīze norāda uz WR kā adaptīvās kapacitātes raksturlielumu dažādu Krafta klašu kokiem. Metodoloģiski promocijas darbs iedziļinās koksnes anatomisko anomāliju (FR un BR) pielietojamībā genotipu uzņēmības pret salnām raksturošanai. To papildina kvantitatīvās koksnes anatomijas metožu veiksmīgā aprobācija genotipu salīdzināšanai, kas ļauj veikt padziļinātu analīzi balstoties uz ierobežotu empīrisku materiālu. Pārbaudīta laika rindu dekonstrukcijas un jaukta tipa aditīvās modelēšanas priekšrocības ekoloģiskos pētījumos pieaugošas vides mainības apstākļos. Pētījuma rezultāti ir īpaši aktuāli Baltijas jūras reģionam, bet izpētes algoritmiem ir universāls raksturs un izmantojamībai salīdzināmu vides gradientu gadījumā. Iegūtās atziņas ir pamats turpmākajiem pētījumiem, kas apskata lielāku genotipu izlasi, lai apliecinātu to mērogojamību un praktisko nozīmi.

2. MATERIĀLS UN METODES

2.1. Audzes un izmēģinājumu stādījumi

Reģionālā klimatiskā gradienta raksturošanai izmantota transekte, kas stiepās no Somijas dienvidiem līdz Vācijas ziemeļiem (2.1A. attēls) (Raksts I). Gar transekti izvēlētas 22 brīvapputes saimnieciskas prastās priedes audzes (69–129 gadus vecas), kuru platība bija lielāka par vienu ha un tajās bija automorfās, labi drenētas minerālaugsnes. Atlase veikta no nacionālajiem meža reģistriem. Šāda atlase veikta, lai apzinātu galvenos pieaugumu ietekmējošos apstākļus *in situ*. Sešos apakšreģionos (valstīs) atlasītas viena līdz sešas audzes tādējādi raksturojot lokālo pieauguma specifiku. Pētītajās audzēs reljefs bija pārsvarā līdzens, tās atradās zemieņu līdzenumos piekrastes un iekšzemes apvidos. Audzēs bija parastās egles (*Picea abies* Karst.) un āra bērza (*Betula pendula* Roth.) piemistrojums. Papildu, saimnieciska parastās priedes briestaudze ar retu parastās egles paaugu Latvijas centrālajā daļā (56,799 °Z. pl.; 24,498 °A. gar.) izvēlēta, lai ievāktu paraugus WR raksturošanai dažādu Krafta klašu kokos (Raksts II).

Pētītās audzes reprezentēja apvidus ar klimatisko apstākļu spektru no auksta mitra kontinentāla klimata (Somijas dienvidos) līdz mērenam okeāniskam (Vācijas ziemeļos) (Kottek et al., 2006), kur gada vidējā temperatūra bija robežās attiecīgi no 4,3 līdz 10,1 °C. Visos apvidos temperatūras režīms ziemā bija mainīgāks nekā vasarā. Gada nokrišņu daudzums starp pētījuma teritorijām bija salīdzināms nu svārstījās no 542 līdz 771 mm gadā attiecīgi Somijā un Latvijā (Harris et al., 2020). Nokrišņu sadalījums pētītajos apsvīdos bija līdzīgs, proti, lielākā daļa no gada nokrišņiem notika vasaras mēnešos kopumā līdzsvarojot palielināto evapotranspirāciju. Klimata pārmaiņas galvenokārt izpaudās kā pasiltināšanās miera periodā un līdz ar to veģētācijas sezonas pagarināšanās, kā arī vasaras nokrišņu režīma heterogenitātes pieaugums, un karstu sausuma periodu paildzināšanās un biežuma pieaugums (Meier et al., 2022; Allen et al., 2015).

Reģionālo priedes populāciju pieauguma jutības lokālās ģenētiskās adaptācijas raksturošanai analizēti pieci provenienču izmēģinājumu stādījumi, kas reprezentē saīsinātu reģionālo klimatisko gradientu starp Latviju un Vāciju (2.1B. attēls) (Raksti III–IX). Šie stādījumi ierīkoti IUFRO paspārnē 1975. gadā sadarbojoties USSR un GDR ar mērķi salīdzināt Austrumeiropas populācijas (Jansons and Baumanis, 2005; Kohlstock and Schneck, 1992). Pārbaudījumā iekļautas proveniencas no apgabala, ko ierobežo 46 un 56 ° Z. pl., un 11 un 30 °A. gar.; 36 proveniencas ir kopīgas pētītajiem stādījumiem. Šāda telpiskā populāciju pārstāvītība reprezentē Baltijai prognozēto klimatisko apstākļu spektru uz 21 gs. beigām (Meier et al., 2022, Buras and Menzel, 2019). Sākotnēji provenienču sēklas ievāktas no pluskokiem, tādējādi reprezentējot produktīvākos genotipus. Stādījumi ierīkoti stādot viengadīgus konteinerstādus, kas izaudzēti tuvējās stādaudzētavās. Sākotnējais stādījumu biežums Latvijā un Vācijā bija attiecīgi (5000 koki ha⁻¹) un 2×0,5 m (10000 koki ha⁻¹).

Proveniencas stādītas randomizētu bloku (parceļu) veidā, bet bloku izmērs un skaits atšķīrās starp valstīm. Stādījumos Latvija proveniencas reprezentētas sešos atkārtojumos pa 35 kokiem bet Vācijā četros atkārtojumos pa 100 kokiem. Stādījumi izveidoti apgabalos ar labi drenētām ologotrofām smilšainām podzolaugsnēm Latvijā un mezotrofām mālsmilts podzolaugsnēm Vācijā; visi stādījumi izveidoti līdzenumos ar augstumu zem 250 m v.j.l. Sākotnēja agrotehniskā kopšana veikta pēc vajadzības, bet kopšana atšķīrās starp valstīm. Latvijā stādījumi kopti vienreiz 21 gada vecumā, izvēcot neproduktīvākos kokus līdz ~ 1800 koki ha⁻¹ biežumam. Vācijā NL stādījumā veikta intensīvāka kopšana līdzīgā vecumā (līdz biežumam 1100 koki ha⁻¹); WS stādījumā veiktas trīs kopšanas (pēdējā 2013. un 2014. gados) samazinot lokālo biežumu līdz 900–1200 koki ha⁻¹.

2.2. Provenienču atlase

Pieauguma plastiskuma un jutības lokālās ģenētiskās adaptācijas novērtējumam atlasītas septiņas proveniencas, kas atšķīrās ar produktivitāti un bija pārstāvētas visos stādījumos; atlase veikta balstoties uz konsolidētu ranžējumu atbilstoši aktuālākajai inventarizācijai (2.1B. attēls) (Raksti **III–IX**). Līdz šim, proveniencē novērota būtiska ietekme uz produktivitāti un stubra kvalitātes rādītājiem (Taeger et al., 2013; Jansons and Baumanis, 2005), pētītajām proveniencēm rādot līdzīgu ranžējumu starp stādījumiem. Šāda atlase ļauj novērtēt genotipu vides jutības un produktivitātes saistības (Housset et al., 2018; Matias et al., 2017; Valladares et al., 2014; Leites et al., 2012) kā arī atbildes reakcijas plastiskuma cēloņus (Nabais et al., 2018; de Villemereuil et al., 2016).

Starp atlasītajām proveniencēm divas bija neproduktīvas (DIP un EBN), kuru izcelsme ir Rūdu kalni, viena lokālā (no Latvijas perspektīvas, KAL), kas izceļas ar stubra īpašībām un produktivitāti virs vidējā, un divas produktīvākās (GUS un RYT), kuru izcelsme ir piekrastes zemienes Vācijas un Polijas ziemeļos. Papildus iedzīmstamības raksturošanai atlasītas vēl divas produktīvākās proveniencas no tā paša reģiona (NBD un RST) (Raksti **VII, IX**). Kopumā produktīvās un neproduktīvās proveniencas reprezentēja attiecīgi augstāko un zemāko produktivitātes un stubra kvalitātes kvartiles neatkarīgi no stādījuma.

2.3. Datu ieguve

2.3.1. Paraugošana

Saimnieciskajās audzēs, kas atlasītas gar starptautisko transekti (2.1A. attēls) atlasīti no 15 līdz 30 vizuāli veseli dominanti nebojāti koki (Raksts **I**). No katra no atlasītajiem kokiem krūšu augstumā no nejauši izvēlētām pretējām stubra pusēm ar Preslera svārpstu ievākti 5 mm urbumi. Koksnes parenhīmas (WR) kvantificēšanai un tās saistībām ar Krafta klasi analizēšanai, (Raksts **II**), saimnieciskā briestaudzē no septiņiem dominējošiem (I un II Krafta klase) un sešiem nomāktiem (III un IV Krafta klase) kokiem analogiski ievākti koksnes paraugi. Papildus no pieciem dominējošiem un pieciem nomāktiem kokiem tajā pašā audzē ievākti koksnes paraugi augšanas gaitas raksturošanai.

Provenienču izmēģinājumu stādījumos paraugošana veikta atbilstoši koku pārstāvētībai atkārtojumos (Raksti **III–IX**). Katrā atkārtojumā no diviem vai trim dominējošiem vai kodominējošiem vizuāli veseliem nebojātiem kokiem ar Preslera svārpstu krūšu augstumā ievākti divi paraugi no nejaušām pretējām stubra pusēm. Visas paraugšanas laikā svārpsta asumam un tīrībai pievērsta pastiprināta uzmanība, lai nodrošinātu augstu paraugu kvalitāti.

2.3.2. Gadskārtu platuma mērīšana

Ievāktie koksnes paraugi (izņemot tos, kas paredzēti WR kvantificēšanai; Raksts **II**) ielīmēti unitārās planšetēs. Fiksēšanas laikā uzmanība pievērsta korektai paraugu orientācijai, lai nodrošinātu, ka traheīdas ir perpendikulāras planšetes virsmai. Karsta tvaika strūkļa izmantota, lai pirms līmēšanas mīkstinātu un iztaisnotu savērpušos paraugus (Speer, 2010), kā arī mazinātu paraugu lūšanu fiksēšanas laikā. Paraugu virsmu sagatavoja mērīšanai progresīvi slīpējot vai griežot ar urbumu mikrotomu (Gärtner and Nievergelt, 2010). Gadskārtu platumi mērīti manuāli izmantojot LINTAB 6 mērgaldu un TSAP programmatūru (RinnTech, Heidelberg, Vācija). Mērījumus veica viena persona. Mērījumi veikta ar 0,01 mm precizitāti.

2.3.3. Kvantitatīvā koksnes anatomija

Lai novērtētu WR (Raksts **II**), pieauguma urbumi (koksnes paraugi) dienu mērcēti ūdenī rehidrējot un tādejādi mīkstinot koksni. Urbumi tangenciāli (šķērseniski) sagriezti 15 līdz 35 μm biezās griezumos izmantojot GSL1 mikrotomu (Gärtner et al., 2014). Katrai no ārējām 30 līdz 35 gadskārtām no EW un LE ievākts viens labas kvalitātes griezumus. Vecākās gadskārtas nav analizētas parenhīmas atmiršanas un līdz ar to neizšķiramības dēļ. Koksnes šķērseniskās anatomiskās struktūras raksturošanai un lokālās adaptācijas iezīmju tajā novērtējumam (Raksti **VI**, **VII**), mikroskopiskie griezumumi (14 līdz 18 μm biezi) sagatavoti ar urbumu mikrotomu (Gärtner and Nievergelt, 2010) atbilstoši Gärtner and Schweingruber (2013) protokolam.

Plānie griezumumi krāsoti ar Astra zilā un safranīna maisījumu (Gärtner and Schweingruber, 2013), tādejādi izceļot kontrastu starp gadskārtu daļām, kā arī starp lignificētajiem (koksne) un nelignificētajiem (parenhīma, WR) elementiem. Griezumus fiksēja Kanādas balzāmā vai glicerīnā. Augstas izšķirtspējas nesagrožīti mikroskopiski griezumumu attēli uzņemti ar caurejošās gaismas mikroskopu, kas aprīkots ar 18 Mpx spogulkameru pie attēlu 40 \times palielinājuma. Atsevišķie paraugu attēli apvienoti izmantojot PTGui programmu (New House Internet Services, Rotterdam). Lai atpazītu un nomērītu WR (Raksts **II**), kā ar CWT un LA (Raksts **VI**), izmantota WinCELL 2007a programma (Regent Instruments, Kanāda). Ar salnām saistīto koksnes anatomisko anomāliju (FR, BR; Piermattei et al., 2015) reģistrēšana veikta vizuāli iemantojot griezumumu attēlus (2.2. attēls).

2.3.4. Klimatiskie dati

Pieauguma un meteoroloģisko apstākļu saistību (Raksti **I–IX**), kā arī to saistību ar koksnes anatomiju un to anomālijām raksturošanai, no CRU TS4 klimatiskās datu kopas (Harris et al., 2020) atlasītas tās daļas, kas raksturoja novērojama punktus, kas bija vistuvāk pētītajām audzēm un stādījumiem. Mēnešu vidējā temperatūra, nokrišņu summa, potenciālā evapotranspirācija iegūtas periodam no 1901. līdz 2017. gadam. Sausuma apstākļu raksturošanai aprēķināts standartizētais nokrišņu evapotranspirācijas indekss (SPEI) (Vicente-Serrano et al., 2010). Pieauguma un meteoroloģisko apstākļu saistību analīzei klimatiskie dati sakārtoti atbilstoši klimatiskajam gadam no maija/jūnija gadā pirms pieauguma līdz septembrim pieauguma gadā, tādejādi testējot meteoroloģijas ietekmes pārnesi (Harvey et al., 2020; Hackett-Pain et al., 2018; Beck et al., 2004).

