

Starpatskaite



Par projekta

**“Siltumnīcefekta gāzu emisiju un CO₂ piesaistes
novērtējums vecās mežaudzēs”**

darba uzdevumu izpildi

Projekta vadītājs:

/Ā. Jansons/

Salaspils, 2016

Kopsavilkums

Pārskata periodā nozīmīgākā vērība veltīta zinātniskās literatūras apskata sagatavošanai, definējot pētījuma objektu, kontekstu (oglekļa krātuves un apriti mežā), nozīmi, kā arī aprakstot jau zināmo par oglekļa apriti vecajās mežaudzēs.

Iepriekš citās valstīs veiktie pētījumi neapstiprina pieņēmumu par veco mežaudžu oglekļa neitralitāti: vairumā analīžu secināts, ka tās turpina oglekļa piesaisti arī 250 un vairāk gadu vecumā, tikai atsevišķos gadījumos kļūstot par CO₂ emisiju avotu. Tomēr, ņemot vērā aprakstītos oglekļa aprites ciklu ietekmējošos faktorus un tā dinamikas atšķirības, citos reģionos un meža zonās izdarīto pētījumu rezultāti nav tieši attiecināmi uz hemiboreālajiem mežiem Eiropā. Vairākumā pētījumu, kas veikti boreālajos un hemiboreālajos mežos, ietverta informāciju par skujkokiem, bet nav analizētas vecas lapu koku audzes. Konstatēts, ka pozitīvā piesaistītā/emitētā oglekļa dioksīda bilance nozīmīgi samazinās, palielinoties audzes vecumam un var būt ievērojami atšķirīga pat viena un tā paša vecuma un valdošās koku sugas audzēs. Tādēļ būtiski secinājumus balstīt uz iespējami plašu novērojumu bāzi, nevis veikt vispārinājumus no vienas vai dažām audzēm. Tas ir nozīmīgi arī oglekļa piesaistes novērtēšanai visbiežāk izmantotajā hronosekvences pieejas gadījumā, ievācot datus atsevišķās dažāda vecuma audzēs un interpretējot rezultātu kā piesaistes dinamiku, mainoties audzes vecumam. Iegūstot pietiekamu datu apjomu, iespējams gan nodrošināt rezultātu precizitāti, gan izmantot tos modelēšanai, piemēram: 1) salīdzinot piesaisti vecos mežos ar aizstāšanas efektu, koksni no jaunākiem mežiem izmantojot būvmateriālos, 2) novērtējot dažāda (arī neliela mēroga, t.i. atsevišķu koku bojāeja) dabisko traucējumu režīma ietekmi uz oglekļa piesaisti vecā (saimnieciskās darbības neietekmētā) mežā.

Saskaņā ar šī etapa darba uzdevumiem veikta nogabalu izloze, apsekošana, pēc novērtējuma dabā atmetot tādus, kur konstatēta relatīvi nesena un/vai nozīmīga saimnieciskās darbības ietekme, audžu izvēlē (kopumā 31 audzes), parauglaukumu centru izvietojuma tajās regulārā tīklā, parauglaukumu uzmērīšana, pieauguma urbumu ievākšana, augsnes paragu ievākšana un apstrāde. Sagatavota metodika iegūto datu integrēšanai esošajos (J. Doņa) augšanas gaitas modeļos.

Konstatēts ka pāraugušās (ciršanas vecumu vairāk nekā par 2 vecumklasēm pārsniegušās) egļu audzēs piesaistītā oglekļa apjoms koku biomasā ($69 \pm 7.3 \text{ t ha}^{-1}$), nedzīvajā koksne ($3.9 \pm 0.94 \text{ t ha}^{-1}$) un augsne ($111 \pm 33.1 \text{ t ha}^{-1}$) statistiski būtiski neatšķiras no pieaugušās (81-100 gadi) konstatētā. Precīzāku secinājumu izdarīšana plānota pēc visu analīžu pabeigšanas un iegūto rezultātu izvērtējuma nākamajā projekta etapā.

Etapa darba uzdevumi izpildīti pilnā apmērā.

Galvenie darba izpildītāji S. Šēnhofa, B. Džeriņa, J. Katrevičs, A. Lazdiņš, J. Donis

Summary

Review of scientific literature on carbon cycle in old stands revealed a range of factors affecting the dynamics and net outcome – sequestration or emission – of it. Results of studies from other regions (continents) and/or bioclimatic zones shouldn't be directly applied and results from a single (of few) stand shouldn't be generalized. Few studies had analysed carbon balance in old boreal and/or hemiboreal coniferous forest stands, but there is lack of knowledge on it in old broadleaved tree stands. Hronosequence approach has been used to draw a conclusion, that carbon sequestration decreases substantially with stand age, however, in most cases exceeds the emission. Data from stands with different age can be used to model effect of different frequency and severity of natural disturbances on carbon sequestration of (un-managed) old forests and assess is in comparison to the replacement effect, storing carbon from younger stands (forest) in materials with long life cycle. Sample plots had been placed in 31 old Norway spruce stands and data from trees, litter and soil to assess the amount of carbon had been gathered. Preliminary results reveal no significant differences in the amount of carbon in tree biomass ($69 \pm 7.3 \text{ t ha}^{-1}$), deadwood ($3.9 \pm 0.94 \text{ t ha}^{-1}$) and soil ($111 \pm 33.1 \text{ t ha}^{-1}$) in overmature stands in comparison to mature stands.

Saturs

1. Zinātniskās literatūras apskats.....	4
1.1. Oglekļa aprites mežā pamatprincipi un definīcijas.....	5
1.2. Oglekļa aprite meža ekosistēmā	6
1.2.1 Dzīvā biomasas.....	6
1.2.2. Nedzīvā biomasas	9
1.2.3. Nedzīvās koksnes apjoms mežos	10
1.2.4. Koksnes sadalīšanās ātrums	12
1.2.5. Oglekļa daudzums nedzīvajā koksnē	18
1.2.6. Zemsega un augsne (humuss, minerālaugsne, kūdra).....	21
1.3. Dabisko traucējumu ietekme	32
1.4. Oglekļa balance vecos mežos	35
1.4.1. Oglekļa apjoms vecos mežos	35
1.4.2. Hronosekvences pētījumu rezultāti	42
1.5. Secinājumi	52
2. Empīrisku datu ievākšana	53
2.1. Oglekļa piesaiste koku biomasā un nedzīvajā koksnē	53
2.2. Veco audžu datu izmantošana augšanas gaitas modeļos: metodika	57
2.3 Oglekļa piesaistes augsnē un kopējās oglekļa piesaistes novērtējums	59
Izmantotā literatūra	62
1. Pielikums: pētījuma objektu detalizēts apraksts.....	73

1. Zinātniskās literatūras apskats

Viens no svarīgākajiem starptautiskajiem juridiskajiem instrumentiem klimata pārmaiņu mazināšanai, kuru 2002. gadā ratificējusi arī Latvija, ir Kioto protokols – tas pieņemts 1997. gada 11. decembrī, un papildina ANO vispārējo konvenciju par klimata pārmaiņām, kas pieņemta Ņujorkā 1992. gada 9. maijā. Tās mērķis ir ierobežot un samazināt sešu galveno siltumnīcas efektu izraisošo gāzu (oglekļa dioksīds CO₂, metāns CH₄, slāpekļa oksīds N₂O, fluorogļūdeņraži HFC, perfluorogļūdeņraži PFC, sēra heksafluorīds SF₆) emisijas. Lai vienkāršotu emisiju aprēķinu, ieviests jēdziens *oglekļa dioksīda ekvivalents* – mērvienība, ar ko salīdzina dažādu siltumnīcefekta gāzu emisijas, pamatojoties uz to radīto globālās sasilšanas potenciālu (piemēram, 1 kg CH₄ emisiju ir līdzvērtīgs 25 kg CO₂ emisijām). Zinātniski pamatotas informācijas trūkums par oglekļa ciklu starp atmosfēru un dažādām ekosistēmām, kā arī to ietvaros, CO₂ piesaistes un aprites mērījumu izmaksas un sarežģītība, lielais vienošanos parakstījušo valstu skaits un to klimatisko apstākļu, ekonomiskās attīstības atšķirības rada ievērojamas grūtības šī mērķa īstenošanā. Viena no galvenajām problēmām, kas ir tieši saistīta ar mežsaimniecību, ir nepietiekamas zināšanas par oglekļa piesaistes palielināšanas iespējām atsevišķos aspektos. Lai gan oglekļa dioksīda emisijas galvenokārt ir antropogēnas izcelsmes (IPCC, 1996), galvenais uzsvars oglekļa bilances uzlabošanā tiek likts nevis uz fosilo resursu izmantošanas ierobežošanu, bet gan uz CO₂ bioloģiskās piesaistes veicināšanu (IPCC, 2001), un nozīmīgākā bioloģiskā oglekļa piesaiste tiek veikta mežos. Kioto protokols paredz, ka oglekļa bilanci aprēķina kā „*neto pārmaiņas no avotiem izmesto un pa novadnēm atsūknēto siltumnīcefekta gāzu apjomā, ko cilvēks tieši panācis ar zemes lietojuma maiņu un mežsaimniecisko darbību un kopš 1990. gada ierobežojis ar apmežošanu, meža atjaunošanu un izciršanu un kas izmērīts kā pārbaudāma oglekļa krājuma maiņa katrā saistību periodā*” (Apvienoto Nāciju Organizācijas..., 2002). Kopš Kioto protokola stāšanās spēkā starptautiskā uzmanība klimata pārmaiņām vairākkārt pievērsta atkārtoti – protokolu parakstījušo valstu pārstāvji vairākkārt tikusies līgumslēdzēju pušu konferencē (*Conference of Parties (COP)*), lai diskutētu par tā izpildes efektivitāti un tajā nepieciešamajām izmaiņām. Pirmā šāda tikšanās (COP1) notika 2005. gada nogalē, un kopš tās šādas tikšanās noris reizi gadā; pēdējoreiz (COP11) – 2015. gada 12. decembrī, kad 195 valstis parakstīja Parīzes vienošanos. Tās mērķis ir saglabāt pasaules vidējās temperatūras pieaugumu zem 2 °C, salīdzinot ar pirmsrūpniecības laikmeta līmeni. Tajā tiek uzsvēta negatīvā atmežošanas un noplicinošas (degradējošas) apsaimniekošanas ietekme, un pretēji – pozitīvā mežu saglabāšanas un ilgtspējīgas apsaimniekošanas nozīme kopējā oglekļa dioksīda emisiju mazināšanā (UNFCCC, 2015). Neskatoties uz vairākkārt zinātnieku pievērsto uzmanību neapsaimniekotu un vecu mežu nozīmei oglekļa piesaistē (Carey et al., 2001; Mackey et al., 2015; Schulze et al., 2002), joprojām pastāv viedoklis, ka vecās audzēs to piesaistītais oglekļa daudzums nav būtisks (Knohl et al., 2003), bet empīriskā pamatojuma šādam viedoklim trūkst.