2.4. Datu analīze

Mērījumu kvalitātes un datējuma kontrolei, kas ir kritiska pieauguma jutības analīzei (Speer, 2010), mērījuma laika rindas šķērsdatētas izmantojot grafiskās un statistiskās metodes (Raksti **I–IX**). Korekcijas mērīju sērijās ieviestas pēc nepieciešamības. Datējuma un vides signālu reprezentativitātes raksturošanai laika rindu kopām aprēķināti informativitātes un saskaņības indeksi r -bar, $ar1$, SENS, EPS, SNR u.c. (Speer, 2010; Bunn, 2008; Wigley et al. 1984). Šie indeksi apraknāti laika rindu ikgadējās mainības komponentei.

Ikgadējās pieauguma mainības komponentes izcelšanai, TRW laika rindas divkārti detrendētas izmantojot modificēto negatīvi eksponenciālo līkni un fleksību kubisku spailnu ar viļņa garumu, kas sastāda 2/3 no mērījumu sērijas garuma (Raksti **I**, **III**) vai salīdzināmu garumu (pārējie raksti). Tādējādi veikta strikta detrendēšana izceļot ikgadējo mainību. Ņemot vērā, ka TRW raksturīga augsta autokorelācija (Cook, 1987), tā noņemta izmantojot autoregresīvu modeli. Lokālo lineāro saistību novērtējumam (Wilmking et al., 2020), detrendētās laika rindas apvienotas audžu/provenienču hronoloģijās (Bunn, 2008; Cook, 1987).

Specifiskas standartizēšanas metodes, kas balstās uz relatīvajām pieauguma izmaiņām, izmatotas, lai identificētu PY (Jetschke et al., 2019), gadus, kad nozīmīga laika rindu daļa

parāda krasas izmaiņas (Raksti **III**, **IX**). Ņemot vērā, ka pētītie koki auga mērenā klimatā un to augšana nebija izteikti apgrūtināta, PY identificēšanā izmantoto parametru pielaides bija lielas (Jetschke et al., 2019; Elferts, 2007). Meteoroloģisko apstākļu saikne ar PY analizēta atbilstoši van der Maaten-Theunissen et al. (2021) un Schwarz et al. (2020). Tolerances analīze veikta, lai raksturotu koku atbildi uz meteoroloģiskajām anomālijām (Raksts **III**). Rezistences (PY/pre-PY), atkopšanās (post-PY/PY), reziliences (post-PY/pre-PY), un relatīvās reziliences ((post-PR-PY)/pre-PY) indeksi (Lloret et al., 2011) aprēķināti balstoties uz TRW.

Būtstrapota Pīrsona korelācijas analīze starp hronoloģijām un PY laika rindām un meteoroloģiskajiem manīgajiem izmantota lokālo lineāro saistību ar pieauguma raksturlielumiem apzināšanai (Raksti **I–VIII**). Būtstrapota slīdošā korelācijas analīze izmantota lokālo lineāro saistību stacionaritātes novērtējumam (Hofgaard et al., 2019; Zang and Biondi, 2015). Ņemot vērā, ka pētītie koki auga sugas izplatības vidus daļā, kur apstākļi izskatāmi par optimāliem, multiplās regresijas pieeja izmantota lai noskaidrotu pieaugumam galvenos meteoroloģiskos apstākļus (Raksti **I**, **IV**). Tā kā ekoloģiskās atbildes reakcijas plašākā gradientā ir zvanveida, (Lloyd et al., 2013; Way and Oren, 2010), tātad nelineāras, jaukta tipa vispārināti aditīvi modeļi, kas ļauj novērtēt atbildes reakcijas splainus, izmantoti regresijas veikšanai (Wood, 2011). Atlikumu hronoloģiju indeksi audzēm (Raksts **I**) vai kokiem (Raksts **IV**) analizēti kā atkarīgais mainīgais, bet meteoroloģiskie mainīgie kā ietekmējošie. Ietekmējošo mainīgo kopums atlasīts atbilstoši arbitrārās atlasē principiem, daļēji pamatojoties uz korelācijas analīzi un modeļa informativitāti. Gads un telpiskās atkarības struktūra (koks, atkārtojums, stādījums, audze utt.) iekļauti modelī kā randomie efekti, tādējādi apejot neatkarības problēmu.

Lineāri jaukta tipa modeļi izmantoti lai novērtētu Krafta klases ietekmi uz WR dimensijām un daudzumu koksne (Raksts **II**), kā arī proveniences ietekmi uz pieauguma tolerances rādītājiem un koksnes anatomiju (CWT un LA). Randomo efektu struktūra, kā aprakstīta iepriekš, izmantota, lai apietu neatkarības problēmu. Fiksēto efektu būtiskums novērtēts ar Wald's χ^2 testu. Modeļu atbilstība statistiskajiem pieņēmumiem pārbaudīta ar diagnostiskajiem grafikiem.

Audzēs un ģenētisko (t.sk. G×E) efektu kvantificēšanai pieauguma meteoroloģiskajai jutībai, kā arī pieauguma reakcijai PY, dispersijas komponentes atdalītas ar jaukta tipa modeli atbilstoši Loha et al. (2006) un Falconer and MacKay (1996) par pamatu ņemot provenienču datus (2.1B. attēls). Kā atkarīgais mainīgais iemantotas lokālās pieauguma un meteoroloģisko mainīgo korelācijas (aprēķinātas detrendētām pieauguma līknēm) un individuālu koku pieauguma relatīvās izmaiņas PY (Jetschke et al., 2019; attiecīgi Raksti **VIII**, **IX**). Plašas nozīmes iedzimstamības indekss (H^2) un CVP aprēķināti ģenētisko faktoru ietekmes raksturošanai. Datu analīze veikta R v. 4.2.2 vidē izmantojot pakotnes dplR (Bunn, 2008), pointRes (van der Maaten-Theunissen et al., 2021), treeclim (Zang and Biondi, 2015), lme4 (Bates et al., 2015) un mgcv (Wood, 2011).

3. REZULTĀTI UN DISKUSIJA

3.1. Mērījumu kvalitāte

Lielākā daļa no TRW laika rindām bija kvalitatīvas un tika veiksmīgi šķērsdatētas, nodrošinot ticamu pieauguma un meteoroloģisko apstākļu saistību retrospekciju (Raksti **I**, **III–IX**). Datu kopu informativitāti apliecināja aprēķinātie vides signālu reprezentācijas rādītāji, EPS pārsniedzot pieņemot 0,85 sliekšni, un tādejādi norādot uz atbilstību klimatiskas ietekmes analīzei (Wigley et al., 1984). Līdzīgi, SNR vairumā no datu kopām pārsniedz 5,0, norādot uz izteku vides mainības komponenti TRW, kas salīdzinot provenienci, bija stiprāks produktīvākajiem genotipiem (Raksti **IV**, **V**). Vedējās SENS un gini koeficientu vērtības (Raksti **I**, **III–IX**), kas parāda pieauguma ikgadējās mainības pakāpi (Bunn et al., 2013), bija mēreni, kas ir optimāli pieauguma un vides mainības saistību analīzei (Speer, 2010). Iepriekšējās augšanas ietekme uz pieaugumu audzēs gar transekti (Raksts **I**) kā arī provenienču izmēģinājumu stādījumos (Raksti **III–V**, **VIII–IX**) bija izteikta, uz ko norādīja augsta ar1, liecinot par salīdzinoši konservatīvu augšanas stratēģiju (Isaac-Renton et al., 2018; Way and Oren, 2010). Tomēr stādījumos Vācijā ar1 bija nedaudz zemāka un SENS bija augstāka, liecinot par augstāku klimatisko apstākļu marginalitāti no analizēto genotipu perspektīvas (Cuny et al., 2019; Cavin and Jump, 2017; Taeger et al., 2013).

Koksnes anatomisko mērījumu laika rindas bija īsākas salīdzinot ar TRW (Raksti **II**, **VI**), un tām bija iztrūkumi, kas saistāmi ar dabisko koksnes šķiedras orientācijas mainību (Gennaretti et al., 2022; von Arx et al., 2016). Attiecīgi laika rindu saskaņības reprezentācijas rādītāji bija zemāki un neprecīzi, bet mērījumi parādīja ekoloģisko saistību analīzei pietiekamu dispersiju. Koksnes anatomijas anomālijas (BR, FR) bija retas, un to sadalījums bija novirzīts nulles virzienā, pieļaujot tikai vienkāršotu statistisko analīzi (Raksts **VII**). Visi 126 BR novēroti LW, bet vairums no 97 konstatētajiem FR bija EW vidusdaļā, attiecīgi liecinot par agru un vēlu salnu ietekmi (Piermattei et al., 2015; Kidd et al., 2014; Gu et al., 2008). Gan WR daudzums, gan to dimensijas (Raksts **II**), bija līdzīgs starp analizētajiem kokiem norādot uz konservatīvu augšanas stratēģiju asimilātu uzglabāšanas kapacitātes ziņā (von Arx et al., 2017; Richardson et al., 2013; Olano et al., 2013). Koksnes elementu daudzums un īpašības ir strikti limitētas, lai nodrošinātu koksnes fizioloģisko integritāti un funkcionalitāti (Cuny et al., 2019; Mencuccini et al., 1997). Tomēr jāatzīmē, ka WR dimensiju variācija bija atšķirīga starp dažādu Krafta klāšu kokiem, norādot uz atšķirīgu vides limitāciju un jutību pret vides mainību (Lebourgeois et al., 2014; Olano et al., 2013).

3.2. Reģionālās un lokālās vietējo populāciju pieauguma reakcijas

Meteoroloģiskajiem apstākļiem novērota kompleksa ietekme uz Baltijas jūras reģiona austrumu daļas parastās priedes lokālo populāciju pieaugumu (Raksts **I**). Lokālās pieauguma un meteoroloģisko apstākļu korelācijas, kas reprezentē lineāras saistības ar ikgadējo pieauguma komponenti (Babst et al., 2018; Tei et al., 2017; Lloyd et al., 2013) parādīja graduālas izmaiņas gar transekti norādot uz telpisko nestacionaritāti (Wilmking et al., 2020; Hofgaard et al., 2019). Somijas pieaugums korelēja ar temperatūras apstākļiem pieauguma veidošanās laikā un pirms tā, bet saistībām bija lokāls raksturs un kopīgo iezīmju izpausme zema. Neskatoties uz to korelācijas norādīja, ka augšanu limitēja zemas temperatūras (Montwe et al., 2018; Henttonen et al., 2014). Audzēs, kas atradās uz dienvidiem no Somijas, novērota ar sausumu saistāmo meteoroloģisko apstākļu ietekmes pastiprināšanās, vienlaikus nezūdot ziemas temperatūras ietekmei. Latvijā, kurā audzes bija telpiski izkliedētākas (2.1A. attēls), lokālās korelācijas bija daudzveidīgākas, bet korelācijas ar ziemas temperatūru bija kopīgas vairumam audžu. Negatīvās korelācijas ar temperatūru iepriekšējā gada vasaras izskaņā bija biežas Latvijā, kā arī

Vācijas ziemeļos. Transektes dienvidu daļā parastās priedes pieaugums visbiežāk korelēja ar meteoroloģiskajiem apstākļiem, kas raksturo vasaras sausuma intensitāti, kas saskan ar globālu sausuma ietekmes uz mežiem pastiprināšanos (Allen et al., 2015; Choat et al., 2012).

Slīdošās korelācijas parādīja, ka lokālās pieauguma un meteoroloģisko apstākļu korelācijas bija nestacionāras (Hofgaard et al., 2019). Galvenokārt nestacionaritāte saistīta ar sausuma ietekmes pastiprināšanos, kas var būt saistītas ar koku novecošanos un jutības pieaugumu (Prendin et al., 2018; Konter et al., 2016; Anfodillo et al., 2013), klimata pārmaiņām reģionālajam klimatiskajam gradientam pārvietojoties un pagarinoties (Harvey et al., 2020; Hofgaard et al., 2019; Montwe et al., 2018; Restaino et al., 2016). Attiecīgi, lokālās korelācijas ir acīmredzami strauji novecojošas, norādot uz to neatbilstību meteoroloģisko apstākļu retrospekcijai un augšanas prognozēm (Wu et al., 2022; Wilmking et al., 2020).

Vispārinot meteoroloģisko apstākļu ietekmes uz pieaugumu reģionālajā klimatiskajā gradientā (2.1A. attēls), novērtēta deviņu meteoroloģisko mainīgo kompleksa ietekme uz pieauguma ikgadējo mainību (3.1. attēls). Šie meteoroloģiskie apstākļi saistīti ar augšanas periodu, kā arī periodu pirms tā, norādot uz laikā kompleksām ietekmēm un to pārnesei (Harvey et al., 2020; Hacket-Pain et al., 2018; Friedrichs et al., 2009). Reģionālā līmenī novērtētajiem būtiskajiem meteoroloģiskajiem mainīgajiem novērotas galvenokārt nelineāras ietekmes uz pieaugumu, norādot uz sezonāli nevienlīdzīgu meteoroloģisko gradienta garumu (no vietējo genotipu perspektīvas). Vienlaikus nelineārās ietekmes norādīja uz novērtēto saistību mērogojamību un stacionaritāti (Wilmking et al., 2020, Cavin and Jump, 2017; Lloyd et al., 2013). Novērtēto ietekmju mainība laikā un telpā (randomo gada un audzes efektu dispersijas), norādīja uz pētīto lokālo populāciju fenotipisko plastiskumu un adaptācijas potenciālu vidējā termiņa (attiecībā pret koka dzīvildzi; Leites and Benito-Garzon, 2023; Alakärppä et al., 2018; Moran et al., 2017; Eckert et al., 2015).

Analizētajā klimatiskajā gradientā stiprākā ietekme uz lokālo populāciju pieaugumu novērtēta iepriekšējā augusta temperatūrai, bet saistības bija lineāras un negatīvas (3.1. attēls), norādot ka ir bijusi reprezentēta ierobežota mainība. Šādas saistības skaidrojamas ar resursu pārdali starp reprodukciju un augšanu, proti, augšanas sezonas izskaņa ir laiks, kad veidojas pieauguma aizmetņi, un temperatūra nosaka ģeneratīvo un veģetatīvo aizmetņu sadalījumu (Hacket-Pain et al., 2018). Marta temperatūra novērtēta ar otro stiprāko ietekmi (pozitīvu) uz pieaugumu, bet saistības bija nelineāras, lai gan tikai ar nelielu pārliekumu virs 0 °C, norādot uz pozitīvu pasiltināšanās ietekmi (Montwe et al., 2018; Henttonen et al., 2014; Reyer et al., 2014; Lindner et al., 2014). Līdzīga aina vērojama pieauguma saistībām ar temperatūru februārī. Pozitīvās saistības ar temperatūru ziemā skaidrojamas ar sala bojājumiem (Henttonen et al., 2014; Beck et al., 2004) kā arī augsnes temperatūras ietekmi uz sakņu attīstību (Hardy et al., 2001), par ko liecina pozitīvās korelācijas ar ziemas nokrišņiem, kas ietekmē augsnes sasalšanu (Tierney et al., 2001). Siltāka klimata apstākļos Polijā un Vācijā ziemas nokrišņu ietekme, savukārt ir saistāma ar gruntsūdens līmeņa apjaunošanos un mitruma apstākļiem augšanas sezonas laikā (Goldsmith et al., 2022; Hardy et al., 2001). Decembra temperatūras ietekme, savukārt bija mainīga, kas skaidrojams ar salcietības attīstības (Beck et al., 2004) un barības vielu rezerves elpošanas zuduma (Ögren, 1997) līdzsvaru.

Pieauguma atbildes reakcija uz temperatūru jūlijā (3.1. attēls), kuras ietekme bija trešā stiprākā, bija zvanveida un uzradīja lokālu maksimumu, ka saistāms ar līdzsvaru starp pazeminātu asimilāciju vēsās vasarās (Yang et al., 2015; Carrer et al., 2010) un mitruma deficītu sausos un karstos apstākļos (Allen et al., 2015). Tomēr ar nokrišņiem saistītie mainīgie parādīja salīdzinoši vājāku ietekmi uz pieaugumu liecinot par pētīto populāciju rezilienci. Neskatoties uz to ūdens bilanci (SPEI) jūlijā bija spēcīgākā ietekme starp ar nokrišņiem saistītajiem mainīgajiem liecinot par mērenu uzņēmību pret sausumu, kā arī nespēju izmantot augšanas priekšrocības mitrās vasarās samazināta gaismas daudzuma (Young et al., 2010; Strand et al., 2006) vai fizioloģiskā sausuma (Tyree and Zimmermann, 2002) dēļ. Jūnija temperatūras ietekme, kam novērots lokāls optimums, skaidrojama ar līdzsvaru starp saules radiācijas un siltuma daudzumu un mitruma apstākļiem (Jyske et al., 2014; Strand et al., 2006).

Paaugstinātam vasaras mitrumam novērtēta pozitīvas ietekmes pārnese, par ko liecināja atbildes reakcija pret iepriekšējā jūlija nokrišņiem, kas skaidrojama ar veģetatīvo un ģeneratīvo aizmetņu īpatsvara izmaiņām (Hacket-Pain et al., 2018). Autora piezīme: dārgo recenzent, ja izlasījāt tik tālu, tas ir brīnišķīgi; griezieties pie autora pēc sirsnīga cienasta vai apskāviena. Attiecīgi novērtētās atbildes reakciju līknes parādīja pieauguma reakcijas uz meteoroloģiskajiem apstākļiem atkarību no klimata (Hofgaard et al., 2019; Cavin and Jump, 2017; Lloyd et al., 2013; Ohse et al., 2012), norādot uz neproporcionālām vides pārmaiņu sekām (Wilmking et al., 2020; Matias et al., 2017).

Reģionālās pieauguma atbildes reakcijas (Raksts I) vērtētas dominantajiem kokiem, kas var pilnībā nereprezentēt zemāku Krafta klašu kokus un līdz ar to visas audzes pieaugumu, atšķirīgas asimilācijas un evapotranspirācijas/mikroklimatisko apstākļu dēļ (Lebourgeois et al., 2014). Šajā kontekstā WR, kas ir rezerves barības vielu uzglabāšanas kapacitātes raksturlielums (von Arx et al., 2017; Richardson et al., 2013), parādīja, ka dominantie un nomāktie koki ir spējīgi būt līdzvērtīgi produktīvi (primārā produktivitāte) norādot uz to adaptēšanās spējam neatkarīgi no Krafta klases (Raksts II). Tomēr analizētie koki bija spējīgi dinamiski pielāgot barības vielu rezervju kapacitāti (Olano et al., 2013), par ko liecināja WR daudzuma un dimensiju ikgadējā mainība. Izteikti individuālās WR dimensiju iezīmes norādīja uz pieauguma un asimilācijas plastiskumu pret mikroklimatiskajiem apstākļiem liecinot par labu vietējo genotipu adaptēšanās spējai (Housset et al., 2018; von Arx et al., 2017; Eckert et al., 2015).

Lielākā WR mainības daļa ir saistāma ar iekšgada mainību, jo izteiktākās atšķirības novērots starp EW un LW nevis secīgām gadskārtām. Kopumā WR bija augstāki un šaurāki LW, bet kopējais WR daudzums bija augstāks EW. Šāda mainība atbilst koksnes šūnu īpašībām (Martinez-Vilalta et al., 2004; Mencuccini et al., 1997), kas ir augšanas dinamikas rezultāts (Cuny et al., 2019). Relatīvais WR augstums un šķērsriezuma laukums, ko nosaka parenhīmas šūnu skaits (von Arx et al., 2017; Olano et al., 2013), bija augstāks vidējo Krafta klašu kokiem EW salīdzinot ar dominantajiem kokiem, lai arī atšķirības bija marginālas. Šādas atšķirības norāda uz dažādu augšanas stratēģiju iespējamību, tā kā palielinātas barības vielu rezerves ir konservatīvas stratēģijas iezīmes (Isaac-Renton et al., 2018; Way and Oren, 2010; Martin et al., 2010). Šis arīdžan norāda uz iekšsugas augšanas stratēģiju segregāciju, kas ir uzskatāma par adaptāciju, kas uzlabo audzes rezilienci (Alakärppä et al., 2018; Eckert et al., 2015; Valladares et al., 2014). Analizētās WR dimensijas un daudzums bija neatkarīgs no TRW, norādot uz koku spēju uzturēt vitalitāti neatkarīgi no Krafta klases (Fonti et al., 2015), kas saistāms ar audzes funkcionālo daudzveidību, kas ir nozīmīga noturībai pret pieaugošajiem traucējumiem (Lebourgeois et al., 2014).

Iegūtās WR laika rindas parādīja korelācijas ar meteoroloģiskajiem apstākļiem pirms gadskārtas veidošanās norādot uz ietekmes pārnesi, it īpaši attiecībā uz iepriekšējās vasaras un rudens apstākļiem, vienlaikus liecinot par kumulatīvu vides mainības ietekmi (Hacket-Pain et al., 2018; Friedrichs et al., 2009). Aprēķinātās korelācijas parādīja saistības ar saules radiācijas daudzumu un līdz ar to ar asimilācijas intensitāti (Fonti et al., 2015; Strand et al., 2006), kā arī ar pieejamo ūdens daudzumu pavasarī, kas ietekmē koksnes šūnu izplešanos (Jyske et al., 2014; Olano et al., 2013). Jāpiezīmē, ka WR saistības ar meteoroloģiskajiem apstākļiem ir vājākas nekā TRW, kas skaidrojams ar optimāliem augšanas apstākļiem saimnieciskā audzē izplatības areāla vidusdaļā (Chmura et al., 2021; Valladares et al., 2014). Attiecīgi WR parāda izlīdzinātu reakciju pret meteoroloģisko mainību, vienlaikus dodot pienesumu arī izpaušmei TRW (von Arx et al., 2017; Richardson et al., 2013).

3.3. Populāciju lokālās adaptācijas

3.3.1. Lokālās pieauguma un meteoroloģisko apstākļu saistības

Novērtētās pieauguma un meteoroloģisko apstākļu saistības analizētājām proveniencēm parādīja reģiona parastās priedes lokālās adaptācijas iezīmes attiecībā uz augšanas jutību (Raksti **III–V**). Novērotas jutības saistības ar produktivitāti, kā arī pieauguma plastiskuma pienesums tai. Līdzīgi kā novērots populācijām *in situ* (Raksts **I**), radiālais pieaugums bija pakļauts kompleksai meteoroloģisko apstākļu (ziemas temperatūras un vasaras sausuma), kas ir galvenās klimata pārmaiņu izpausmes (Meier et al., 2022; Allen et al., 2015), kontrolei.

Katrā izmēģinājumu stādījumā, pētītās proveniencēs parādīja specifisku ikgadējo TRW mainību, kas ņemot vērā augsto pieauguma sinhronitāti, izpaudās kā atšķirības reakcijas stiprumā (Raksti **III, IV**). Reakcijas stipruma atšķirības starp proveniencēm atšķirās pa gadiem norādot uz pieauguma jutības atšķirībām un specifiskām saiknēm ar meteoroloģiskajiem apstākļiem. Lokālo pieauguma un meteoroloģisko apstākļu korelācijas bija mēreni stipras, taču konstatētās atšķirības starp stādījumiem norādīja uz lokālām iezīmēm. Tomēr korelācijas ar jūlija nokrišņiem un iepriekšējā jūlija temperatūru (pozitīvas), kā arī ar jūlija temperatūru un iepriekšējā jūlija, augusta un decembra SPEI (negatīvas) bija kopīgas stādījumos Latvijā un Vācijā atklājot reģionālas jutības iezīmes (Harvey et al., 2020; Henttonen et al., 2014). Pieauguma un meteoroloģisko mainīgo korelācijas uzrādīja atšķirības starp proveniencēm, liecinot par lokālām ģenētiskām jutības adaptācijām (Tyrmī et al., 2020; Eckert et al., 2015, O'Neill et al., 2014).

Atšķirības starp proveniencēm Latvijā galvenokārt bija saistītas ar jutību pret ziemas temperatūru, ātraudzīgākās proveniencēs (ar izcelsmi no maigāka klimata) bija visjutīgākās. Lēnaudzīgākajām proveniencēm konstatētas zemākas korelācijas starp pieaugumu un vasaras nokrišņu daudzumu. Pretstatā stādījumos Vācijā lēnaudzīgākās proveniencēs parādīja stiprāku korelāciju ar vasaras sausumu raksturojošajiem mainīgajiem, bet ātraudzīgās proveniencēs bija tolerantākas pret ziemas temperatūru. Attiecīgi bija vērojama telpiska inversija. Proveniencēs parādīja arī atsevišķas specifiskas korelācijas, norādot uz lokālām ar produktivitāti nesaistītām adaptācijām (Tyrmī et al., 2020; Alakärppä et al., 2018; Eckert et al., 2015) kā arī tās var būt sakritība.

3.3.2. Pieauguma reģionāla jutība un produktivitāte

Pieauguma reakcijas uz meteoroloģiskajiem apstākļiem reģionālais vispārīgums parādīja kompleksu pieauguma kontroli, bet atbildes reakciju nelinearitāte norādīja uz šo saistību atkarībā no klimata (3.2. attēls; Raksts **IV**). Šāda reakcija apliecina neproporcionālu klimata pārmaiņu ietekmi uz pētītā reģiona priedes populāciju pieaugumu (Wilmking et al., 2020; Matias et al., 2017; Tei et al., 2017; Lindner et al., 2014). Proveniencu pieaugums bija saistīts ar septiņiem līdz deviņiem meteoroloģiskajiem mainīgajiem norādot uz tiešām un pārnestām apstākļu ietekmēm. Novērotās saistības uzskatāmas par stacionārām, par ko liecināja zemā ar pieauguma gadu saistītā dispersija, lai gan references periods bija salīdzinoši īss. Atbildes reakcijas stiprums un forma atšķirās starp proveniencēm norādot uz atšķirīgu jutību un pieauguma plastiskumu (Alakärppä et al., 2018; Tyrmī et al., 2020; Eckert et al., 2015; Taeger et al., 2013). Reakciju atšķirības galvenokārt saistāmas ar meteoroloģiskajiem apstākļu ekstrēmu vērtībām, liecinot par nevienlīdzīgu spēju adaptēties sagaidāmajām klimatiskajām izmaiņām. Lai gan atšķirības nebija drastiskas, arī nelielām ietekmēm ilgtermiņā var būt nozīmīgas sekas (Vazquez-Gonzalez et al., 2020; Matias et al., 2017; Lebourgeois et al., 2014; Glasner and Weiss, 1993).