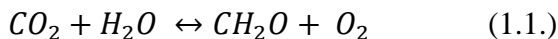
Šajā literatūras apskatā iekļauta informācija par oglekļa apriti meža ekosistēmā, īpaši pievēršot uzmanību CO₂ apritei vecos mežos un vecās kokaudzēs. Šī apskata ietvaros ar jēdzienu **veca kokaudze** apzīmēta audze, kurā valdošās sugas koki pārsnieguši noteikto ciršanas vecumu par vairāk nekā divām vecumklasēm. Savukārt jēdziens **vecs mežs** attiecināts uz ilgstoši (vismaz divas valdošās koku sugas vecumklases) antropogēni maz traucētu mežu, t.i. tajā nav veikta krājas kopšanas un galvenā cirte, un to veido vai nu veca kokaudze, vai dabisko traucējumu ietekmē izveidojusies jauna audze, piemēram, gadījums,

kad vecā mežā iepriekšējās paaudzes kokaudze gājusi bojā vējgāzē, un jaunās paaudzes kokaudze nav sasniegusi pieaugušu vecumu. Tātad veca kokaudze var būt vecs mežs, bet ne visi vecie meži ir vecas kokaudzes.

Latvija ietilpst mērenā bioklimatiskā reģiona hemiboreālajā termoklimatiskajā joslā (Rivas-Martínez et al., 2004). Ņemot vērā, ka šis reģions ir salīdzinoši neliels, tajā salīdzinoši maz veikti pētījumi par oglekļa apriti mežā un trūkst pētījumu par oglekļa apriti vecos mežos, apskatā iekļauti arī pētījumi, kas veikti visā mērenajā bioklimatiskajā reģionā (ne tikai hemiboreālajā joslā), kā arī boreālajā reģionā, kas atrodas salīdzinoši netālu no Latvijas. Aprakstā galvenokārt iekļauta informācija par Latvijā sastopamajām koku sugām – parasto priedi (*Pinus sylvestris* L.), parasto egli (*Picea abies* L.), kārpaino un pūkaino bērzu (neizdalot atsevišķi; attiecīgi *Betula pendula* Roth un *B. pubescens* Ehrh.), Eiropas dižskābardi (*Fagus sylvatica* L.), melnalksni (*Alnus glutinosa* L.), parasto apsi (*Populus tremula* L.), – ja tekstā nav norādīts citādi.

1.1. Oglekļa aprites mežā pamatprincipi un definīcijas

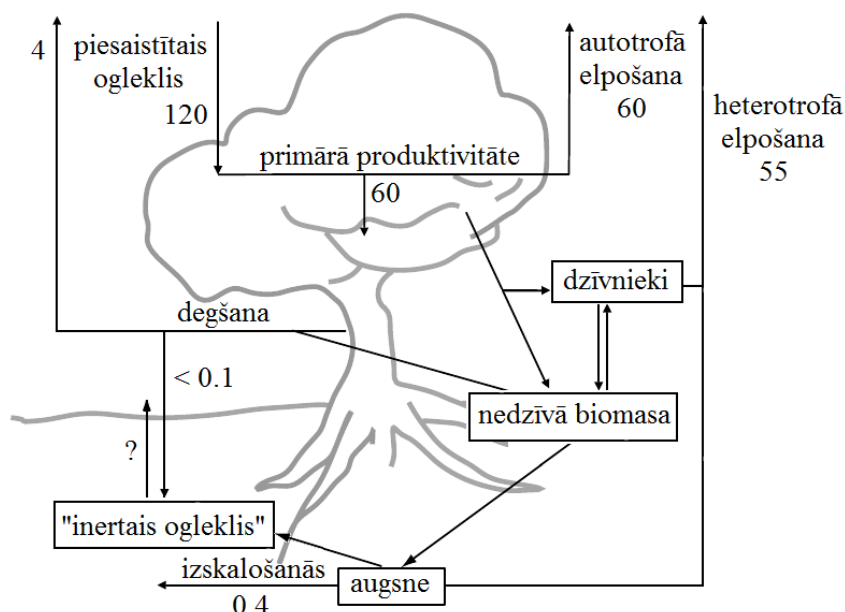
Meža ekosistēmā ogleklis atrodas atšķirīgas formas un funkcijas krātuvēs, starp kurām audzes attīstības gaitā noris oglekļa pāreja no vienas krātuves uz otru (1.1. attēls; Pregitzer, Euskirchen, 2004, Prentice et al., 2001). Atmosfēras ogleklis tiek piesaistīts meža ekosistēmā fotosintēzes procesā un tiek uzkrāts dzīvajā veģetācijā. Fotosintēze (1.1.) ir CO₂ piesaiste no atmosfēras, ko veic augi, pārvēršot to par karbohidrātiem (CH₂O), ko tie tālāk izmanto organiskās vielas veidošanā. Tam pretējs process ir elpošana – karbohidrātu oksidācijas rezultātā atmosfērā nonāk CO₂.



Fotosintēzi veic dzīvā veģetācija, un pieaugušās audzēs to galvenokārt veido koki, bet šajā grupā ietilpst arī krūmi, zemsedzes augi. Pie dzīvās veģetācijas pieder arī augu apakšzemes daļas. Pēc augu vai to daļu bojāejas ogleklis pakāpeniski no nedzīvās biomasas (arī apakšzemes) atgriežas atmosfērā, kā arī daļa no oglekļa tiek piesaistīta augsnē. Meža ekosistēmā noris nepārtraukta oglekļa uzkrāšanas un oglekļa dioksīda emisiju mijiedarbība, ko vēl vairāk sarežģī dažādu traucējumu ietekme (McKinley et al., 2011).

Oglekļa dinamikas raksturošanai tiek izmantoti starptautiski pieņemti termini. Kā svarīgākie no tiem, kas izmantoti šajā literatūras apskatā, ir primārā produktivitāte (*Net Primary Productivity*), ekosistēmas produktivitāte (*Net Ecosystem Productivity*), autotrofā un heterotrofā elpošana (attiecīgi *Autotrophic Respiration* un *Heterotrophic Respiration*). **Primārā produktivitāte** ir starpība starp oglekļa daudzumu, ko augi (kokaugi, lakstaugi, sūnaugi) ir piesaistījuši veidojot biomasu, un oglekļa daudzumu, ko tie ir patērējuši dzīvības procesu nodrošināšanai, jeb **autotrofo elpošanu**. **Ekosistēmas produktivitāte** ir starpība starp kopējo oglekļa piesaisti un un kopējo atmosfērā atgrieztā oglekļa daudzumu. Atmosfērā ogleklis tiek atgriezts ne tikai autotrofās, bet arī **heterotrofās elpošanas** laikā – tā rodas sadaloties organiskajai vielai. Tāpat ekosistēmas produktivitātes aprēķinā tiek ņemts vērā oglekļa daudzums, kas no ekosistēmas tiek emitēts, piemēram, ugunsgrēka laikā. Ekosistēmas produktivitāte var būt gan pozitīva, t.i. piesaistīt oglekli, gan negatīva, t.i. to emitēt. Mežu ar negatīvu ekosistēmas produktivitāti (t.i. negatīvu oglekļa bilanci) sauc arī par **oglekļa dioksīda emisiju avotu** (*carbon source*), bet mežu ar pozitīvu ekosistēmas produktivitāti (t.i. pozitīvu oglekļa bilanci) – par **oglekļa krātuvi** (*carbon sink*). Jāņem vērā, oglekļa bilancei

(gan pozitīvai, gan negatīvai) var būt vairāki dinamiskie stāvokļi – tā var būt stabila – piesaistītā/emitētā oglekļa daudzums ir laikā salīdzinoši nemainīgs, bet tā var arī pieaugt vai sarukt – attiecīgi piesaistītais/emitētais oglekļa daudzums ar laiku pieaug vai samazinās.



1.1. attēls. Oglekļa sauszemes aprites shēma (Prentice et al., 2001).

1.2. Oglekļa aprīte meža ekosistēmā

Neskatoties uz to atšķirīgo nozīmi oglekļa aprītē, trūkst vienota oglekļa krātuvju iedalījuma. Piemēram, nedzīvās saknes pēc savas būtības ir nedzīvā biomasa, bet nereti tiek iekļautas augsnes oglekļa mērījumos to atrašanās vietas dēļ; līdzīgi oglekļa piesaistes aprēķinos dažādos pētījumos augsnes organiskais slānis var tikt pieskaitīts gan pie zemsegas, gan pie augsnes. Šajā apskatā vienkāršības dēļ izdalītas trīs lielās oglekļa krātuves: (1) dzīvā biomasa, (2) nedzīvā biomasa un (3) kopā zemsega un augsne.

1.2.1 Dzīvā biomasa

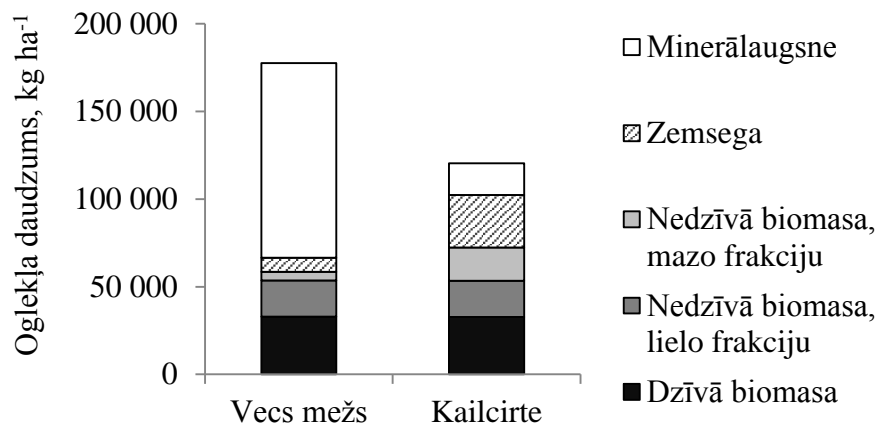
Oglekļa piesaisti ekosistēmā no atmosfēras veic dzīvie augi, ražojot biomasu, un tā šajā formā tiek saglabāta līdz augu bojāejai. Saskaņā ar meža ekosistēmas definīciju, mežs ir ekosistēma, kur galvenais organiskās vielas producents (ražotājs) ir kokaudze. Tās biomasa un piesaistītais oglekļa daudzums palielinās līdz ar vecumu – vecās audzēs oglekļa krājumi dzīvajā biomasā ir lielāki nekā jaunākās audzēs (Luyssaert et al., 2008). Dzīvajā biomasā piesaistītā oglekļa īpatsvars no kopējā ekosistēmā piesaistītā oglekļa daudzuma mainās atkarībā no audzes sukcesijas stadijas. Vecās audzēs dzīvā biomasa satur lielāko īpatsvaru no ekosistēmā piesaistītā oglekļa daudzuma. Piemēram, Somijas dienvidu daļā 140 gadus vecā mistraudzē (5E3P2B+A) kopējais ekosistēmā piesaistītā oglekļa daudzums bija $175\,536\text{ kg ha}^{-1}$, no kā 62% sastādīja dzīvā biomasa – 60% koki un 2% zemsedzes veģetācija (Finér et al., 2003; 2.1. tabula; 2.1. attēls).