Pētīto proveniencu pieaugums bija primāri jutīgs pret vasaras mitruma apstākļiem, apliecinot sausuma ietekmes pieaugumu (Allen et al., 2015, Choat et al., 2012). Maija un jūlija

temperatūras un SPEI ietekmes (3.2. attēls) norādīja uz tiešu meteoroloģisko apstākļu ietekmi uz pieauguma veidošanos (Jyske et al., 2014), vienlaikus liecinot, ka ūdens trūkumam bija izteikta limitējoša ietekme (Harvey et al., 2020; Isaac-Renton et al., 2018; Montwe et al., 2018). Reakcija uz SPEI maijā bija krasa, atspoguļojot agrīna ūdens deficīta nozīmi (Jyske et al., 2014; Choat et al., 2012). Jāatzīmē, ka ātraudzīgākās proveniencas bija jutīgākas pret mitruma apstākļiem atainojot saikni starp produktivitāti un pieauguma plastiskumu (Cuny et al., 2019). Marta temperatūras ietekme, kas skaidrojama ar sakņu attīstību (Zadworny et al., 2016; Hardy et al., 2001; Tierney et al., 2001), arī bija stiprāka ātraudzīgākajām proveniencēm.

Jūnijā noris strauja pieauguma veidošanās (Jyske et al., 2014; Rossi et al., 2006), ko ierobežo nokrišņi un pieejamā saules radiācija (Young et al., 2010; Strand et al., 2006). Tas izskaidro novēroto reakciju uz paaugstinātu SPEI, kas bija izteikta ātraudzīgākajām proveniencēm. No otras puses, lēnaudzīgāko proveniencu zemākā jutība uz jūnija apstākļiem saistāma ar konservatīvāku augšanas stratēģiju, kad koki asimilātus iegulda aizsardzības mehānismos (Vazquez-Gonzalez et al., 2020; Prendin et al., 2018). Reakcija uz vasaras temperatūru bija zvanveida, kas liecina par līdzsvaru starp asimilācijas intensitāti un mitruma pieejamību (Cuny et al., 2019; Allen et al., 2015; Yang et al., 2015), pret ko mazproduktīvas proveniencas (ar izcelsmi no kalnu reģiona) bija jutīgākas.

Kopumā pozitīvā pieauguma atbildes reakcija uz iepriekšējā gada jūnija temperatūru ir skaidrojama ar papildu barības vielu asimilāciju un rezervju veidošanos, kas sekmē EW veidošanos nākamajā gadā (von Arx et al., 2017; Sala et al., 2012). Šāda atbildes reakcija bija izteiktāka lēnaudzīgajām proveniencēm, norādot uz konservatīvāku augšanas stratēģiju un lielāku atkarību no rezerves barības vielām (von Arx et al., 2017, Martin et al., 2010). Apstākļi iepriekšējās veģetācijas sezonas izskaņā ietekmēja augšanas reprodukcijas līdzsvaru (Hackett-Pain et al., 2018), un šāda saikne konservatīvisma dēļ bija izteiktāka lēnaudzīgākajām proveniencēm (Reid et al., 2004). Attiecīgi augstāka pieauguma jutība pret galvenajiem meteoroloģiskajiem mainīgajiem norāda uz ātraudzīgāko proveniencu spēju plastiski pielāgot augšanu tekošajiem apstākļiem vienlaikus saglabājot atkopšanās kapacitāti. Tādējādi pieauguma plastiskums ir būtisks paātrinošos klimata pārmaiņu kontekstā (Arnold et al., 2019; Valladares et al., 2014; Corcuera et al., 2011).

Laikapstākļu klimatisko ekstrēmu biežuma pieaugums klimatiskajiem gradientiem mainoties (Jetschke et al., 2019; Sass-Klaassen et al., 2016), uzsver augšanas rezilienci kā priekšnosacījumu genotipu ilgtspējai (van der Maaten-Theunissen et al., 2021; Schwarz et al., 2020). Identificētie PY, kas reprezentē krasas pieauguma izmaiņas saistībā ar meteoroloģiskām anomālijām (Schwarz et al., 2020; Jetschke et al., 2019), kopumā bija maz izteikti (Raksts **V**), pētītajiem kokiem augot labvēlīgos apstākļos. Identificētie PY korelēja ar miera perioda temperatūras, iepriekšējā veģetācijas perioda beigu un vasaras nokrišņu daudzuma anomālijām, norādot uz kompleksām ietekmēm. Tomēr novērotās korelācijas bija specifiskas stādījumiem, līdzīgi, kā novērots ikgadējajai mainībai (Raksti **III**, **IV**). Stiprākie PY, savukārt, ir saistāmi ar vairāku temperatūras un nokrišņu anomāliju līdzestāšanos (Raksts **V**), liecinot par neuzņēmību pret individuālām anomālijām (de la Mata et al., 2022; Jetschke et al., 2019; Valladares et al., 2014).

Aprēķinātie reziliences indeksi pieaugumam PY Latvijā (3.3. attēls) bija salīdzināmi ar aprēķinātajiem pieaugumiem citām proveniencēm Vācijā (Taeger et al., 2013), norādot uz saildzināmu pieauguma toleranci pret vides mainību (Lloret et al., 2011). Aprēķināto indeksu vērtības bija mērenas (*cf.* Schwarz et al., 2020), liecinot par pieauguma samazinājumu pēc traucējuma. Šāds novērojums varētu būt arī saistīts ar vecuma trendu TRW, jo analizētie koki bija jauni (Konter et al., 2016). Proveniencēi bija būtiska ietekme uz pieauguma rezilienci un rezilienci negatīvajos PY, kas saskanēja ar produktivitāti, apliecinot pieauguma plastiskumu kā nozīmīgu genotipu produktivitātei un ilgtspējas nodrošināšanai. Samazināta reziliencē norāda, ka nelabvēlīgi apstākļi spēj samazināt pieaugumu uz vairākiem gadiem tieši lēnaudzīgajām proveniencēm, mazinot to konkurētspēju (Lloret et al., 2011; Reid et al., 2004). Tomēr būtiskā

proveniences un gada mijiedarbība norādīja uz provenienču specifisku uzņēmību pret vides meteoroloģiskajām anomālijām.

3.3.3. Koksnes anatomija

Stumbra koksnes, kas ir ūdens transporta artērija, anatomija nosaka koka hidraulisko arhitektūru un funkcionēšanu dzīves laikā (Cuny et al., 2019; Tyree and Zimmermann, 2002), raksturojot uzņēmību pret mitruma apstākļu izmaiņām (Gennaretti et al., 2022; Moran et al., 2017; Corcuera et al., 2011). Anatomiskās struktūras pielāgošanas plastiskums ir saistāms ar genotipu adaptācijas spējām (Gennaretti et al., 2022; Martin et al., 2010; Fonti et al., 2010). Ņemot vērā, ka hidrauliskā arhitektūra ir nozīmīga izdzīvošanai ilgtermiņā, pētīto provenienču koksnes anatomija parādīja lokālas ģenētiskās adaptācijas iezīmes, par ko liecināja būtiska proveniences ietekme uz CWT un LA gan LW, un it īpaši EW (Raksts VI). Šīs ietekmes bija proporcionālas produktivitātei, apliecinot plastiskuma saiknes ar produktivitāti pat šaurākā (Latvijas) klimatiskajā gradientā. Proveniencēm specifiska koksnes anatomija apliecina ģenētiski noteiktu jutību pret mitruma režīmu (Hong et al., 2015; Martin et al., 2010; Lenz et al., 2010).

Ātraudzīgākajām proveniencēm traheīdām bija lielāks LA un konduktivitāte, bet CWT bija zemāks (3.4. attēls). Lai arī šāda koksnes struktūra pagēr uzņēmību pret kavitāciju un funkciju zudumu (Popkova et al., 2018; Pittermann and Sperry, 2003; Sperry and Tyree, 1990), tā ļauj nodrošināt konduktivitāti ar minimālu ogļhidrātu izmantošanu (Eilmann et al., 2009; Martin et al., 2010). Attiecīgi ātraudzīgākas proveniences spēja efektīvāk izmantot asimilātus par ko liecināja negatīva korelācija starp CWT un LA. Savlaicīga ksiloģenēzes pielāgošana ļauj kompensēt nelabvēlīgu apstākļu bojājumus (Cuny et al., 2019), uzlabojot produktivitāti, kas bija izteikti vērojams produktīvajai RYT. Lēnaudzīgākās proveniences veidoja koksni ar mazāku LA un biezāku CWT, kas nodrošina augstāku mehānisko izturību un hidraulisko integritāti, vienlaikus mazinot konduktivitāti. Ņemot vērā mazāku TRW, šāda koksnes struktūra neļāva izmantot vides potenciālu augšanai pie optimāliem apstākļiem (Anfodillo et al., 2013; Eilmann et al., 2009; Tyree and Zimmermann, 2002), kavējot augšanu, veidojot negatīvu atbildes cilpu un tādējādi mazinot konkurētspēju (Prendin et al., 2018; Lebourgeois et al., 2014). Laika rindu analīze parādīja proveniencēm specifiskas korelācijas starp koksnes anatomijas raksturlielumiem un meteoroloģiskajiem mainīgajiem, kas liecina par tiešu un pārnesei ietekmi (Cuny et al., 2019; Anderegg et al., 2015; Mayr et al., 2003). Meteoroloģisko apstākļu ietekmes pārnese norāda, ka koksnes anatomija un līdz ar to uzņēmība pret mitruma apstākļiem vismaz daļēji ir atkarīga no iepriekšējiem apstākļiem, kā arī ģenētiskajiem faktoriem (Housset et al., 2018; Eilmann et al., 2009; Martin et al., 2010). Šāda ietekmes pārnese, savukārt, ietekmē koksnes anatomijas plastiskumu un funkcionalitāti (Prendin et al., 2018; Anfodillo et al., 2013; Corcuera et al., 2011).

Meteoroloģiskajiem mainīgajiem novērota izteiktāka saikne ar LA nekā ar CWT (galvenokārt LW), it īpaši skarbāka klimata apstākļos. Iepriekšējās vasaras, miera perioda un vasaras sākuma temperatūrai, savukārt, bija saistības ar EW anatomiju, norādot uz tiešu ietekmi un tās pārnesei (Harvey et al., 2020; de Micco et al., 2019). Alternatīvi, šādas saistības var būt gruntsūdens līmeņa mainības artefakts (Tierney et al., 2001; Hardy et al., 2001). Tieša meteoroloģisko apstākļu ietekme vērojama uz LW anatomiju, kas bija jutīga pret vasaras temperatūru un nokrišņiem, liecinot par plastisku ksiloģenēzes pielāgošanu augšanas sezonas gaitā (Ferriz et al., 2023; Cuny et al., 2019).

Ātraudzīgākajām proveniencēm piekrastes klimatā LA un CWT, kas veidojās EW korelēja ar nokrišņu daudzumu martā, temperatūru februārī, bet lēnaudzīgajām proveniencēm šādas korelācijas novērotas skarbākā (kontinentālākā) klimatā. Šādas saistības ir skaidrojamas ar augsnes temperatūras ietekmi uz sakņu attīstību, kas nosaka uzņēmību pret mitruma apstākļiem, (Hardy et al., 2001) kā arī ziemas embolizēšanos (Pittermann and Sperry, 2003).

Ātraudzīgāko provenienču LA korelēja ar temperatūru aprīlī un jūnijā piekrastes klimatā, bet lēnaudzīgajām proveniencēm arī kontinentālā klimatā. Jūnija temperatūrai bija būtiska ietekme uz LA un CWT, kas atradās LW, kas skaidrojama ar tiešu temperatūras ietekmi uz koksnes šūnu izplešanos (Jyske et al., 2014; Rossi et al., 2006). Nokrišņiem un SPEI augustā novērota korelācija ar LA un CWT bija attiecīgi ātraudzīgajām un lēnaudzīgajām proveniencēm piekrastes un iekšzemes klimatā. Novērotās saistības liecina, ka koksnes anatomijas fenotipiskais plastiskums un genotipu spēja ar minimālu asimilātu izmantošanu nodrošināt maksimālu koksnes konduktivitāti, ir īpaši nozīmīgi pielāgojumi pieaugošas vides mainības apstākļos (Cuny et al., 2019; Eilmann et al., 2009; Martin et al., 2010), kam ir potenciāls uzlobot meža reproduktīva materiāla ilgtspēju.