Mežsaimniecībā audžu ražība tiek vērtēta ar tās krāju (stumbru tilpumu), bet oglekļa daudzums tiek noteikts biomasai (tilpums \times blīvums), un ne vienmēr lielāka audzes krāja nozīmē lielāku piesaistītā oglekļa daudzumu. Piesaistītā oglekļa daudzums atkarīgs no

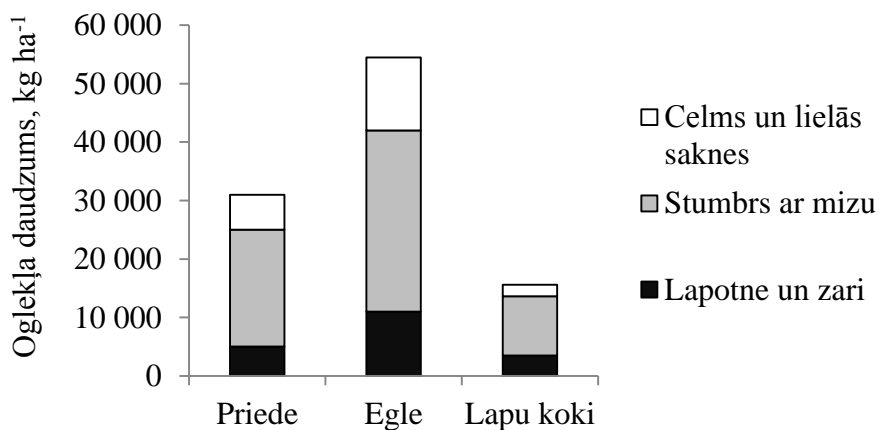
koksnes blīvuma, kas ievērojami var atšķirties atkarībā no koku sugas un augšanas ātruma. Piemēram, dižskābardis ir mazāk ražīgs par egli, bet tā koksnes blīvums ir augstāks, kā arī tā citu frakciju (krājas aprēķinā tiek izmantots tikai stumbru tiplums) saražotā biomasa ir lielāka, tādēļ abu šo sugu kopējā virszemes biomasa un piesaistītā oglekļa daudzums vienādā audžu vecumā var būt līdzīgs (Jandl et al., 2007). Bet, piemēram, Finér et al. (2003) neapsaimniekotās vidēji 140 gadus vecās audzēs konstatējuši, ka oglekļa daudzuma sadalījums pa dzīvās biomasas frakcijām (stumbrs, saknes, lapotne) eglei, priedei un lapu kokiem bija līdzīgs šo frakciju tilpuma sadalījumam, un no kopējās dzīvās biomasas stumbrs eglei sastādīja 53%, priedei 33% un lapu kokiem (bērzi un apse) 14% (2.2. attēls). Latvijā veikti līdzīgi pētījumi par piesaistītā oglekļa daudzumu priedes, egles, bērza (Daugaviete et al., 2008) un baltalkšņa (Bārdulis et al., 2011) virszemes un sakņu biomasā, bet tie sniedz informāciju tikai par jaunaudzēm (vecums attiecīgi 10–12 un 1–10 gadi), turklāt abi veikti stādījumos uz lauksaimniecības zemes. Pētījumi par oglekļa piesaisti pieaugušās, pāraugušās audzēs meža zemēs joprojām nav veikti. Svarīgi novērtēt ne tikai katras sugas piesaistītā oglekļa daudzumu dažādajās frakcijās, bet arī šo frakciju mūža ilgumu. Piemēram, laiks no lapu veidošanas līdz to bojāejai ir daudz īsāks nekā koksnei, un sugas, kurām lielu īpatsvaru no dzīvās biomasas veido lapas, oglekļa apriti veic straujāk.

2.1. tabula . Oglekļa daudzums (kg ha^{-1}) dzīvajā, nedzīvajā biomasā un augsnē 140 gadus vecā mistraudzē (5E3P2B) audzē Somijas dienvidu daļā (Finér et al., 2003)

Krātuve	Oglekļa daudzums, kg ha^{-1}	Standartnovirze (n = 3)
Virszemes biomasa		
Dzīvie koki	80068	8213
Krūmi	677	362
Zemsega	436	112
Sūnas	751	135
Sausokņi	2636	412
Kritālas (stumbri)	2720	314
Kritālas (zari)	6422	3890
Nobiras	1673	462
Apakšzemes biomasa		
Stumbri un lielās saknes	21875	2046
Skujkoku mazās un uzsūcošās saknes	3345	487
Lapu koku mazās un uzsūcošās saknes	2075	385
Augsne		
Organiskais slānis	21244	4256
Minerālaugsne (0-0,6m)	31614	1024

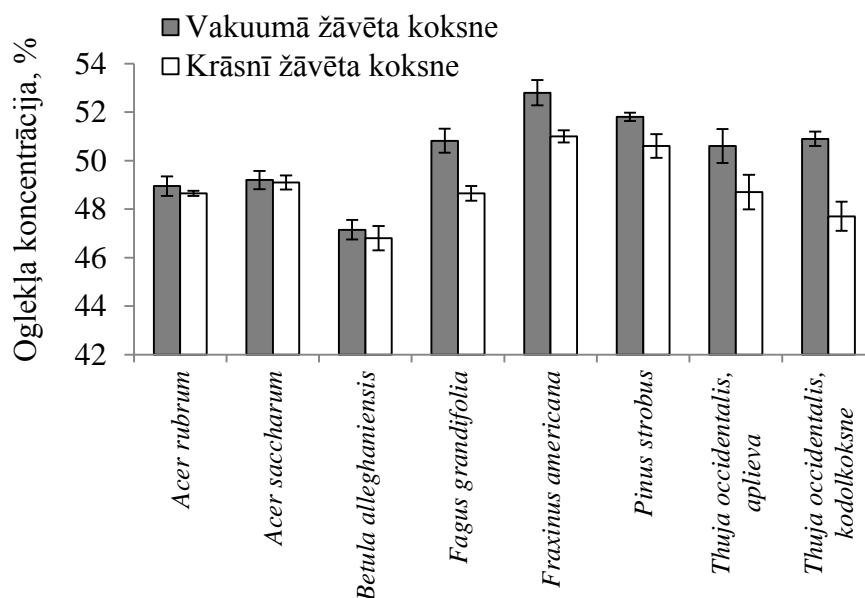


2.1. attēls. Oglekļa daudzuma sadalījums dzīvajā biomasā, nedzīvajā biomasā, zemsegā (nobiras, zari $d < 1$ cm un saknes < 2 mm), augsnes organiskajā slānī un minerālaugsnē 140 gadus vecā mistraudzē (5E3P2B) audzē Somijas dienvidu daļā (Finér et al., 2003).



2.2. attēls. Oglekļa daudzuma sadalījums pa dzīvās biomasas frakcijām eglei, priedei un lapu kokiem 140 gadus vecā mistraudzē (5E3P2B) Somijas dienvidu daļā (Finér et al., 2003).

Kļūdas oglekļa satura novērtēšanā var radīt izvēlētā metodika. Lamblom un Savidge (2003) konstatējuši būtiskas oglekļa koncentrācijas atšķirības krāsnī un vakuumā žāvētai koksnei. Samazinot gaistošo organisko vielu zudumus, t.i. izmantojot vakuuma žāvētāju, oglekļa koncentrācija koksnē visām sugām bija augstāka nekā pēc žāvēšanas krāsnī (2.3. attēls). Tātad pētījumos, kuros oglekļa koncentrācija noteikta krāsnī žāvētiem paraugiem, tā varētu būt zemāka par faktisko, nepietiekamā apmērā novērtējot koksnē uzkrāto oglekļa daudzumu.



2.3. attēls. Vidējā oglekļa koncentrācija (\pm standartnovirze) krāsnī un vakuumā žāvētai koksnei (Lamlom, Savidge, 2003).

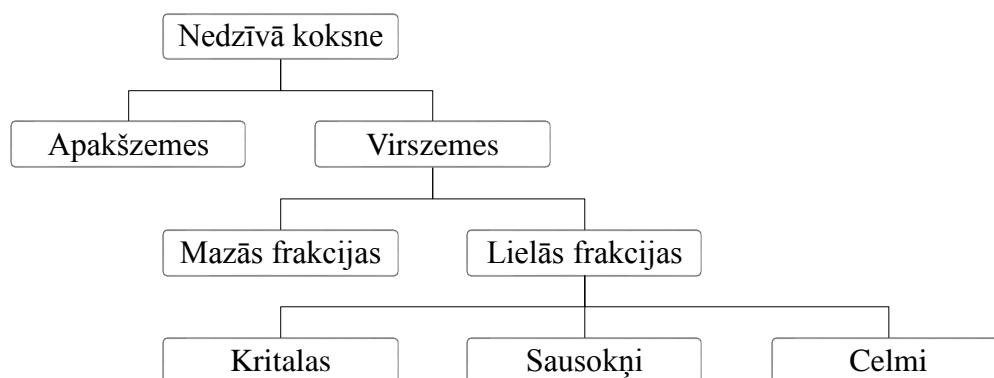
Zemsedzes veģetācija pieaugušā audzē sastāda relatīvi nelielu dzīvās biomasas daļu un audzē piesaistītā oglekļa daudzumu, bet tā raksturojama ar strauju oglekļa apriti – vairumam augu virszemes daļas izaug un sadalās vienas veģetācijas sezonas laikā, tādēļ zemsedzes veģetācijai ir nozīmīga loma primārās produktivitātes nodrošināšanā un augsnes oglekļa uzkrāšanā (Muukkonen, Mäkipää, 2006). Zemsedzes veģetācijas biomasu ietekmē gan augšanas apstākļi (augsnē, klimats), gan audzes vecums, gan laiks pēc traucējuma, piemēram, ugunsgrēka. Veci, dabiski meži raksturojami ar sarežģītāku audzes vertikālo struktūru (pirmais un otrais stāvs, paauga, pamežs) un atjaunošanos, kas notiek nelielos atvērumos audzes vainagu klājā ejot bojā vienam vai vairākiem vecākās paaudzes kokiem, tādēļ vecās audzēs zemsegas apstākļi atšķiras no zemsegas apstākļiem vienvecuma (arī dabiskas izcelsmes, piemēram, priežu audze pēc ugunsgrēka) audzēs (Messier et al., 2009).

1.2.2. Nedzīvā biomasā

No visām oglekļa krātuvēm visvairāk informācijas atrodams par oglekļa apriti nedzīvajā biomasā. Nedzīvā biomasā ietver sevī atmirušos kokaugus un lakstaugus, tomēr vairums pētījumu koncentrējas uz nedzīvās koksnes, īpaši – lielu dimensiju nedzīvās koksnes oglekļa saturu izpēti. Tas saistīts ar nedzīvās koksnes ekoloģisko nozīmi – tā ir ne tikai dinamiska oglekļa krātuve/oglekļa dioksīda emisiju avots (Russell et al., 2015), bet arī nozīmīga dzīvotne bioloģiskās daudzveidības nodrošināšanai (Seibold et al., 2015) un substrāts sējeņu veiksmīgai (Ramming et al., 2007; Zielonka, 2006) vai arī ne tik veiksmīgai, ja nedzīvo biomasu veido sakņu trapes inficēta egle (Arhipova et al., 2010; Kenigsvalde et al., 2011), ieaugšanai.

Nedzīvā koksne galvenokārt tiek iedalīta divās plašās grupās: (1) nedzīvi stāvoši koki un stubeņi jeb sausokņi un (2) lūzuši, izgāzti koki un to zari jeb kritālas (Bobiec, 2002). Pētījumos lielākoties tiek analizētas samērā lielas koksnes daļas (pārsvārā $D > 5$ cm vai > 10 cm), tomēr nedzīvo koksni veido arī mazākas koksnes daļas un saknes (2.4. attēls). No nedzīvās koksnes grupām vismazāk informācijas par oglekļa piesaistes/emisiju dinamiku ir par saknēm (visu frakciju) un celmiem (Seedre, 2013), turklāt daļā pētījumu saknes var tikt

iekļautas pie nedzīvās koksnes, daļā pie zemsegas un daļā – pie augsnes. Mežos bez saimnieciskās darbības nedzīvās koksnes apjomu ietekmē trīs faktori: (1) augsnes auglība, (2) koksnes sadalīšanās ātrums (ietekmē koku suga, koksnes novietojums, mikroklimats, saprofītisko sēņu darbība) un (3) traucējumi, kas nosaka koku mirstības telpisko izvietojumu un dinamiku (Jonsson, 2000; Laiho, Prescott, 2004; Linder et al., 1997; Siitonen, 2001). Gan neliela (koku grupu), gan liela (audžu, ainavas līmenī) mēroga dabiskie traucējumi rada un papildina nedzīvās koksnes apjomu audzē.



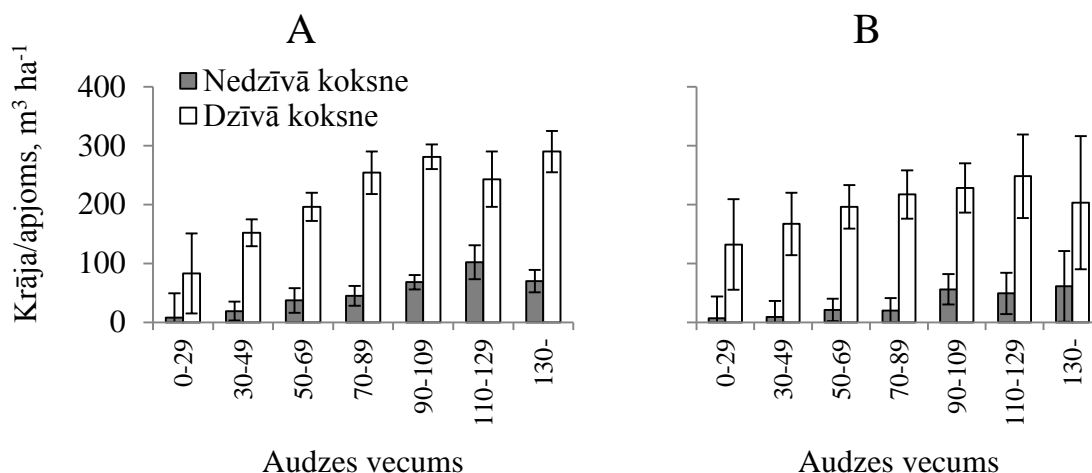
2.4. attēls. Harmon un Sexton (1996) veidotais nedzīvās koksnes iedalījums (pēc Russell et al., 2015).

1.2.3. Nedzīvās koksnes apjoms mežos

Kopumā galvenie faktori, kas neapsaimniekotos mežos Ziemeļeiropā ietekmē nedzīvās koksnes apjomu (mērvienība m^3), ir audzes krāja (Köster et al., 2005; Sippola, 2001), kas savukārt ir atkarīga no augsnes auglības (Linder et al., 1997) un audzes vecuma (Krankina et al., 2001; Siitonen et al., 2000), un traucējumu dinamika (Köster et al., 2005). Hronosekvences pētījumi liecina, ka dabiskie traucējumi rada strauju nedzīvās koksnes pieaugumu, kam seko neliels tās daudzums agrās sukcesijas mežos, un atkal pieaugums līdz ar audzes vecumu (Siitonen, 2001), tomēr šī tendence var mainīties atkarībā no traucējuma veida un intensitātes.

Nedzīvās koksnes apjoms būtiski pieaug līdz ar audzes vecumu. Piemēram, Siitonen (2001) veicis aprēķinus par nedzīvās koksnes apjomu normāla mitruma režīma *Hylocomium-Myrtillus* meža tipa audzēm, kas atjaunojušās pēc liela mēroga ugunsgrēka Somijā Lapzemē. Vidējais nedzīvās koksnes apjoms 80–104 gadus vecās audzēs bija $65 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$, 125–150 gadus vecās audzēs $25\text{--}45 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$, 180–195 gadus vecās audzēs $50 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$, un visaugstākais tas bija 240–270 gadus vecās audzēs – $130 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$. Tāpat nedzīvās koksnes apjoms atkarīgs no audzes ražības. Piemēram, nacionālajā parkā Igaunijas ziemeļaustrumos nedzīvās koksnes īpatsvars no audzes krājas bija no 6% I bonitātē līdz 24% V bonitātē (vidēji visās piecās bonitātēs 21%, daļā parauglaukumu bijusi vējgāze), bet citā nacionālajā parkā Igaunijas dienvidaustrumos – attiecīgi no 11 līdz 19% (vidēji 15%) (2.5. attēls; Köster et al., 2005). Lielākā mērogā nedzīvās koksnes apjomam kopumā ir tendence pieaugt ziemeļu-dienvidu virzienā (Linder et al., 1997; Siitonen, 2001). Tomēr iespējams, ka ziemeļos un nabadzīgās augsnēs nedzīvās koksnes īpatsvars no audzes krājas ir līdzīgs tās īpatsvaram dienvidos un audzēs uz produktīvākām augsnēm, lēno nedzīvās koksnes veidošanos kompensējot ar lēnāku

tās sadalīšanos. Piemēram, Skandināvijā normāla mitruma egļu un normāla mitruma–sausās priežu audzēs neatkarīgi no vietas ģeogrāfiskā platuma (60–69°N) nedzīvās koksnes īpatsvars sastāda attiecīgi 28 un 25% (18–40% un 18–37%) no audzes krājas (Siitonen, 2001).



2.5. attēls. Audzes dzīvās koksnes krāja un nedzīvās koksnes apjoms atkarībā no audzes vecuma (A) Lahemaa un (B) Karula nacionālajos parkos (Köster et al., 2005).

Vairumā pētījumu neapsaimniekotos boreālajos mežos sausokņu un kritalu attiecība ir 30:70 (Siitonen, 2001), bet priežu audzēs lielāks īpatsvars ir nedzīvu stāvošu koku nekā egļu audzēs (Köster et al., 2005; Siitonen, 2001). Tas saistīts ar šo sugu ekoloģiskajām atšķirībām – egles visbiežāk tiek laužas/izgāztas, bet nokaltušās priedes ilgi saglabājas kā sausokņi. Savukārt nokaltuši bērzi un apses tiek laužas, veidojot laužtus sausokņus (Siitonen et al., 2000). Laiks, kas nepieciešams, lai sausokņi kļūtu par kritālām atšķiras starp sugām – piemēram, bērzam un baltalksnim sausokņi vertikāli saglabājas dažus gadus, bet priedei tie vertikāli var saglabāties dažus gadu desmitus; galvenokārt tas atkarīgs no koka dimensijām un sausokņa veidošanās.

Informācijas par mazo frakciju ($D < 10$ cm) nedzīvo koksni ir mazāk, turklāt tās īpatsvars no kopējā nedzīvās koksnes apjoma ir salīdzinoši neliels – lai gan pieaugušos mežos mazu dimensiju nedzīvā koksne dominē skaita ziņā, lielāko daļu nedzīvās koksnes apjoma sastāda lielu dimensiju (diametrs 20–29 un 30–39 cm) koksne (Jonsson, 2000; Siitonen et al. 2000; Siitonen, 2001). Piemēram, pieaugušos egļu mežos lielu dimensiju ($D > 30$ cm) koki sastāda 42–54%, bet mazu dimensiju ($D < 10$ cm) koki – tikai 1,7–2,7% no kopējās nedzīvās koksnes krājas (Siitonen et al. 2000; Siitonen, 2001). Savukārt ziemeļu boreālajos mežos Lapzemē lielu dimensiju ($D > 30$ cm) koki priežu un egļu mežos sastādīja 16–18%, bet auglīgos mistrotos mežos 53% kopējās nedzīvās koksnes krājas, kamēr mazu dimensiju ($D < 9$ cm) koki sastādīja tikai 0,9–2,9% (Sippola et al., 1998).

Kopumā Skandināvijā neapsaimniekotos dienvidu un centrālajos boreālajos mežos kopējais nedzīvās koksnes apjoms ir starp 20 un 200 m³ ha⁻¹ (Jonsson, 2000; Karjalainen, Kuuluvainen, 2002; Linder et al., 1997; Siitonen, 2001; Sippola, 2001), un priežu audzēs tas kopumā ir zemāks nekā egļu audzēs (Siitonen, 2001). Līdzīgs nedzīvās koksnes apjoms konstatēts neapsaimniekotos dienvidu boreālajos mežos – no 70 līdz 184 m³ ha⁻¹ atkarībā no audzi skārušajiem dabiskajiem traucējumiem un tās sukcesijas fāzes (Siitonen et al., 2000). Somijas ziemeļos un Krievijā Murmanskas un Arhangeļskas apgabalos neapsaimniekotos

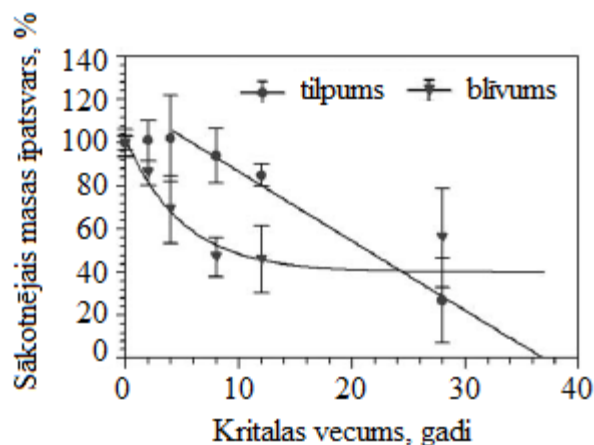
boreālajos mežos nedzīvās koksnes ($D > 10$ cm; garums > 1.3 m) apjoms bija no 41 līdz $170 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$, vidēji sastādot 28% no kopējās audzes krājas mežos ar laikā un telpā līdzīgu (nemainīgu) koku mirstību (liela mēroga (*stand replacing*) un atsevišķu koku grupu bojāeju izraisīti (*distinct allogenic disturbances*) traucējumi nav konstatēti attiecīgi vairākus gadsimtus un vismaz pēdējo 50 gadu laikā) un 38–53% mežos, ko skāruši dabiskie traucējumi (sausuma izraisīta epizodiska koku bojāeja 1999.–2004. gadā, kuras laikā bojā gājis 21% koku ar caurmēru > 10 cm) (Aakala, 2010). Mazāks nedzīvās koksnes apjoms konstatēts Lahemaa nacionālajā parkā Igaunijas ziemeļaustrumos (Köster et al., 2005). Kopā vērtējot mežus, kuros saimnieciskā darbība nav atļauta un kuros noteikti saimnieciskās dabības ierobežojumi, vidējais nedzīvās koksnes daudzums vidēji 80 gadu vecumā (audžu vecums 40–200 gadi) bija $48,5 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$. Rezultāti ietver arī nesen vējgāzē cietušas platības, kuros ir palielināts nedzīvās koksnes daudzums. Savukārt Karula nacionālajā parkā Igaunijas dienvidaustrumos, kurā saimnieciskā darbība nav veikta pēdējos 30 gadus, vidēji 75 gadu vecumā (audžu vecums 20–160 gadi) vidējais nedzīvās koksnes daudzums bija $27,6 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ (Köster et al., 2005).