3.3.4. *Koksnes anatomijas anomālijas un salnas*

Veģetācijas perioda pagarināšanās paaugstina vēlu un agru salnu ietekmi (Meier et al., 2022; Augspurger, 2009; Gu et al., 2008). Mērenā klimata apstākļos salnas ir uzskatāmas par nozīmīgu klimatisko risku genotipu pārnesi, jo uz ziemeļiem pārnestajiem genotipiem, kas ir produktīvāki, ir ilgāka veģetācijas sezona (Hayatgheibi et al., 2020; Berlin et al., 2016; O'Neill et al., 2014; Schreiber et al., 2013). Salnu bojājumu iezīmes bija novērotas pētīto provenienču koksņē (Raksts VII). References periodā sala bojājumu ikgadējā iespējamība stādījumos Latvijā bija zema (0,025, cf. Piermattei et al., 2015; Kidd et al., 2014; Payette et al., 2010), lai arī tā bija izteikti augstāka kontinentālākā klimatā (3.5. attēls). Piekrastes LI stādījumā novērotas vien retas ar salnām saistītas koksnes anomālijas, bet kontinentālākajā KA stādījumā, to ikgadējā iespējamība pārsniedza 0,07 (kas bija pat divas reizes augstāka, īpaši iekams koki bija jaunāki par 25 gadiem). Ar salnām saistīto koksnes anomāliju iespējamība samazinājās kokiem novecojot, līdz ar vainagu saslēgšanos un kreves veidošanos, kas aizsargā kambiju (Kidd et al., 2014; Payette et al., 2010). Visas BR novērotas vēlajā LW, bet vairums no FR bija vidējā EW, izceļot agru un vēlu salnu ietekmes (Piermattei et al., 2015; Kidd et al., 2014). Jāpiezīmē, ka BR bija biežāk par FR, norādot uz augstāku uzņēmību pret agrām salnām, kas saistāms ar vēlāku salcietības attīstību pasiltināšanās ietekmē (Hayatgheibi et al., 2020; Berlin et al., 2016; Schreiber et al., 2013; Beck et al., 2004).

Provenience, kā arī proveniencē un stādījuma mijiedarbība ietekmēja BR un FR (3.5. attēls), norādot uz genotipu salnu uzņēmības ģenētisko adaptāciju un fenotipisko plastiskumu (Szeligowski et al., 2023; Ahrens et al., 2020; Schreiber et al., 2013; Augspurger, 2009). Koksnes anomāliju iespējamība bija saistīta ar produktivitāti, bet ne izcelsmes vietas klimatiskajiem apstākļiem, apliecinot jutības produktivitātes saistības (Housset et al., 2018; Matias et al., 2017; Valladares et al., 2014). Lēnaudzīgākās proveniencē (DIP un EBN), kuru izcelsme ir no kalnu apgabaliem, bija uzņēmīgākas pret salnām, bet ātraudzīgākajās proveniencēs, kuru izcelsme ir no piejūras klimata, novērotas vien dažas anomālijas. Saistības star koksnes anomālijām un temperatūras minimumiem bija neizteiktas, visticamāk mikroklimatisko apstākļu dēļ (Charrier et al., 2015). Tomēr šādas saistības bija izteiktākas lēnaudzīgākajām proveniencēm (DIP) siltāka klimata (ZV stādījums) apstākļos. Šīs saistības būtiskas bija vietējajai KAL proveniencēi tās izcelsmes apvidū, ko reprezentēja KA stādījums, kur savukārt pārnestās proveniencē bija mazāk ietekmētas. Lokālā proveniencē, kas tiek uzskatīta par adaptējušos vietējiem apstākļiem, parādīja vidēju koksnes anomāliju biežumu. Šādas saistības skaidrojamas ar veģetācijas sezonas paildzināšanos (Berlin et al., 2016, Schreiber et al., 2013), vienlaikus norādot uz izteikto ziemeļu koku populāciju uzņēmību pret klimata pārmaiņām (Isaac-Renton et al., 2018; Montwe et al., 2018), kā arī uz nepieciešamību pēc genotipu pārneses (Hayatgheibi et al., 2020; Aitken and Bemmels, 2016).

3.3.5. Augšanas jutības iedzimstamība

Plašās nozīmes iedzimstamības novērtējums, kas balstīts ierobežotā genotipu/provenienču izlasē, var būt neprecīzs (Leites et al., 2012; Loha et al., 2006; Falconer and MacKay, 1996), tomēr tas uzskatāms par pazīmju ģenētiskās kontroles izziņas sākumposmu (He et al., 2023). Pazīmju dispersijas atdalīšana, kas ir kvantitatīvās ģenētikas statistiskais pamats, ļauj kvantificēt ģenētiskās, t.s., $G \times E$ ietekmes, ļaujot novērtēt fenotipisko plastiskumu un adaptācijas spējas (Ansarifar et al., 2020; Arnold et al., 2019; Li et al., 2017). Pieaugama jutība ir atkarīga no gēnu ekspresijas un genotipa, līdz ar to pieauguma un meteoroloģisko apstākļu saistības ir kumulatīvs genotipa un vides saderības raksturlielums (Ahrens et al., 2020; Burdon and Klapste, 2019; Hayatgheibi et al., 2019). Ņemot vērā radiālajā pieaugumā novērotās lokālās adaptācijas iezīmes (Raksti **I–VII**), pieaugum un meteoroloģisko apstākļu korelācijām, kas reprezentē “normālo” pieauguma mainību, parēķināti iedzimstamības rādītāji (Raksts **VIII**). Korelācijām ar mērenu H^2 CVP pārsniedza 0,40 (3.1. tabula) norādot uz vērā ņemamu pieauguma jutīguma uzlabošanas potenciālu (Grattapaglia et al., 2018; Jansson et al., 2017; Loha et al., 2006), līdzīgi kā novērots morfometriskajam pazīmēm reģionā (Jansson et al., 2017; Baliuckas et al., 2004; Jansons and Baumanis, 2005). Jutības iedzimstamība norāda uz potenciālu mazināt pieauguma atkarību no klimata uzlabojot parastās priedes audžu ilgtspēju (Grattapaglia et al., 2018; Housset et al., 2018; Heer et al., 2018; Jansson et al., 2017).

Augstākie iedzimstamības rādītāji kopumā novērtēti galvenokārt pieauguma saistībām ar meteoroloģiskajiem mainīgiem, kas raksturo vasaras mitruma apstākļus liecinot par selekcijas potenciālu mazināt galvenos klimatiskos riskus (Harvey et al., 2020; Montwe et al., 2018; Allen et al., 2015). Novērotā ģenētiskā ietekme apliecina mitruma režīma eksistenciālo nozīmi izplatības vidusdaļā augošajām populācijām (Ferriz et al., 2023; Carvalho et al., 2017; Isaac-Renton et al., 2018; Way and Oren, 2010). Pieauguma jutībai pret ziemas temperatūru, kam bija sekundāra ietekme uz pieaugumu (Raksts **III**), konstatēta par vidējo rādītāju augstāka iedzimstamība (3.1. tabula; Raksts **VIII**), norādot uz iespēju uzlabot genotipu pārziemošanas efektivitāti (Ahrens et al., 2020; Hänninen et al., 2013; Beck et al., 2004). Mērena iedzimstamība novērtēta jutībai pret iepriekšējās vasaras beigu apstākļiem, kas nosaka pieauguma aizmetņu veidošanos (Lanner, 1976), liecinot par sēkļu gadu iniciējošo mehānismu ģenētisku kontroli (Hacket-Pain et al., 2018). Jutības pret iepriekšējā jūnija nokrišņiem, kas var tikt saistīti ar barības vielu rezervi (von Arx et al., 2017; Sala et al., 2012), norāda uz augšanas stratēģijas iedzimstamību. Attiecībā uz iepriekšējā rudens nokrišņiem, iedzimstamību ir grūti pamatot, jo koki visticamāk ir miera periodā (Hänninen et al., 2013; Beck et al., 2004); iespējams tas ir kolineāru saistību artefakts. Jāatzīst, ka ierobežotās genotipu kopas dēļ, ģenētiskās korelācijas starp pieauguma jutības pazīmēm netika aprēķinātas, tādējādi ierobežojot ģenētisko mijiedarbību apzināšanu (Hong et al., 2015).

Meteoroloģisko anomāliju, it īpaši to, kas ir saistītas ar vasaras mitruma apstākļiem, salu un salnām, pastiprināšanās un ar to sasaistītie mežsaimniecības riski (Isaac-Renton et al., 2018; Montwe et al., 2018; Allen et al., 2015), var būt mazināti mērķtiecīgas selekcijas ceļā (Raksts **VIII**). Tomēr, lai pārciestu anomālijas, var tikt izmantoti specifiski genoma apgabali (Tyrmi et al., 2020; Dering et al., 2017), tādēļ šo atbildes reakciju iedzimstamība ir jāvērtē tieši (de la Mata et al., 2022; Ahrens et al., 2020). Pieauguma relatīvās izmaiņas, ko apraksta PY (Schwarz et al., 2020; Jetschke et al., 2019), gados ar vairāku anomāliju sakritību, uzrādīja zemu iedzimstamību (Raksts **IX**). Tomēr, iedzimstamībai bija tendence paaugstināties gadu vai divus pēc PY, norādot uz pieauguma reziliences un atkopšanās, bet ne noturības ģenētisku kontroli (Schwarz et al., 2020; Jetschke et al., 2019; Lloret et al., 2011). Iedzimstamības izpausmes nebija telpiski un laikā stacionāras, kas skaidrojams ar atšķirīgajiem pieauguma izmaiņu (PY) cēloņiem. Ziemas temperatūras anomālijas bija izteiktāki ģenētisko ietekmju palaidelēji (Baniulis et al., 2020; Montwe et al., 2018; Henttonen et al., 2014), neskatoties uz palielinošos sausuma nozīmi priedes pieaugumam (Allen et al., 2015), liecinot par milstošiem sala riskiem klimatam pasiltinoties (Augspurger, 2009; Gu et al., 2008).

Lokālās iedzīstamības izpausmju iezīmes, kā arī dispersijas komponentes parādīja izteiktas pieauguma atbildes reakcijas uz meteoroloģiskajām anomālijām fenotipisko plastiskumu (G×E) liecinot par populāciju spēju adaptēties vides pārmaiņām vidējā termiņā (Chmura et al., 2021; Hayatgheibi et al., 2019; Li et al., 2017). Apskatot visu references periodu kopumā proveniencas dispersijas komponente bija zema, kas skaidrojams ar G×E, kā arī izteikto lokālo apstākļu ietekmi (Charrier et al., 2015). Relatīvo pieauguma izmaiņu dispersijas komponentes parādīja izteiktāku G×E, un līdz ar to pazīmes fenotipisko plastiskumu, norādot uz selekcijas potenciālu lokāli uzlabot augšanas toleranci (Burdon and Klapste, 2019; Grattapaglia et al., 2018; Jansson et al., 2017; Baliuckas et al., 2004).

4. SECINĀJUMI

1. Meteoroloģiskajiem apstākļiem, kas saistīti ar ziemas temperatūras un vasaras nokrišņu režīmu, ir kompleksa ietekme uz Baltijas jūras reģiona austrumu daļas parastās priedes vietējo populāciju pieaugumu audzēs ar labi drenētām minerālaugsnēm.
2. Reģionālā mērogā pieauguma saistības ar meteoroloģiskajiem apstākļiem ir nelineāras norādot uz neproporcionālu sagaidāmo klimata pārmaiņu ietekmi uz parastās priedes augšanu. Novērtētās pieauguma atbildes reakcijas un barības vielu rezervju apjoms liecina par lokālo populāciju potenciālu vidējā termiņā pielāgoties vides izmaiņām.
3. Baltijas jūras reģiona austrumu daļas parastās priedes pieauguma jutība pret meteoroloģiskajiem apstākļiem ir pakļauta lokālai ģenētiskai adaptācijai. Populācijas parāda atšķirīgu jutību pret galvenajiem pieaugumu ietekmējošajiem meteoroloģiskajiem apstākļiem un to ekstrēmiem. Tikai vairāku meteoroloģisku anomāliju sinerģija izraisa straujas pieauguma izmaiņas apliecinot sugas toleranci.
4. Genotipu ātraudzība ietekmēja pieauguma jutību norādot uz Baltijas jūras reģiona austrumu daļas parastās priedes populāciju jutības un produktivitātes saistībām. Ātraudzīgākajām proveniencēm novērota augstāka jutība pret ikgadējo laikapstākļu mainību, kā arī to ekstrēmiem, norādot uz pieauguma plastiskuma nozīmi genotipu ilgtspējai.
5. Pieauguma un meteoroloģisko apstākļu, kā arī jutības un produktivitātes mijiedarbības ir saistāmas ar koksnes veidošanās specifiku. Ātraudzīgākās proveniencēs ir plastiskākas koksnes anatomijas un, līdz ar to, arī koksnes funkcionalitātes ziņā, kas nodrošina operatīvu augšanas regulāciju atbilstoši mitruma apstākļiem. Šādas īpašības nodrošina ātru atjaunošanos pēc nelabvēlīgiem traucējumiem.
6. Uz ziemeļiem pārnesto genotipu uzņēmība pret salnu bojājumiem ir atkarīga no pieauguma plastiskuma. Lai arī ātraudzīgāko proveniencu izcelsme ir no maigākā klimata, tās bija mazāk pakļautas salnu bojājumiem salīdzinot ar genotipiem ar konservatīvāku augšanas stratēģiju. Vietējie genotipi, klimatam kļūstot siltākam, parādīja paaugstinātas jutības pret salnām iezīmes.
7. Pieauguma jutībai pret nozīmīgāko meteoroloģisko apstākļu ikgadējo mainību novērtēta mērena ģenētiska kontrole, kas visizteiktāk izpaužas saistībā ar vasaras mitrumu noteicošajiem apstākļiem. Uzņēmībai pret meteoroloģisko apstākļu ekstrēmiem novērtēta vāja ģenētiskā kontrole, bet ģenētiskās ietekmes izpaudās nākamajos gados parādot saistību ar augšanas atjaunošanos un rezilienci. Attiecīgi kokaugu selekcijai ir potenciāls uzlabot pieauguma plastiskumu un meteoroloģisko toleranci tādējādi sekmējot meža reproduktīvā materiāla ilgtspēju.