1.2.4. Koksnes sadalīšanās ātrums

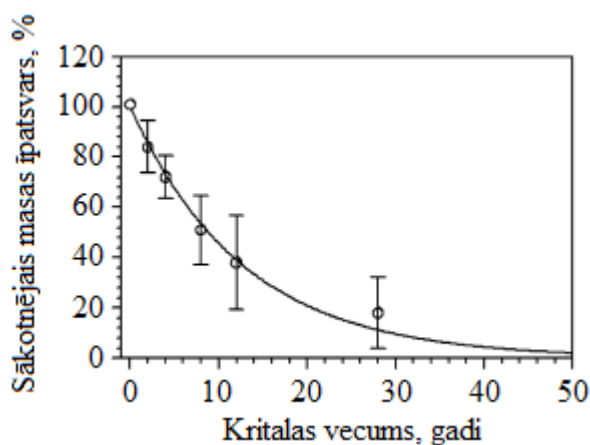
Lapu kokiem un skujkokiem (Fraver et al., 2002), sausokņiem un kritālām (Aakala 2010), tāpat arī kritālām, kas atrodas zem zemes vai nobirām, un kritālām virszemē (Moroni et al., 2015) atšķiras sadalīšanās ātrums. Galvenie faktori, kas ietekmē koksnes sadalīšanos ir (1) apkārtējā vide (gaisa temperatūra, mitrums, kā arī biotiskie faktori) un (2) substrāta kvalitāte (koka suga, koksnes ķīmiskais sastāvs) (Laiho, Prescott, 2004). Nozīmīgākie apkārtējās vides faktori ir vidējā temperatūra un koksnes mitrums (Gough et al., 2007).

Pētījumos koksnes sadalīšanās raksturošanai tiek lietotas sadalīšanās pakāpes. Lielākoties tiek izšķirtas 3–6 sadalīšanās pakāpes, mazāko (parasti – 0 vai 1) attiecinot uz nesen atmirušu un lielāko – uz visvairāk satrupējušo koksni. Iedalījums vairumā gadījumu tiek veikts, balstoties uz nedzīvās koksnes dimensijām (caurmēra samazināšanos, šķērsgriezuma formas tuvināšanos ovālam) un blīvumu.

Koksnes sadalīšanās samazina tās apjomu (tilpumu), blīvumu, biomasu un oglekļa daudzumu (Harmon et al., 1986), bet to samazināšanās uzrāda atšķirīgu dinamiku (Fraver et al., 2013; Müller-Using, Bartsch, 2009). Piemēram, sākotnēji nedzīvās koksnes dimensijas paliek nemainīgas, bet tās blīvums jau samazinās – tāad koksnes izmērs nemainās, bet tās oglekļa saturs lēnām samazinās. Savukārt, līdz ko sākas koksnes tilpuma samazināšanās, tās biomasu (tieši atkarīga no koksnes blīvuma un tilpuma), un līdz ar to oglekļa saturs, sarūk ievērojami straujāk nekā blīvums atsevišķi (2.6. un 2.7. attēls; Fraver et al., 2013; Müller-Using, Bartsch, 2009). Turklāt sadalīšanās dinamika atšķiras ne tikai dažādiem koksnes parametriem, bet arī starp dažādām sugām (Fraver et al., 2013).



2.6. attēls. Dižskābarža koksnes tilpuma un blīvuma īpatsvara samazināšanās (\pm standartnovirze) atkarībā no kritālu vecuma (Müller-Using, Bartsch, 2009).



2.7. attēls. Dižskābarža koksnes masas īpatsvara samazināšanās (\pm standartnovirze) atkarībā no kritālu vecuma (Müller-Using, Bartsch, 2009).

Koksnes sadalīšanās ātrumu ietekmē arī tās caurmērs. Mazo frakciju ($D < 10$ cm) nedzīvās koksnes sadalīšanās vērtēšana ir apgrūtināta to mazo izmēru un straujās sadalīšanās dēļ (Fasth et al., 2010), kā arī informācija par to oglekļa saturu ir ierobežota (Russell et al., 2015). Kopumā lielākajai daļai koku sugu lielu dimensiju stumbri ($D > 20$ cm) sadalās lēnāk nekā zari un mazu dimensiju koksne (Harmon et al., 1986; Sippola, 2001). Piemēram, lielu dimensiju ($D > 10$ cm) dižskābarža koksne sadalās aptuveni 35 gadu laikā, mazu dimensiju ($1 \text{ cm} < D < 10$ cm) koksne aptuveni 18 gadu laikā, bet mazie zari ($D < 1$ cm) – aptuveni 5 gadu laikā (Müller-Using, Bartsch, 2009; 2.2. un 2.3. tabula). Līdzīgi arī mizas sadalīšanās ātrumu ietekmē koksnes dimensijas, un zaru miza sadalās straujāk nekā stumbru miza, lai gan tās īpatsvars zariem ir lielāks nekā stumbriem (2.3. tabula); turklāt kopumā miza sadalās straujāk par koksni (Müller-Using, Bartsch, 2009). Neatkarīgi no koksnes caurmēra grupas mazu frakciju koksnes sadalīšanās ātrums uzrāda līdzīgu tendenci – pirmajā gadā tas ir salīdzinoši lēns, visstraujāko masas zudumu uzrādot 1–6 gadus vecām kritālām (2.8. attēls; Fasth et al., 2011). Müller-Using un Bartsch (2009) aprēķinājuši laiku, kas nepieciešams dižskābarža lielo dimensiju nedzīvajai koksnei, lai tā pārietu nākamajā sadalīšanās pakāpē – līdz ar katru sadalīšanās pakāpi tas pieaug, un pārejas laiks no 4. sadalīšanās pakāpes uz pilnībā sadalījušos koksni aizņem gandrīz pusi no kopējā koksnes pilnīgas sadalīšanās laika (2.2. tabula).

2.2. tabula. Dižskābarža lielu ($D > 10$ cm) un mazu ($1 \text{ cm} < D < 10$ cm) dimensiju nedzīvās koksnes blīvums un īpatsvars no sākotnējā tilpuma pa sadalīšanās pakāpēm (Müller-Using, Bartsch, 2009)

Sadalīšanās pakāpe	Lielu frakciju kritālas				Mazu frakciju kritālas				Laiks ¹ , gadi
	Blīvums, g cm ⁻³		Apjoms, %		Blīvums, g cm ⁻³		Apjoms, %		
	vidēji	± SD	vidēji	± SD	vidēji	± SD	vidēji	± SD	
1	0,58 ^a	0,07	100 ^a	6,4	0,57 ^a	0,06	98 ^a	15,6	3,6
2	0,37 ^b	0,16	95 ^{ab}	15,4	0,40 ^b	0,09	53 ^b	28,9	5,4
3	0,21 ^c	0,07	84 ^b	21,2	0,45 ^b	0,12	19 ^c	18,2	9,1
4	0,26 ^c	0,17	27 ^c	19,8	—	—	0 ^d	0,3	15,7
Kopā	—	—	—	—	—	—	—	—	33,8

¹Vidējais laiks, ko lielu dimensiju ($D > 10$ cm) dižskābarža koksne atrodas katrā sadalīšanās pakāpē;

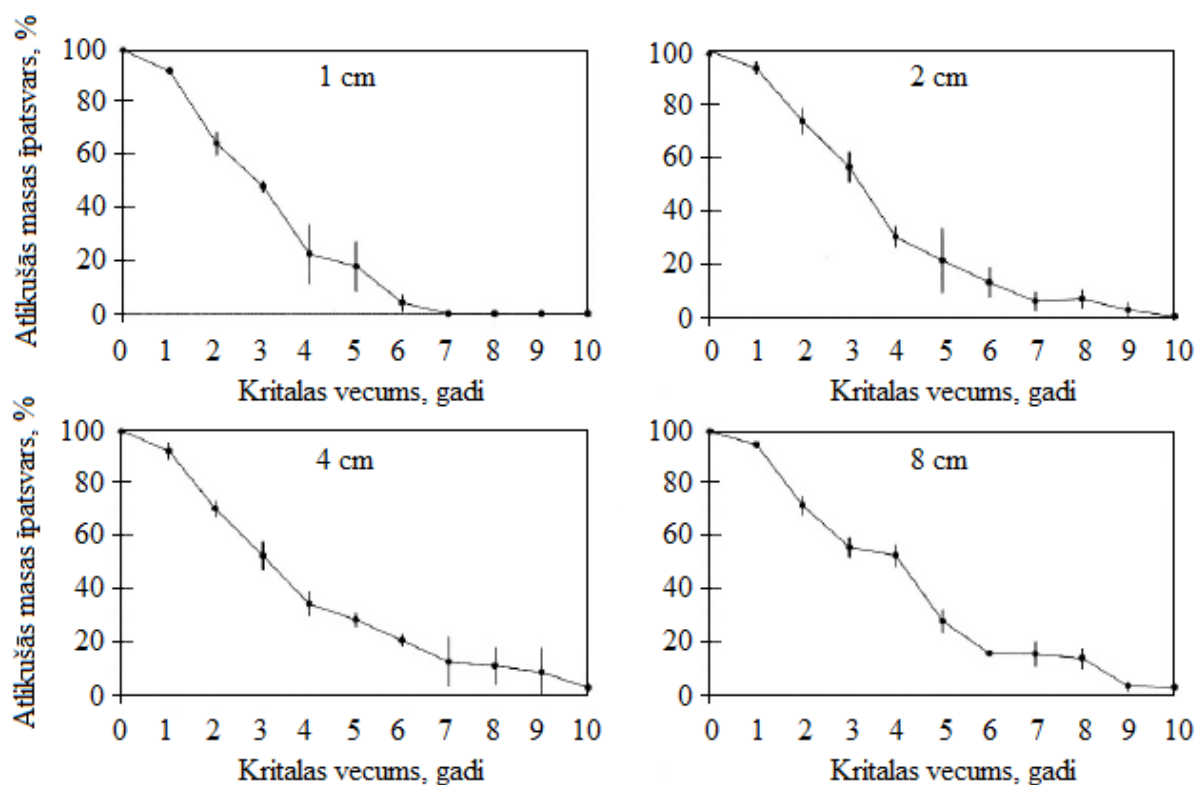
Atšķirīgi burti norāda uz būtiskām atšķirībām, $\alpha = 0,01$;

SD - standartnovirze

2.3. tabula. Lielu ($D > 10$ cm), vidēju ($1 \text{ cm} < D < 10$ cm) un mazu ($D < 1$ cm) dimensiju dižskābarža koksnes un to mizas funkcija atlikušās masas aprēķinam, sadalīšanās ātruma konstante un laiks, kas nepieciešams 95% masas zudumam (Müller-Using, Bartsch, 2009)

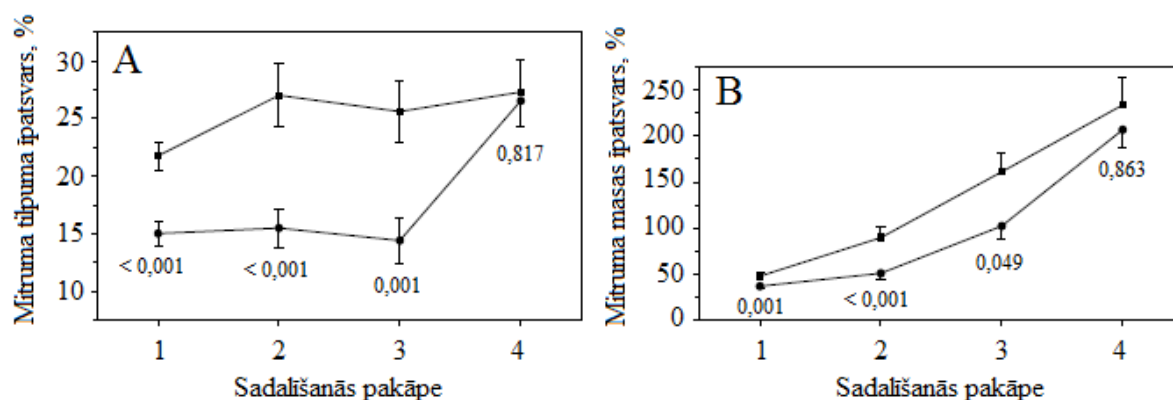
Krātuve	Funkcija	r^2	P	k	t_{95}	a
Lielu frakciju kritālas						
Koksne	$X = e^{-kt}$	0,98	0,0002	0,089	33,8	–
Miza	$X = e^{-kt}$	0,90	0,0053	0,109	27,5	–
Vidēju frakciju kritālas						
Koksne	$X = e^{-kt}$	0,99	0,0004	0,178	17,5	–
Miza	$X = e^{-kt}$	0,98	0,0008	0,350	8,6	–
Mazu frakciju kritālas						
Koksne	$X = a - kt$	0,92	0,09	0,22	4,5	1,06
Miza	$X = a - kt$	0,95	0,07	0,18	4,3	0,81

X – atlikušās koksnes īpatsvars, %; t – laiks, gadi; k – koksnes sadalīšanās konstante; r^2 – determinācijas koeficients; P – funkcijas būtiskuma līmenis; t_{95} – laiks, kas nepieciešams 95% koksnes sadalīšanai; a – koeficients.



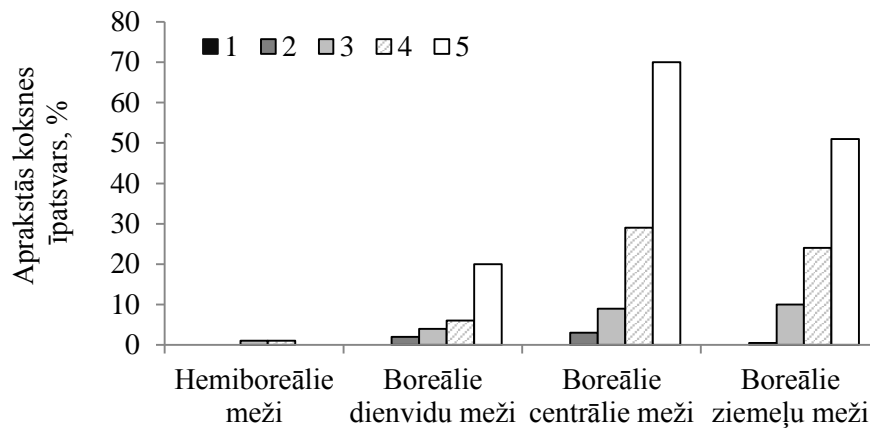
2.8. attēls. Atlikušās masas dinamika (\pm standartklūda) dažāda caurmēra *Carya tomentosa* kritālām (Fasth et al., 2011).

Koksnes sadalīšanās ātrumu lielā mērā ietekmē arī tās novietojums – saskare ar zemsegu, zemsedzi, augsni. Nedzīvās koksnes mitrums sadalīšanās ātrumu paātrina vai palēnina atkarībā no vides mitruma apstākļiem, turklāt kritalu mitruma saturs palielinās līdz ar to sadalīšanās pakāpi (2.9. attēls; Fraver et al., 2002). Koksnei atrodoties aerobos apstākļos, tās sadalīšanos galvenokārt nosaka brūnās un baltās trupes sēņu aktivitāte, un koksnes sadalīšanās aerobā vidē ir straujāka nekā anaerobā vidē (Hicks, Harmon, 2002). Tomēr izteikti sausos mežos koksne, kam ir saskare ar augsni, atrodas mitrākos apstākļos un sadalās ātrāk nekā koksne, kam nav saskares ar augsni, tādējādi ierobežojot apraktās koksnes uzkrāšanos (Fasth et al., 2011). Savukārt koksnes kritalu apaugšana ar sūnām (pastāvīga saskare ar mitrumu, samazināta temperatūra) kavē to sadalīšanos, veicinot kritalu uzkrāšanos (Hagemann et al., 2010). Piemēram, Somijas ziemeļos koksnes pussadalīšanās periods (laiks kopš koka bojāejas līdz tā tilpums samazinājies par 50%) sausokņiem bija no 12 līdz 27 gadiem, bet kritālām no 20 līdz 40 gadiem (Aakala, 2010). Izteikti mitrā vidē veidojas anaerobi apstākļi, kas kavē trupes sēņu darbību, un par galveno koksnes noārdītāju kļūst baktērijas, kas sadalīšanās procesu ievērojami palēnina (Zabel, Morrell, 1992). Apraktā koksne, t.i. kritalas, kurām vairāk nekā 50% klāti ar augsni, nobirām vai zemsedzes veģetāciju, var uzkrāties ilgstošā laika periodā, t.sk. pēc vairākiem dabiskajiem traucējumiem, tādēļ var veidot ievērojamus nedzīvās koksnes uzkrājumus, kas līdz šim nav ietverti oglekļa uzkrājumu aprēķinos. Tāpat, vērtējot oglekļa dioksīda ekvivalentu emisijas no nedzīvās koksnes, būtu jāņem vērā, ka aerobos apstākļos koksnes noārdīšanas process ir straujāks un rodas CO_2 , savukārt anaerobos apstākļos tas ir lēnāks, bet rodas 25 reizes spēcīgāka siltumnīcas efekta gāze – metāns CH_4 .



2.9. attēls. Vidējais \pm standartklūda (A) mitruma tilpuma (ūdens tilpums mitram paraugam/tilpums sausam paraugam) īpatsvars un (B) mituma masas īpatsvars ((parauga mitra masa –sausā masa)/parauga sausa masa) skujkokiem un lapu kokiem pa koksnes sadalīšanās pakāpēm. Norādītas P-vērtības katrai sadalīšanās pakāpei starp skujkokiem un lapu kokiem (Fraver et al., 2002).

Boreālajos mežos apraktā koksne biežāk atrodama skujkoku nekā lapu koku mežos to atšķirīgās zemsedzes veģetācijas, koksnes sadalīšanās dinamikas un klimatisko, edafisko apstākļu dēļ (Moroni et al., 2015). Pirmkārt, lapu koku mežos zemsedzē dominē vaskulārie augi, kuru virszemes daļas katru gadu atmirst un strauji sadalās (Lang et al., 2009), kamēr skujkoku mežos dominē sūnas, kas ir daudzgadīgi augi un to atmiršana notiek daudz lēnāk, turklāt tie samazina augsnes temperatūru un palielina tās mitrumu (Hagemann et al., 2010), daudz efektīvāk pārklājot kritālas. Otrkārt, līdzīgos apstākļos lapu koku koksne sadalās straujāk nekā skujkoku atšķirīga koksnes ķīmiskā sastāva dēļ (Strukelj et al., 2013; Weedon et al., 2009), neļaujot tai uzkrāties. Mazo dimensiju ($D < 10$ cm) koksne var tikt aprakta straujāk, pirms tās sadalīšanās, savukārt lielo dimensiju koksne ($D > 10$ cm) tiek aprakta ilgākā laika posmā, tādēļ tās sadalīšanās jau sākusies, veidojot saplacinātu elipsveida formu (Moroni et al., 2015). Piemēram, meta-analīzes (Moroni et al., 2015), kas ietver pētījumus no plaša Ziemeļu puslodes reģiona ($36\text{--}68^\circ$ ziemeļu platums), rezultāti liecina, ka boreālajos mežos apraktās koksnes īpatsvars pieauga līdz ar koksnes sadalīšanās pakāpi (2.10. attēls). Nedaudz sadalījusies koksne (1–3) sastādīja mazāk par 10% no kopējā apraktās koksnes daudzuma, bet koksne lielākajās sadalīšanās pakāpēs sastādīja 20–40% un 40–75% attiecīgi sadalīšanās pakāpē 4 un 5 (Moroni et al., 2015). Kopumā šajos mežos apraktā koksne sastāda 20–30% no kritālu apjoma (bez sausokņiem).



2.10. attēls. Apraktās koksnes īpatsvars pa tās sadalīšanās pakāpēm un mežu zonām (Moroni et al., 2015).

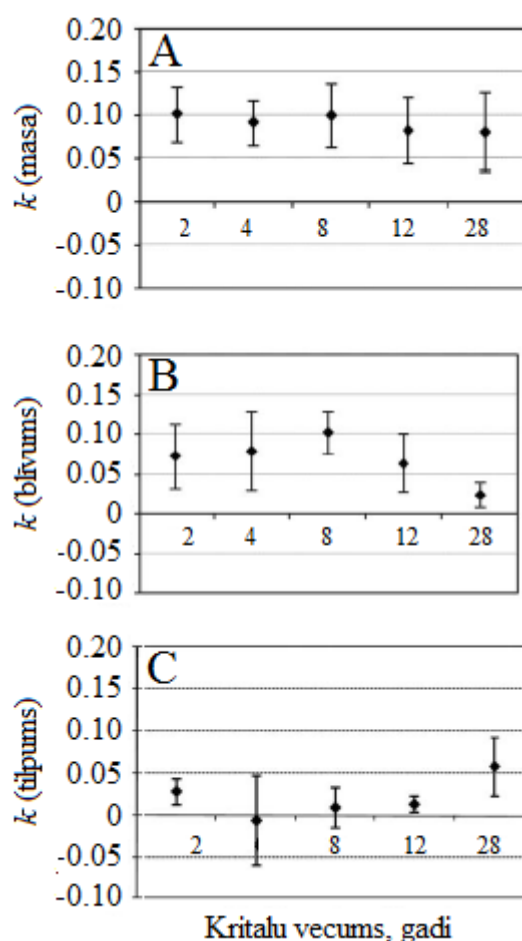
Lielākajā daļā pētījumu koksnes sadalīšanās tiek raksturota ar vienkāršu negatīvu eksponenciālu modeli (Harmon et al., 1986):

$$Y_t = Y_0 e^{-kt}, \quad (2.1)$$

kur Y_0 – sākotnējais nedzīvās koksnes daudzums,
 Y_t – atlikušais koksnes daudzums pēc laika t ,
 k – sadalīšanās ātruma konstante.

Sadalīšanās ātruma konstante k ir īpatsvars koksnes, kas sadalās katru gadu, tātad absolūtais koksnes daudzums, kas sadalās, ir atkarīgs no atlikušā koksnes daudzuma. Sadalīšanās konstanti iespējams aprēķināt gan no koksnes masas, gan blīvuma un tilpuma. Par vispiemērotāko parametru šim aprēķinam Müller-Using un Bartsch (2009) atzinuši koksnes masu, jo konstantes k variācija atkarībā no nedzīvās koksnes vecuma masai, salīdzinot ar koksnes blīvumu un tilpumu, ir vismazākā (2.11. attēls). Sadalīšanās konstantes, kas aprēķinātas, izmantojot dažādus parametrus, uzrāda ievērojamas atšķirības (2.11. attēls), tādēļ to salīdzināšanai starp pētījumiem nepieciešams pievērst uzmanību tās aprēķina metodikai. Kopumā sadalīšanās ātruma konstante uzrāda ievērojamas atšķirības atkarībā no koku sugas un koksnes dimensijām, un Ziemeļu mežos tā (aprēķināta gan no koksnes blīvuma, gan masas) ir no 0,0025 līdz 0,071 (Laiho, Prescott, 2004). Piemēram, Norvēģijas dienvidos egļu zāgbaļķiem, kas atstāti pēc kailcirtes, sadalīšanās ātruma konstante (aprēķināta no blīvuma) $k = 0,033$ (3,3% gadā), ar variāciju no 0,017 līdz 0,049 atkarībā no to dimensijām, saskares ar augsni un augsnes mitruma (Næsset, 1999). Savukārt Krievijas ziemeļrietumos sadalīšanās ātruma konstante (aprēķināta no blīvuma) eglei, priedei un bērzam bijusi attiecīgi $k = 0,034$, $0,033$ un $0,045$ (Krankina, Harmon, 1995). Pieņemot konstanti $k = 0,035$ un ņemot vērā jaunas nedzīvās koksnes rašanos pēc Ilvessalo (1920) veiktiem aprēķiniem, Siitonen (2001) aprēķinājis, ka pieaugušās normāla mitruma egļu audzēs Somijas dienvidu boreālajos mežos audzēs ar sākotnējo krāju $400 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ un nedzīvās koksnes daudzumu $110 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ aptuveni puse no nedzīvās koksnes sadalītos 20 gadu laikā, 75% 40 gadu laikā un 95% 85 gadu laikā, savukārt, ja $k = 0,030$, tāds koksnes daudzums sadalītos attiecīgi 25, 50 un 100 gadu laikā.