5. REKOMENDĀCIJAS

1. Pieauguma plastiskuma un jutība pret vasaras mitruma apstākļiem ir selekcijas indeksā perspektīvi iekļaujamas pazīmes, kas var sekmēt reproduktīvā materiāla ilgtspēju pieaugošas vides mainības apstākļos.
2. Ņemot vērā pieauguma plastiskumu un rezilienci, produktīvākie uz ziemeļiem pārnestie genotipi (atbilstoši vairāku stādījumu konsolidētajam vērtējumam) būtu iekļaujami selekcijas populācijā (uzrāda augstu potenciālu) tādejādi sekmējot tās ilgtspēju.
3. Jutības produktivitātes saistību izpēti vēlams paplašināt, iekļaujot plašāku pārnesto genotipu kopu, tādejādi nodrošinot optimālās pārneses attāluma novērtējumu selekcijas populācijas papildināšanai.
4. Reģiona un lokālo populāciju ģenētiskās daudzveidības adaptīvās selekcijas potenciāla novērtējumam, pieauguma jutības un plastiskuma rekombinācijas īpašību raksturošanai vēlams pēcnācēju pārbaudījumu stādījumu analīze, tādejādi raksturojot vietējo populāciju adaptēšanas spēju robežas.

PATEICĪBAS

Autors pateicas tehniskajam personālam, kas palīdzēja ievākt materiālu un iegūt pētījuma datu kopas. Pateicība tiek izteikta arī līdzautoriem un zinātniskajai komandai par ieteikumiem un konstruktīvo kritiku. Autors izsaka atzinību darba vadītājam par konstruktīvajām idejām, un kritiku, kā arī veltīto laiku un mentālajiem resursiem pētījuma realizācijas gaitā. Autors ir pateicīgs saviem vecākiem par radību un audzināšanu, kā arī sievai par spējām viņu paciest radošā procesa laikā, kā arī ikdienā. Visbeidzot, mecenāta atbalsts bija noderīgs un iedrošinošs.

REFERENCES

- Ahrens C.W. et al., 2020. Plant functional traits differ in adaptability and are predicted to be differentially affected by climate change. *Ecol. Evol.* 10, 232–248. <https://doi.org/10.1002/ece3.5890>.
- Aitken, S.N., Bemmels, J.B., 2016. Time to get moving: assisted gene flow of forest trees. *Evol. Appl.* 9, 271–290. <https://doi.org/10.1111/eva.12293>.
- Alakärppä, E., Salo, H.M., Valledor, L., Canal, M. J., Häggman, H., Vuosku, J., 2018. Natural variation of DNA methylation and gene expression may determine local adaptations of Scots pine populations. *J. Exp. Bot.* 69: 5293–5305. <https://doi.org/10.1093/jxb/ery292>.
- Allen, C.D., Breshears, D.D., McDowell, N.G., 2015. On underestimation of global vulnerability to tree mortality and forest die-off from hotter drought in the Anthropocene. *Ecosphere* 6(8), 1–55. <https://doi.org/10.1890/ES15-00203.1>.
- Anderegg, W.R. et al., 2015. Tree mortality predicted from drought-induced vascular damage. *Nat. Geosci.* 8, 367–371. <https://doi.org/10.1038/ngeo2400>.
- Anfodillo, T., Petit, G., Crivellaro, A., 2013. Axial conduit widening in woody species: a still neglected anatomical pattern. *IAWA J.* 34, 352–364. <https://doi.org/10.1163/22941932-00000030>.
- Ansarifar, J., Akhavizadegan, F., Wang, L., 2020. Performance prediction of crosses in plant breeding through genotype by environment interactions. *Sci. Rep.* 10, N11533. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-68343-1>.
- Arnold, P.A., Kruuk, L.E., Nicotra, A.B., 2019. How to analyse plant phenotypic plasticity in response to a changing climate. *New Phytol.* 222, 1235–1241. <https://doi.org/10.1111/nph.15656>.
- Augsburger, C.K., 2009. Spring 2007 warmth and frost: phenology, damage and refoliation in a temperate deciduous forest. *Funct. Ecol.* 23, 1031–1039. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2009.01587.x>.
- Babst, F. et al., 2018. When tree rings go global: Challenges and opportunities for retro- and prospective insight. *Quatern. Sci. Rev.* 197, 1–20. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2018.07.009>.
- Baliuckas, V., Pliūra, A., Eriksson, G., 2004. Forest tree breeding strategies in Nordic and Baltic countries and the possible implications on Lithuanian tree breeding strategy. *Balt. Forestry* 10(1), 95–103.
- Baniulis, D., Sirgėdienė, M., Haimi, P., Tamošiūnė, I., Danusevičius, D., 2020. Constitutive and cold acclimation-regulated protein expression profiles of scots pine seedlings reveal potential for adaptive capacity of geographically distant populations. *Forests* 11(1), N89. <https://doi.org/10.3390/f11010089>.
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., Walker, S., 2015. Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *J. Stat. Softw.* 67, 1–48. <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>.
- Beck, E.H., Heim, R., Hansen, J., 2004. Plant resistance to cold stress: mechanisms and environmental signals triggering frost hardening and dehardening. *J. Biosci.* 29, 449–459. <https://doi.org/10.1007/BF02712118>.
- Beery, W.H., Ifju, G., McLain, T.E., 1983. Quantitative wood anatomy—relating anatomy to transverse tensile strength. *Wood Fiber Sci.* 15, 395–407.
- Berlin, M. et al., 2016. Scots pine transfer effect models for growth and survival in Sweden and Finland. *Silva Fenn.* 50, N1562. <https://doi.org/10.14214/sf.1562>.
- Bolte, A. et al., 2009. Adaptive forest management in central Europe: climate change impacts, strategies and integrative concept. *Scand. J. Forest Res.* 24, 473–482. <https://doi.org/10.1080/02827580903418224>.
- Breed, M.F. et al., 2018. Priority actions to improve provenance decision-making. *BioScience* 68, 510–516. <https://doi.org/10.1007/s10592-012-0425-z>.

- Bunn, A.G., 2008. A dendrochronology program library in R (dplR). *Dendrochronologia* 26, 115–124. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2008.01.002>.
- Bunn, A.G., Jansma, E., Korpela, M., Westfall, R. D., Baldwin, J., 2013. Using simulations and data to evaluate mean sensitivity (ζ) as a useful statistic in dendrochronology. *Dendrochronologia* 31(3), 250–254. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2013.01.004>.
- Buras, A., Menzel, A., 2019. Projecting tree species composition changes of European forests for 2061–2090 under RCP 4.5 and RCP 8.5 scenarios. *Front. Plant Sci.* 9, N1986. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01986>.
- Burdon, R.D., Klapste, J., 2019. Alternative selection methods and explicit or implied economic-worth functions for different traits in tree breeding. *Tree Genet. Genom.* 15, N79. <https://doi.org/10.1007/s11295-019-1384-z>.
- Carlquist, S.J., 2001. Comparative wood anatomy: Systematic, ecological and evolutionary aspects of dicotyledon wood. Springer, Berlin. 436 pp.
- Carrer, M., Nola, P., Motta, R., Urbinati, C., 2010. Contrasting tree-ring growth to climate responses of *Abies alba* toward the southern limit of its distribution area. *Oikos* 119, 1515–1525. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18293.x>
- Carvalho, A. et al., 2017. Differential physiological and genetic responses of five European Scots pine provenances to induced water stress. *J. Plant Physiol.* 215, 100–109. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2017.05.027>.
- Cavin, L., Jump, A.S., 2017. Highest drought sensitivity and lowest resistance to growth suppression are found in the range core of the tree *Fagus sylvatica* L. not the equatorial range edge. *Glob. Change Biol.* 23, 362–379. <https://doi.org/10.1111/gcb.13366>.
- Charrier, G., Ngao, J., Saudreau, M., Ameglio, T., 2015. Effects of environmental factors and management practices on microclimate, winter physiology, and frost resistance in trees. *Front. Plant Sci.* 6, N259. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00259>.
- Chauvin, T., Cochard, H., Segura, V., Rozenberg, P., 2019. Native-source climate determines the Douglas-fir potential of adaptation to drought. *Forest Ecol. Manag.* 444, 9–20. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.03.054>.
- Chmura, D. J., Barzdajn, W., Kowalkowski, W., Guzicka, M., Rożkowski, R., 2021. Analysis of genotype-by-environment interaction in a multisite progeny test with Scots pine for supporting selection decisions. *Eur. J. Forest Res.* 140, 1457–1467. <https://doi.org/10.1007/s10342-021-01417-5>.
- Choat, B. et al., 2012. Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature* 491, 752–755. <https://doi.org/10.1038/nature11688>.
- Cook, E.R., 1987. The decomposition of tree-ring series for environmental studies. *Tree-Ring Bull.* 47, 37–59.
- Corcuera, L., Cochard, H., Gil-Pelegrin, E., Notivol, E., 2011. Phenotypic plasticity in mesic populations of *Pinus pinaster* improves resistance to xylem embolism (P 50) under severe drought. *Trees Struct. Funct.* 25, 1033–1042. <https://doi.org/10.1007/s00468-011-0578-2>.
- Cuny, H.E., Fonti, P., Rathgeber, C.B., von Arx, G., Peters, R.L., Frank, D.C., 2019. Couplings in cell differentiation kinetics mitigate air temperature influence on conifer wood anatomy. *Plant Cell Environ.* 4, 1222–1232. <https://doi.org/10.1111/pce.13464>.
- de la Mata, R. et al., 2022. Drivers of population differentiation in phenotypic plasticity in a temperate conifer: A 27-year study. *Evol. Appl.* 15, 1945–1962. <https://doi.org/10.1111/eva.13492>.
- de Micco, V. et al., 2019. From xylogenesis to tree rings: wood traits to investigate tree response to environmental changes. *IAWA J.* 40, 155–182. <https://doi.org/10.1163/22941932-40190246>.
- de Villemereuil, P., Gaggiotti, O.E., Mouterde, M., Till-Bottraud, I., 2016. Common garden experiments in the genomic era: new perspectives and opportunities. *Heredity* 116, 249–254. <https://doi.org/10.1038/hdy.2015.93>.

- Dering, M. et al., 2017. Tertiary remnants and Holocene colonizers: Genetic structure and phylogeography of Scots pine reveal higher genetic diversity in young boreal than in relict Mediterranean populations and a dual colonization of Fennoscandia. *Divers. Distrib.* 23, 540–555. <https://doi.org/10.1111/ddi.12546>
- Eckert, A.J. et al., 2015. Local adaptation at fine spatial scales: an example from sugar pine (*Pinus lambertiana*, Pinaceae). *Tree Genet. Genom.* 11, 42–58. <https://doi.org/10.1007/s11295-015-0863-0>.
- Eilmann, B, Zweifel, R, Buchmann, N, Fonti, P, Rigling, A., 2009. Drought-induced adaptation of the xylem in Scots pine and pubescent oak. *Tree Physiol.* 29, 1011–1020. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpp035>.
- Elferts, D., 2007. Scots pine pointer-years in northwestern Latvia and their relationship with climatic factors. *Acta Univ. Latv.* 723, 163–170.
- Falconer, D.S., Mackay, T.F.C., 1996. *Introduction to Quantitative Genetics*, 4th ed.; Longmans Green: Harlow, UK. 635 pp.
- Ferriz, M. et al., 2023. Functional phenotypic plasticity mediated by water stress and [CO₂] explains differences in drought tolerance of two phylogenetically close conifers. *Tree Physiol.* 43(6), 909–924. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpad021>.
- Fonti, P. et al., 2010. Studying global change through investigation of the plastic responses of xylem anatomy in tree rings. *New Phytol.* 185(1), 42–53. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.03030.x>.
- Fonti, P. et al., 2015. Variability of ray anatomy of *Larix gmelinii* along a forest productivity gradient in Siberia. *Trees Struct. Funct.* 29, 1165–1175. <https://doi.org/10.1007/s00468-015-1197-0>.
- Friedrichs, D.A., Büntgen, U., Frank, D.C., Esper, J., Neuwirth, B., Löffler, J., 2009. Complex climate controls on 20th century oak growth in Central-West Germany. *Tree Physiol.* 29, 39–51. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpn003>.
- Fries, A., 2012. Genetic parameters, genetic gain and correlated responses in growth, fibre dimensions and wood density in a Scots pine breeding population. *Ann. Forest Sci.* 69(7), 783–794. <https://doi.org/10.1007/s13595-012-0202-7>.
- Gärtner, H. et al., 2015. A technical perspective in modern tree-ring research - how to overcome dendroecological and wood anatomical challenges. *J. Vis. Exp.* 97, e52337. <https://doi.org/10.3791/52337>.
- Gärtner, H., Lucchinetti, S., Schweingruber, F.H., 2014. New perspectives for wood anatomical analysis in dendrosciences: the GSL1-microtome. *Dendrochronologia* 32(1), 47–51. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2013.07.002>.
- Gärtner, H., Nievergelt, D., 2010. The core-microtome: a new tool for surface preparation on cores and time series analysis of varying cell parameters. *Dendrochronologia* 28, 85–92. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2009.09.002>.
- Gärtner, H., Schweingruber, F.H., 2013. *Microscopic preparation techniques for plant stem analysis*. Remagen-Oberwinter, Verlag Dr. Kessel. pp. 78.
- Gennaretti, F., Carrer, M., García-González, I., Rossi, S., von Arx, G., 2022. Quantitative wood anatomy to explore tree responses to global change. *Front. Plant Sci.* 13, N998895. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.998895>.
- Glasner, E., Weiss, B., 1993. Sensitive dependence on initial conditions. *Nonlinearity* 6, 1067–1075. <https://doi.org/10.1088/0951-7715/6/6/014>.
- Goldsmith, G.R., Allen, S.T., Braun, S., Siegwolf, R.T., Kirchner, J.W., 2022. Climatic influences on summer use of winter precipitation by trees. *Geophys. Res. Lett.* 49(10), Ne2022GL098323. <https://doi.org/10.1029/2022GL098323>.
- Grattapaglia, D. et al., 2018. Quantitative genetics and genomics converge to accelerate forest tree breeding. *Front. Plant Sci.* 9, N1693. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01693>.
- Gu, L. et al., 2008. The 2007 eastern US spring freeze: increased cold damage in a warming world? *BioScience* 58, 253–262. <https://doi.org/10.1641/B580311>.

- Hackett-Pain, A.J. et al., 2018. Climatically controlled reproduction drives interannual growth variability in a temperate tree species. *Ecol. Lett.* 21, 1833–1844. <https://doi.org/10.1111/ele.13158>.
- Hanewinkel, M., Cullmann, D.A., Schelhaas, M.J., Nabuurs, G.J., 2012. Climate change may cause severe loss in the economic value of European forest land. *Nature Clim. Change* 3, 203–207. <https://doi.org/10.1038/nclimate1687>.
- Hänninen, H. et al., 2013. Frost hardening of Scots pine seedlings in relation to the climatic year-to-year variation in air temperature. *Agr. Forest Meteorol.* 177, 1–9. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2013.04.004>.
- Hardy J.P. et al., 2001. Snow depth manipulation and its influence on soil frost and water dynamics in a northern hardwood forest. *Biogeochemistry* 56, 151–174. <https://doi.org/10.1023/A:1013036803050>.
- Harris, I., Osborn, T.J., Jones, P., Lister, D., 2020. Version 4 of the CRU TS monthly high-resolution gridded multivariate climate dataset. *Sci. Data* 7, 1–18. <https://doi.org/10.1038/s41597-020-0453-3>.
- Harvey, J. et al., 2020. Tree growth influenced by warming winter climate and summer moisture availability in northern temperate forests. *Glob. Change Biol.* 26, 2505–2518. <https://doi.org/10.1111/gcb.14966>.
- Hayatgheibi, H. et al., 2019. Estimation of genetic parameters, provenance performances, and genotype by environment interactions for growth and stiffness in lodgepole pine (*Pinus contorta*). *Scand. J. Forest Res.* 34, 1–11. <https://doi.org/10.1080/02827581.2018.1542025>.
- Hayatgheibi, H. et al., 2020. Application of transfer effect models for predicting growth and survival of genetically selected Scots pine seed sources in Sweden. *Forests* 11(12), 1337. <https://doi.org/10.3390/f11121337>.
- He, Z.H. et al., 2023. Prediction of genetic gains from selection in tree breeding. *Forests* 14(3), N520. <https://doi.org/10.3390/f14030520>.
- Heer, K. et al., 2018. Linking dendroecology and association genetics in natural populations: Stress responses archived in tree rings associate with SNP genotypes in silver fir (*Abies alba* Mill.). *Mol. Ecol.* 27, 1428–1438. <https://doi.org/10.1111/mec.14538>.
- Henttonen, H.M. et al., 2014. Response of radial increment variation of Scots pine to temperature, precipitation and soil water content along a latitudinal gradient across Finland and Estonia. *Agr. Forest Meteorol.* 198, 294–308. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2014.09.004>.
- Hofgaard, A. et al., 2019. Non-stationary response of tree growth to climate trends along the Arctic margin. *Ecosystems* 22, 434–451. <https://doi.org/10.1007/s10021-018-0279-4>.
- Hong, Z., Fries, A., Wu, H.X., 2015. Age trend of heritability, genetic correlation, and efficiency of early selection for wood quality traits in Scots pine. *Can. J. Forest Res.* 45(7), 817–825. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2014-0465>.
- Housset, J.M. et al., 2018. Tree rings provide a new class of phenotypes for genetic associations that foster insights into adaptation of conifers to climate change. *New Phytol.* 218, 630–645. <https://doi.org/10.1111/nph.14968>.
- Isaac-Renton, M. et al., 2018. Northern forest tree populations are physiologically maladapted to drought. *Nature Comm.* 9, N5254. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-07701-0>.
- Jansons, Ā., Baumanis, I., 2005. Growth dynamics of Scots pine geographical provenances in Latvia. *Balt. Forestry*, 11, 29–37.
- Jansons, Ā., Matisons, R., Šēnhofa, S., Katrevičs, J., Jansons, J., 2016. High-frequency variation of tree-ring width of some native and alien tree species in Latvia during the period 1965–2009. *Dendrochronologia* 40, 151–158. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2016.10.003>.

- Jansson, G., Hansen, J. K., Haapanen, M., Kvaalen, H., Steffenrem, A., 2017. The genetic and economic gains from forest tree breeding programmes in Scandinavia and Finland. *Scand. J. Forest Res.* 32, 273–286. <https://doi.org/10.1080/02827581.2016.1242770>.
- Jetschke, G., van der Maaten, E., van der Maaten-Theunissen, M., 2019. Towards the extremes: A critical analysis of pointer year detection methods. *Dendrochronologia* 53, 55–62. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2018.11.004>.
- Jyske, T., Mäkinen, H., Kalliokoski, T., Nöjd, P., 2014. Intra-annual tracheid production of Norway spruce and Scots pine across a latitudinal gradient in Finland. *Agr. Forest Meteorol.* 194, 241–254. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2014.04.015>.
- Kidd, K.R., Copenheaver, C.A., Zink-Sharp, A., 2014. Frequency and factors of earlywood frost ring formation in jack pine (*Pinus banksiana*) across northern Lower Michigan. *Ecoscience* 21, 157–167. <https://doi.org/10.2980/21-2-3708>.
- Kohlstock, N., Schneck, H., 1992. Scots pine breeding (*Pinus sylvestris* L.) at Waldsieversdorf and its impact on pine management in the north eastern German lowland. *Silvae Genet.* 41, 174–180.
- Konig, A.O., 2005. Provenance research: evaluating the spatial pattern of genetic variation, in: Geburek, T., Turok J. (Eds.), *Conservation and Management of Forest Genetic Resources in Europe*, Arbora Publishers, Zvolen, pp. 275–333.
- Konter, O., Büntgen, U., Carrer, M., Timonen, M., Esper, J., 2016. Climate signal age effects in boreal tree-rings: Lessons to be learned for paleoclimatic reconstructions. *Quaternary Sci. Rev.* 142, 164–172. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2016.04.020>.
- Kottek, M., Grieser, J., Beck, C., Rudolf, B., Rubel, F., 2006. World map of the Köppen-Geiger climate classification updated. *Meteorol. Zeitschrift* 15, 259–263. <https://doi.org/10.1127/0941-2948/2006/0130>.
- Lanner, R.M., 1976. Patterns of shoot development in *Pinus* and their relationship to growth potential. In: Cannell, M.G.R., Last, F.T. (eds.). *Tree Physiology and Yield Improvement*. Academic Press, London, UK. p. 223–243.
- Lebourgeois, F., Eberle, P., Merian, P., Seynave, I., 2014. Social status-mediated tree-ring responses to climate of *Abies alba* and *Fagus sylvatica* shift in importance with increasing stand basal area. *Forest Ecol. Manage.* 328, 209–218. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.05.038>.
- Lee, K.H., Singh, A.P., Kim, Y.S., 2007. Cellular characteristics of a traumatic frost ring in the secondary xylem of *Pinus radiata*. *Trees Struct. Funct.* 21, 403–410. <https://doi.org/10.1007/s00468-007-0131-5>.
- Leites, L., Benito Garzón, M. 2023. Forest tree species adaptation to climate across biomes: Building on the legacy of ecological genetics to anticipate responses to climate change. *Glob. Change Biol.* 29(17), 4711–4730. <https://doi.org/10.1111/gcb.16711>.
- Leites, L.P. et al., 2012. Possibilities and limitations of using historic provenance tests to infer forest species growth responses to climate change. *Nat. Resource Model.* 25, 409–433. <https://doi.org/10.1111/j.1939-7445.2012.00129.x>.
- Lenz, P., Cloutier, A., MacKay, J., Beaulieu, J., 2010. Genetic control of wood properties in *Picea glauca*—an analysis of trends with cambial age. *Can. J. Forest Res.* 40(4), 703–715. <https://doi.org/10.1139/X10-014>.
- Lenz, P.R. et al., 2020. Multi-trait genomic selection for weevil resistance, growth, and wood quality in Norway spruce. *Evol. Appl.* 13(1), 76–94. <https://doi.org/10.1111/eva.12823>.
- Li, X. et al., 2018. Tree hydraulic traits are coordinated and strongly linked to climate-of-origin across a rainfall gradient. *Plant Cell Environ.* 41, 646–660. <https://doi.org/10.1111/pce.13129>.
- Li, Y., Suontama, M., Burdon, R.D., Dungey, H.S., 2017. Genotype by environment interactions in forest tree breeding: review of methodology and perspectives on research and application. *Tree Genet. Genom.* 13, 1–18. <https://doi.org/10.1007/s11295-017-1144-x>.

- Lindner, M. et al., 2014. Climate change and European forests: what do we know, what are the uncertainties, and what are the implications for forest management? *J. Environ. Manag.* 146, 69–83. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2014.07.030>.
- Lloret, F., Keeling, E. G., Sala, A., 2011. Components of tree resilience: effects of successive low-growth episodes in old ponderosa pine forests. *Oikos* 120, 1909–20. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.19372.x>.
- Lloyd, A.H., Duffy, P.A., Mann, D.H., 2013. Nonlinear responses of white spruce growth to climate variability in interior Alaska. *Can. J. Forest Res.* 43, 331–343. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2012-0372>.
- Loha, A., Tigabu, M., Teketay, D., Lundkvist, K., Fries, A. 2006. Provenance variation in seed morphometric traits, germination, and seedling growth of *Cordia africana* Lam. *New Forests* 32, 71–86. <https://doi.org/10.1007/s11056-005-3872-2>.
- MacLachlan, I. R., Wang, T., Hamann, A., Smets, P., Aitken, S.N., 2017. Selective breeding of lodgepole pine increases growth and maintains climatic adaptation. *Forest Ecol. Manag.* 391, 404–416. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.02.008>.
- Martin, J.A., Esteban, L.G., de Palacios, P., Fernandez, F.G., 2010. Variation in wood anatomical traits of *Pinus sylvestris* L. between Spanish regions of provenance. *Trees Struct. Funct.* 24, 1017–1028. <https://doi.org/10.1007/s00468-010-0471-4>.
- Martinez-Vilalta, J., Sala, A., Pinol, J., 2004. The hydraulic architecture of Pinaceae—a review. *Plant Ecol.* 171, 3–13. <https://doi.org/10.1023/B:VEGE.0000029378.87169.b1>.
- Matias, L., Linares, J.C., Sanchez-Miranda, A., Jump, A.S., 2017. Contrasting growth forecasts across the geographical range of Scots pine due to altitudinal and latitudinal differences in climatic sensitivity. *Glob. Change Biol.* 23, 4106–4116. <https://doi.org/10.1111/gcb.13627>.
- Mayr, S., Gruber, A., Bauer, H., 2003. Repeated freeze–thaw cycles induce embolism in drought stressed conifers (Norway spruce, stone pine). *Planta* 217, 436–441. <https://doi.org/10.1007/s00425-003-0997-4>.
- McCullough, I.M., Davis, F.W., Williams, A.P., 2017. A range of possibilities: Assessing geographic variation in climate sensitivity of ponderosa pine using tree rings. *Forest Ecol. Manag.* 402, 223–233. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.07.025>.
- Meier, H. et al., 2022: Climate change in the Baltic Sea region: A summary. *Earth Syst. Dynam.* 13, 457–593. <https://doi.org/10.5194/esd-13-457-2022>.
- Mencuccini, M., Grace, J., Fioravanti, M. 1997. Biomechanical and hydraulic determinants of tree structure in Scots pine: anatomical characteristics. *Tree Physiol.* 17, 105–113. <https://doi.org/10.1093/treephys/17.2.105>.
- Montwe, D., Isaac-Renton, M., Hamann, A., Spiecker, H., 2018. Cold adaptation recorded in tree rings highlights risks associated with climate change and assisted migration. *Nature Comm.* 9, N1574. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-04039-5>.
- Moran, E., Lauder, J., Musser, C., Stathos, A., Shu, M., 2017. The genetics of drought tolerance in conifers. *New Phytol.* 216, 1034–1048. <https://doi.org/10.1111/nph.14774>.
- Nabais, C. et al., 2018. The effect of climate on wood density: What provenance trials tell us? *Forest Ecol. Manag.* 408, 148–156. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.10.040>.
- Nabuurs, G.J. et al., 2018. Climate-Smart Forestry: Mitigation Impacts in Three European Regions. https://www.efi.int/sites/default/files/files/publication-bank/2018/efi_fstp_6_2018.pdf.
- O’Neill, G. A., Stoehr, M., Jaquish, B., 2014. Quantifying safe seed transfer distance and impacts of tree breeding on adaptation. *Forest Ecol. Manag.* 328, 122–130. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.05.039>.
- Ögren, E., 1997. Relationship between temperature, respiratory loss of sugar and premature dehardening in dormant Scots pine seedlings. *Tree Physiol.* 17, 47–51. <https://doi.org/10.1093/treephys/17.1.47>.