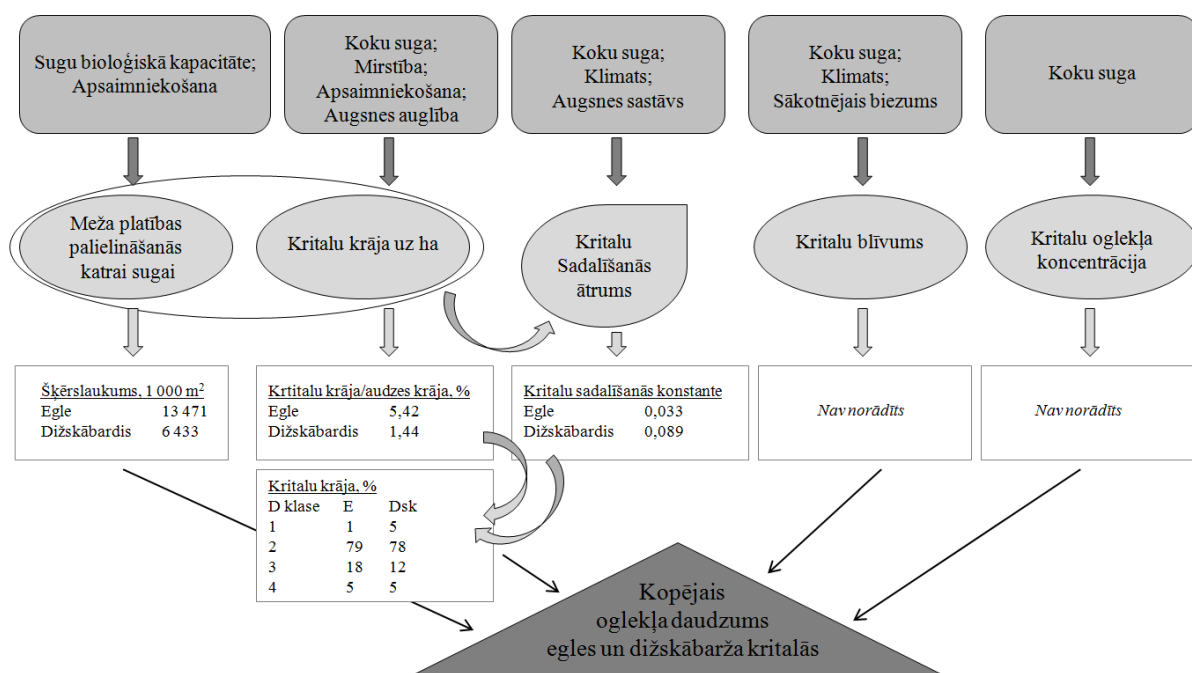
Daudz retāki ir pētījumi, kuros koksnes sadalīšanās vērtēta ar atkārtotiem mērījumiem. Šādā veidā aprēķināts, ka Zviedrijas dienvidos hemiboreālajos mežos lielu dimensiju egļu pilnībā sadalās aptuveni 70 gadu laikā (Liu, Hytteborn, 1991), kamēr Zviedrijas centrālajā daļā boreālajos mežos augstāk virs jūras līmeņa – vismaz 200 gadu laikā (Hofgaard, 1993).



2.11. attēls. Vidējā koksnes sadalīšanās konstante k (\pm standartnovirze) lielu dimensiju ($D > 10$ cm) dižskābarža koksnei atkarībā no kritālu vecuma un (a) koksnes masas, (b) koksnes blīvuma un (c) koksnes tilpuma (Müller-Using, Bartsch, 2009).

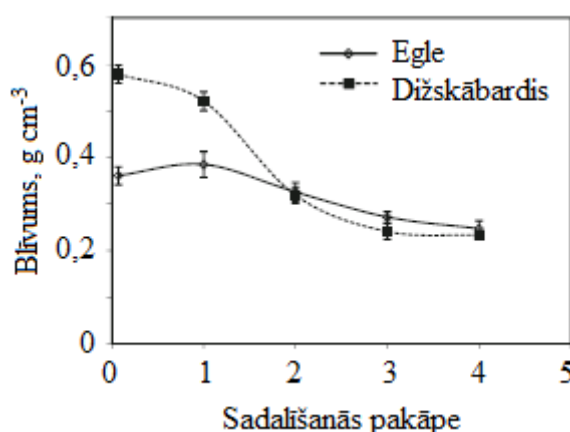
1.2.5. Oglekļa daudzums nedzīvajā koksnē

Oglekļa koncentrāciju koksnē ietekmē virkne faktoru (2.12. attēls). Lai aprēķinātu nedzīvajā koksnē esošo oglekļa daudzumu, jāzina divi rādītāji: (1) oglekļa koncentrācija un (2) koksnes blīvums. Līdz šim oglekļa aprēķiniem tiek lietotas starptautiski pieņemti lielumi – oglekļa koncentrācija 50%, un koksnes blīvums atbilstoši sugai (IPCC, 2003). Šo pieņemto vērtību izmantošana aprēķinos rada ievērojamas kļūdas, jo oglekļa koncentrācija būtiski atšķiras starp koku sugām (Wegglar et al., 2012), bet koksnes blīvums samazinās, palielinoties tās sadalīšanās pakāpei (Harmon et al., 1986; Wegglar et al., 2012). Attiecinot dzīvās koksnes blīvumu uz nedzīvo koksni, aprēķinātais oglekļa daudzums tajā pārsniedz faktisko (Harmon et al., 1986).

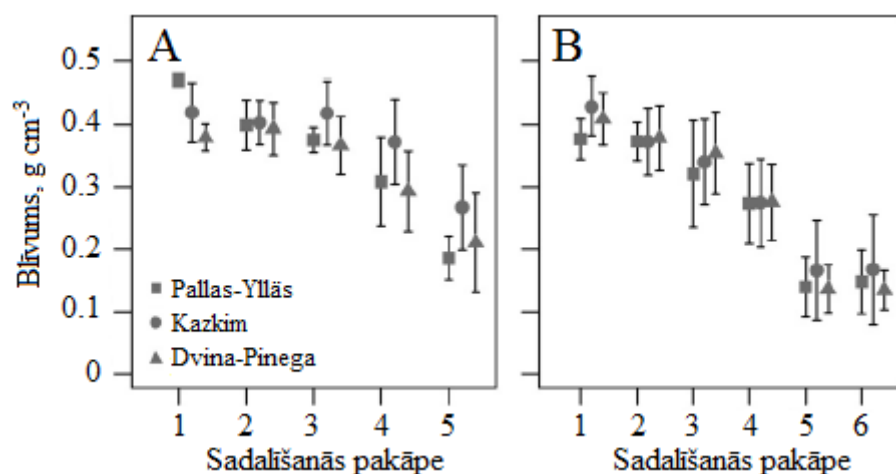


2.12 attēls. Oglekļa koncentrāciju koksne ietekmējošie faktori, izmantojot egli un dižskābardī kā piemēru (Weggler et al., 2012).

Sadalīšanās pakāpe un koku suga izskaidro vairāk nekā 80% no koksnes blīvuma variācijas (Seedre et al., 2013). Pieaugot koksnes sadalīšanās pakāpei, būtiski samazinās koksnes blīvums – salīdzinot sadalīšanās pakāpi 1 (nesen atmirusi, joprojām sulu saturoša koksne) un 4 (mīksta, viegli caurdurama koksne), koksnes blīvums eglei samazinājās par 36%, dižskābardim par 56% – attiecīgi no 0,39 līdz 0,25 g cm⁻³ un no 0,52 līdz 0,23 g cm⁻³ (2.13. attēls; Weggler et al., 2012). Līdzīgus rezultātus eglei (0,43–0,31 g cm⁻³) ieguvuši Aakala (2010; 2.14. attēls), Bütler et al. (2007), Fraver et al. (2002), Sandström et al. (2007), Seedre et al. (2013), u.c. autori.



2.13 attēls. Vidējais nedzīvās koksnes blīvums (\pm standartklūda) eglei un dižskābardim dzīvai koksnei (0) un pa koksnes sadalīšanās pakāpēm (1–4) (Weggler et al., 2012).



2.14. attēls. Koksnes blīvums (\pm standartnovirze) egles sausokņiem (A) un kritalām (B) pa sadalīšanās klasēm un pētījuma objektiem (Aakala, 2010).

Oglekļa koncentrācija būtiski atšķiras ne tikai starp koku sugām (Lamlom, Savidge, 2003; Weggler et al., 2012), bet arī koksnei no mizas (Harmon et al., 2013). Ziemeļamerikā būtiskas atšķirības oglekļa koncentrācijā augošiem (dzīviem) kokiem konstatētas 41 koku sugai, un lapu kokiem tā bija no 46,27 līdz 49,97%, skujukokiem no 47,21 līdz 55,2% (Lamlom, Savidge, 2003), Vācijā dižskābarža oglekļa koncentrācija ir 48,9–50,7% (Joosten et al., 2004). Lielāks oglekļa saturs skuju koku koksne skaidrojams ar augstāku lignīna saturu tajos, salīdzinot ar lapu kokiem (Lamlom, Savidge, 2003). Līdzīgi oglekļa daudzums agrīnajā koksne ir augstāks nekā vēlīnajā koksne (Lamlom, Savidge, 2003), norādot, ka ātraudzīgie koki satur augstāku oglekļa koncentrāciju nekā lēnāk augoši koki. Nedzīvajai koksnei konstatēta līdzīga tendence. Piemēram, Šveicē oglekļa koncentrācija eglei bija 49,3% un dižskābardim – 47,6%, Zviedrijā eglei 50,0%, priei 51,2% (Sandström et al., 2007). Vienas sugas ietvaros oglekļa koncentrācija dzīvai un nedzīvai, kā arī dažādās sadalīšanās pakāpēs koksnei ir līdzīga (Weggler et al., 2012) vai pat nedaudz pieaug (Sandström et al., 2007; 2.4. tabula). Kopumā, nedzīvajai koksnei sadaloties, tajā piesaistītā oglekļa masa uz hektāru būtiski samazinās (Sandström et al., 2007; 2.5. tabula).