- Ohse, B., Jansen, F., Wilmking, M., 2012. Do limiting factors at Alaskan treelines shift with climatic regimes? *Environ. Res. Lett.* 7, N015505. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/7/1/015505>.
- Olano, J.M. et al., 2013. New star on the stage: amount of ray parenchyma in tree rings shows a link to climate. *New Phytol.* 198, 486–495. <https://doi.org/10.1111/nph.12113>.
- Payette, S., Delwaide, A., Simard, M., 2010. Frost-ring chronologies as dendroclimatic proxies of boreal environments. *Geophys. Res. Lett.* 37, L02711. <https://doi.org/10.1029/2009GL041849>.
- Piermattei, A., Crivellaro, A., Carrer, M., Urbinati, C., 2015. The “blue ring”: anatomy and formation hypothesis of a new tree-ring anomaly in conifers. *Trees Struct. Funct.* 29, 613–620. <https://doi.org/10.1007/s00468-014-1107-x>.
- Pittermann, J., Sperry, J., 2003. Tracheid diameter is the key trait determining the extent of freezing-induced embolism in conifers. *Tree Physiol.* 23, 907–914. <https://doi.org/10.1093/treephys/23.13.907>.
- Popkova, M.I. et al., 2018. Modeled tracheidograms disclose drought influence on *Pinus sylvestris* tree-rings structure from Siberian forest-steppe. *Front. Plant Sci.* 9, N1144. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01144>.
- Prendin, A.L., Mayr, S., Beikircher, B., von Arx, G., Petit, G., 2018. Xylem anatomical adjustments prioritize hydraulic efficiency over safety as Norway spruce trees grow taller. *Tree Physiol.* 38, 1088–1097. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpy065>.
- Reid, D.E., Lieffers, V.J., Silins, U., 2004. Growth and crown efficiency of height repressed lodgepole pine; are suppressed trees more efficient? *Trees Struct. Funct.* 8, 390–398. <https://doi.org/10.1007/s00468-003-0317-4>.
- Restaino, C.M., Peterson, D.L., Littell, J., 2016. Increased water deficit decreases Douglas fir growth throughout western US forests. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 113, 9557–9562. <https://doi.org/10.1073/pnas.1602384113>.
- Reyer, C. et al., 2014. Projections of regional changes in forest net primary productivity for different tree species in Europe driven by climate change and carbon dioxide. *Ann. Forest Sci.* 71, 211–225. <https://doi.org/10.1007/s13595-013-0306-8>.
- Reyer, C. et al., 2017. Are forest disturbances amplifying or canceling out climate change-induced productivity changes in European forests? *Environ. Res. Lett.* 12(3), 034027. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/aa5ef1>.
- Richardson, A.D. et al., 2013. Seasonal dynamics and age of stemwood nonstructural carbohydrates in temperate forest trees. *New Phytol.* 197, 850–861. <https://doi.org/10.1111/nph.12042>.
- Rossi, S. et al., 2006. Conifers in cold environments synchronize maximum growth rate of tree-ring formation with day length. *New Phytol.* 170, 301–310. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01660.x>.
- Routa, J. et al., 2019. Effects of intensified silviculture on timber production and its economic profitability in boreal Norway spruce and Scots pine stands under changing climatic conditions. *Forestry* 92(5), 648–658. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpz043>.
- Sala, A., Woodruff, D.R., Meinzer, F.C., 2012. Carbon dynamics in trees: feast or famine? *Tree Physiol.* 32, 764–775. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpz143>.
- Sass-Klaassen, U. et al., 2016. A tree-centred approach to assess impacts of extreme climatic events on forests. *Front. Plant Sci.* 7, N1069. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01069>.
- Schreiber, S.G. et al., 2013. Frost hardiness vs. growth performance in trembling aspen: an experimental test of assisted migration. *J. Appl. Ecol.* 50, 939–949. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12102>.
- Schwarz, J. et al., 2020. Quantifying growth responses of trees to drought—A critique of commonly used resilience indices and recommendations for future studies. *Curr. Forestry Rep.* 6, 185–200. <https://doi.org/10.1007/s40725-020-00119-2>.

- Seo, J.W., Eckstein, D., Buras, A., Fromm, J., Wilmking, M., Olbrich, A., 2020. Changes in wood anatomical traits in Scots pine under different climate-change scenarios. *IAWA J.* 41(2), 202–218. <https://doi.org/10.1163/22941932-00002111>.
- Speer, J.H. 2010. Fundamentals of tree-ring research. The University of Arizona Press, Tucson, 333 pp.
- Sperry, J.S., Tyree, M.T., 1990. Water-stress-induced xylem embolism in three species of conifers. *Plant Cell Environ.* 13, 427–436. <https://doi.org/10.11117/j.1365-3040.1990.tb01319.x>.
- Stoffel, M., Bollschweiler, M., Butler, D.R., Luckman, B.H. (Eds.), 2010. Tree rings and natural hazards: a state-of-art. Springer Science and Business Media.
- Strand, M., Löfvenius, M. O., Bergsten, U., Lundmark, T., Rosvall, O., 2006. Height growth of planted conifer seedlings in relation to solar radiation and position in Scots pine shelterwood. *Forest Ecol. Manag.* 224, 258–265. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.12.038>.
- Szeligowski, H., Buraczyk, W., Konecka, A., Studnicki, M., Drozdowski, S., 2023. A multi-trait assessment of selected provenances of Scots pine following 50 years of growth on a provenance experiment in Central Poland, in the light of climate change. *Eur. J. Forest Res.* 142, 509–520. <https://doi.org/10.1007/s10342-023-01538-z>.
- Taeger, S., Zang C., Liesebach M., Schneck V., Menzel A., 2013. Impact of climate and drought events on the growth of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) provenances. *Forest Ecol. Manag.* 307, 30–42. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.06.053>.
- Tei, S. et al., 2017. Tree-ring analysis and modeling approaches yield contrary response of circumboreal forest productivity to climate change. *Glob. Change Biol.* 23, 5179–5188. <https://doi.org/10.1111/gcb.13780>.
- Tierney, G.L. et al., 2001. Soil freezing alters fine root dynamics in a northern hardwood forest. *Biogeochemistry* 56, 175–190. <https://doi.org/10.1023/A:1013072519889>.
- Tyree, M.T., Zimmermann, M.H., 2002. Xylem structure and ascent of sap. Springer, Berlin, 284 pp.
- Tyrmi, J.S. et al., 2020. Genomics of clinal local adaptation in *Pinus sylvestris* under continuous environmental and spatial genetic setting. *G3: Genes, Genom. Genet.* 10(8), 2683–2696. <https://doi.org/10.1534/g3.120.401285>.
- Valladares, F. et al., 2014. The effects of phenotypic plasticity and local adaptation on forecasts of species range shifts under climate change. *Ecol. Lett.* 17, 1351–1364. <https://doi.org/10.1111/ele.12348>.
- van der Maaten-Theunissen, M. et al., 2021. pointRes 2.0: New functions to describe tree resilience. *Dendrochronologia* 70, N125899. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2021.125899>.
- Vazquez-Gonzalez, C., Sampedro, L., Rozas, V., Zas, R., 2020. Climate drives intraspecific differentiation in the expression of growth-defence trade-offs in a long-lived pine species. *Sci. Rep.* 10, N10584. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-67158-4>.
- Vicente-Serrano, S.M., Begueria, S., Lopez-Moreno, J.I., 2010. A multiscale drought index sensitive to global warming: the standardized precipitation evapotranspiration index – SPEI. *J. Clim.* 23, 1696–1718. <https://doi.org/10.1175/2009JCLI2909.1>.
- von Arx, G. et al., 2017. Responses of sapwood ray parenchyma and non-structural carbohydrates of *Pinus sylvestris* to drought and long-term irrigation. *Funct. Ecol.* 31, 1371–1382. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12860>.
- von Arx, G., Crivellaro, A., Prendin, A.L., Čufar, K., Carrer, M., 2016. Quantitative wood anatomy—practical guidelines. *Front Plant Sci.* 7, N781. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00781>.
- Vuosku, J., Martz, F., Hallikainen, V., Rautio, P., 2022. Changing winter climate and snow conditions induce various transcriptional stress responses in Scots pine seedlings. *Front. Plant Sci.* 13, N1050903. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1050903>.

- Wang, C., Sun, Y., Chen, H.Y., Yang, J., Ruan, H., 2021. Meta-analysis shows non-uniform responses of above-and belowground productivity to drought. *Sci. Tot. Environ.* 782, N146901. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.146901>.
- Way, D.A., Oren, R., 2010. Differential responses to changes in growth temperature between trees from different functional groups and biomes: a review and synthesis of data. *Tree Physiol.* 30, 669–688. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpq015>.
- Wigley, T.M.L., Briffa, K.R., Jones, P.D. 1984. On the average value of correlated time series, with applications in dendroclimatology and hydrometeorology. *J. Clim. Appl. Meteorol.* 23, 201–213. [https://doi.org/10.1175/1520-0450\(1984\)023<0201:OTAVOC>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0450(1984)023<0201:OTAVOC>2.0.CO;2).
- Wilmking, M. et al., 2020. Global assessment of relationships between climate and tree growth. *Glo. Change Biol.* 26, 3212–3220. <https://doi.org/10.1111/gcb.15057>.
- Wojkiewicz, B., Cavers, S., Wachowiak, W., 2016. Current approaches and perspectives in population genetics of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). *Forest Sci.* 62(3), 343–354. <https://doi.org/10.5849/forsci.15-040>.
- Wood, S.N., 2011. Fast stable restricted maximum likelihood and marginal likelihood estimation of semiparametric generalized linear models. *J. R. Stat. Soc. B* 73, 3–36. <https://doi.org/10.1111/j.1467-9868.2010.00749.x>.
- Wu, F., Jiang, Y., Zhao, S., Wen, Y., Li, W., Kang, M., 2022. Applying space-for-time substitution to infer the growth response to climate may lead to overestimation of tree maladaptation: Evidence from the North American White Spruce Network. *Glob. Change Biol.* 28(17), 5172–5184. <https://doi.org/10.1111/gcb.16304>.
- Xu, K., Wang, X., Liang, P., An, H., Sun, H., Han, W., Li., Q., 2017. Tree-ring widths are good proxies of annual variation in forest productivity in temperate forests. *Sci. Rep.* 7, 1–8. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-02022-6>.
- Yang, X. et al., 2015. Solar-induced chlorophyll fluorescence that correlates with canopy photosynthesis on diurnal and seasonal scales in a temperate deciduous forest. *Geophys. Res. Lett.* 42, 2977–2987. <https://doi.org/10.1002/2015GL063201>.
- Yeaman, S. et al., 2016. Convergent local adaptation to climate in distantly related conifers. *Science* 353(6306), 1431–1433. <https://doi.org/10.1126/science.aaf7812>.
- Young, G.H., McCarroll, D., Loader, N.J., Kirchhefer, A.J., 2010. A 500-year record of summer near-ground solar radiation from tree-ring stable carbon isotopes. *Holocene* 20(3), 315–324. <https://doi.org/10.1177/0959683609351902>.
- Zadworny, M., McCormack, M. L., Mucha, J., Reich, P. B., Oleksyn, J., 2016. Scots pine fine roots adjust along a 2000-km latitudinal climatic gradient. *New Phytol.* 212(2), 389–399. <https://doi.org/10.1111/nph.14048>.
- Zang, C., Biondi, F., 2015. treeclim: an R package for the numerical calibration of proxy-climate relationships. *Ecography* 38, 431–436. <https://doi.org/10.1111/ecog.01335>.
- Zhang, Z. et al., 2018. Converging climate sensitivities of European forests between observed radial tree growth and vegetation models. *Ecosystems* 21, 410–425. <https://doi.org/10.1007/s10021-017-0157-5>.
- Zunde, M., Briede, A., Elferts, D., 2008. Influence of climatic factors on the annual radial growth of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in Western Latvia. *Proc. Latv. Acad. Sci.* 62, 120–128. <https://doi.org/10.2478/v10046-008-0015-0>.