2.4. tabula. Oglekļa koncentrācija priedes un egles nedzīvās koksnes (izņemot sausokņus) sausnē (Sandström et al., 2007)

Sadalīšanās pakāpe	Oglekļa koncentrācija, %	
	Priede	Egle
0	50,32	49,22
1	50,52	49,17
2	51,46	49,68
3	51,46	50,81
4	52,23	51,27
Vidēji	51,20	50,03

2.5. tabula. Oglekļa masa uz hehtāru priedes, egles un lapu koku (galvenokārt bērzu) nedzīvajā koksne pa sadalīšanās pakāpēm (Sandström et al., 2007)

Sadalīšanās pakāpe	Oglekļa masa, mg C ha ⁻¹		
	Priede	Egle	Lapu koki
0 un 1	0,157	0,21	0,118
2	0,053	0,04	0,048
3	0,074	0,026	0,025
4	0,055	0,025	0,014
Kopā	0,339	0,302	0,205

Nedzīvās koksnes aprēķinos priedei iekļauti arī sausokņi, eglei un lapu kokiem tikai kritālas.

Šveicē Weggler et al. (2012) salīdzinājuši oglekļa daudzumu, kas aprēķināts pēc starptautiski pieņemtajiem lielumiem, un oglekļa daudzumu, kas aprēķināts, izmantojot pētījuma ietvaros mērītus (empīriski iegūtus) lielumus. Izmantojot empīriski iegūto oglekļa koncentrāciju, aprēķinātais oglekļa saturs egles nedzīvajai koksnei bija par 1,4% un dižskābarža nedzīvajai koksnei – par 4,7% mazāks nekā aprēķināts, izmantojot starptautiski pieņemto (50%) oglekļa koncentrāciju. Savukārt, aprēķinos izmantojot iegūtās koksnes blīvuma vērtības, aprēķinātais oglekļa saturs eglei bija vēl par 17,8% un dižskābardim vēl par 41,6% mazāks, salīdzinot ar aprēķināto, izmantojot pieņemtās vērtības. Aprēķinos papildus iekļaujot klimata modeļus, kas prognozē reģiona klimatam atbilstošu nedzīvās koksnes blīvumu, aprēķinātais oglekļa daudzums vēl papildus samazinājās eglei par 3,9%, dižskābardim par 1,3%. Tātad kopumā, pielietojot iegūtās vērtības, aprēķinātais oglekļa daudzums egles nedzīvajā koksne ir par 23,1% un dižskābarža nedzīvajā koksne par 47,6% mazāks, salīdzinot ar aprēķiniem, izmantojot starptautiski pieņemtās koksnes blīvuma (eglei 0,40 g cm⁻³, dižskābardim 0,58 g cm⁻³ (IPCC, 2003)) un oglekļa koncentrācijas vērtības. Attiecinot iegūtās vērtības mežā esošajam nedzīvās koksnes daudzumam, kopumā aprēķinātais oglekļa daudzums Šveices mežos bija par 31% zemāks. Autori paredz, ka, iegūstot vērtības maza izmēra nedzīvajai koksnei un saknēm, aprēķinātais oglekļa daudzums samazināsies vēl par 16% (Weggler et al., 2012). Šie rezultāti liecina, ka nedzīvā koksne, iespējams, nav tik ievērojama oglekļa krātuve kā uzskatīts līdz šim.

1.2.6. Zemsega un augsne (humuss, minerālaugsne, kūdra)

Zemsega vairumā pētījumu sevī ietver nobiras (lapas, skujas, sīkos zarus) un uzsūcošās saknes, un tās dziļums boreālajos mistrotos mežos var sasniegt 10 cm (Shrestha, Chen, 2010). Lai gan uzsūcošās saknes pēc savas būtības ir dzīvā biomasas, šī krātuve nereti tiek iekļauta pie zemsegas vai augsnes tās izmēru un atrašanās vietas dēļ; savukārt lielo frakciju saknes (salīdzinoši vienkāršāk atdalīt no zemsegas un augsnes lielāko dimensiju dēļ) lielākoties tiek iekļautas pie dzīvās biomasas. Tās uzkrāšanos meža augsne galvenokārt nosaka audzes sugu sastāvs, ražība un reģionālais klimats (Nalder, Wein, 1999). Aprēķināts, ka zemsega satur aptuveni 15% oglekļa (Shrestha, Chen, 2010). Tomēr pētījumi par zemsegas ietekmi uz ekosistēmas oglekļa piesaisti/emisijām ir reti un nesniedz pilnvērtīgu priekšstatu par dažādu faktoru (piemēram, meža tips, audzes vecums, koku sugas) ietekmi. Iespējams, tieši ietekmējošo faktoru un to kombināciju skaits, kas nosaka nevienmērīgo zemsegas horizontālo izvietojumu (piemēram, lielāks nobiru slāņa dziļums zem kokiem), vertikālo struktūru (piemēram, sugu (skujkoku–lapukoku) nomaiņa) un nobiru slāņa uzkrāšanās/sadalīšanās dinamiku (piemēram, mikroklimatiskie apstākļi egļu grupā atšķiras no apstākļiem netālu augošā priežu grupā), tādejādi apgrūtinot rezultātu vispārināšanu, ir iemesls šādu pētījumu

trūcumam. Turklāt vecās audzēs un mežos šī apstākļu dažādība ir izteiktāka kā audzēs, kur tiek veikta saimnieciskā darbība.

Taigas mežos aprēķinātā oglekļa sadalījuma attiecība uzsūcošajās saknēs un nobirās (C daudzums saknēs/C daudzums nobirās) ir no 0.3 līdz 69.5, un lielāka sakņu frakcija ir skujkoku mežos (*Picea glauca* (Moench) Voss), salīdzinot ar lapu koku mežiem (*Populus balsamifera*), kā arī sukcesijas sākumā, salīdzinot ar tās vēlākiem posmiem (Ruess et al., 1996). Tas saistīts ar koku sugu ekoloģiskajām atšķirībām – sugām ar seklu sakņu sistēmu tā var tikt iekļauta zemsegā, bet sugām ar dziļu sakņu sistēmu – augsnē (Jandl et al., 2007). Tāpat skujkoku audzēs (klinškalnu priede *Pinus contorta*) zemsegā konstatēts augstāks oglekļa daudzums attiecībā pret citiem augsnes elementiem (C/N, C/P, C/Ca, C/K, C/Mg svāra (g) attiecība) nekā lapu koku (parastais ozols *Quercus robur*) audžu zemsegā, skaidrojot to ar lēnāku skujkoku nobiru sadalīšanos (Vesterdal, Raulund-Rasmussen, 1998).

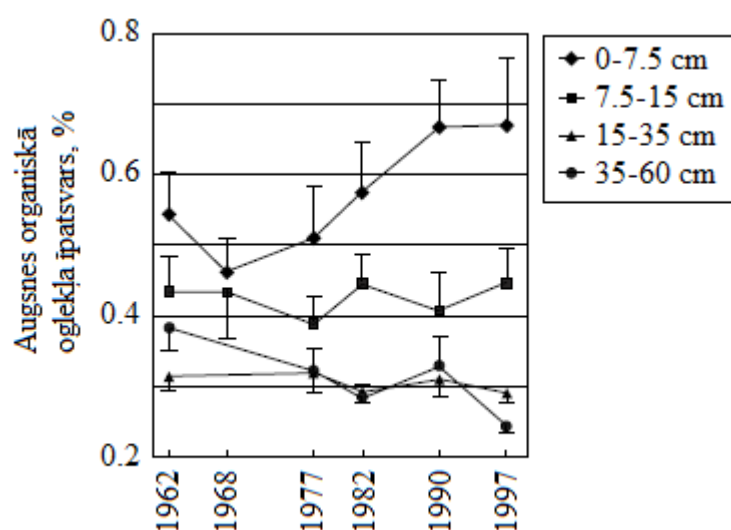
Zemsegā uzkrātais ogleklis ir fizikāli un ķīmiski nestabilāks, t.i., sadalās vieglāk nekā ogleklis minerālaugsnē, un var tikt atgriezts atmosfērā dažu dekāžu laikā (Covington, 1981), tādējādi, mainoties apstākļiem (piemēram, straujāka nobiru sadalīšanās vasaras sezonā salīdzinot ar ziemas sezonu), zemsega salīdzinoši strauji var kļūt no oglekļa krātuves par tā emisiju avotu.

Augsne sastāda ievērojamu meža ekosistēmas daļu, un tai ir nozīmīga loma oglekļa aprites ciklā. Augsnes oglekļa daudzums ir tieši atkarīgs no augsnes raksturlielumiem (augšnes slāņa biezums, tās vecums, ķīmiskais un fizikālais sastāvs) un klimata (ietekmē organiskās vielas sadalīšanās ātrumu); turklāt tikai neliela daļa no augos esošā oglekļa tiek uzkrāts augsnē stabilos savienojumos. Līdzīgi kā citām ekosistēmas krātuvēm (piemēram, dzīvajai koksnei, dažādos pētījumos var būt izmantots atšķirīga augsnes definīcija. Vienota iedalījuma izveidi apgrūtināta tās veidošanās process – nepieciešams definēt, līdz kādam brīdim nedzīvā koksne un nobiras pieskaitāmas pie nedzīvās koksnes un zemsegas krātuvēm, un kurā brīdī tās pieskaitāmas pie augsnes. Piemēram, veidojot metodiku nedzīvās koksnes vērtēšanai sadalīšanās pakāpēs, tiek definēti parametri (blīvums, struktūra, dimensijas), kurus pāršniedzot kritala vairs netiek uzskatīta par nedzīvās koksnes, bet gan par augsnes daļu.

Kopumā oglekļa aprites ātrums atkarīgs no tā savienojumu veida (stabils vai nestabils), vietas klimatiskajiem apstākļiem un augsnes īpašībām – māla daļiņu satura, augsnes mitruma, pH un barības vielu satura (Jandl et al., 2007). Kopumā pasaulē vērojama tendence augsnes oglekļa daudzumam palielināties līdz ar ģeogrāfisko platumu (Jobbágy, Jackson, 2000), tomēr atsevišķos reģionos, tai skaitā Skandināvijā vērojama pretēja pāreja, un augstāks augsnes oglekļa saturs minerālaugsnē ir dienvidu daļā (Callesen et al., 2003), kas visticamāk saistīts ar augstāku nokrišņu daudzumu un gaisa temperatūru, kā arī īsāku laiku kopš augsnes veidošanās. Arī oglekļa aprites ātrums atšķiras starp reģioniem. Boreālajos mežos uz kūdras augsnēm to ierobežo lielais augsnes mitrums, boreālajos un kalnu reģiona mežos to ierobežo īsā veģetācijas sezona, bet Vidusjūras reģiona mežos – vasaras sausuma periodi (Jandl et al., 2007).

Galvenais augsnes oglekļa dioksīda emisiju avots ir uzsūcošās saknes, jo tās sadalās straujāk par virszemes nobirām (Ruess et al., 1996). Oglekļa saturs augsnē visbiežāk tiek noteikts, izmantojot uz modeļiem balstītus aprēķinus, jo tā empīrisko mērījumu veikšana ir sarežģīta (Framstad et al., 2013). Tiek lēsts, ka kopējais augsnes ogleklis pasaulē ir aptuveni 1500 Gt augšējā 1 m slānī un, iespējams, vēl 900 Gt oglekļa 1–2 m dziļumā (Batjes, 1996). Oglekļa saturs augsnē ir atkarīgs no oglekļa ieneses un pārejas atmosfērā augsnes elpošanas procesā (Jandl et al., 2007). Modelēšanas rezultāti liecina, ka Eiropā meža augsnes satur 30–

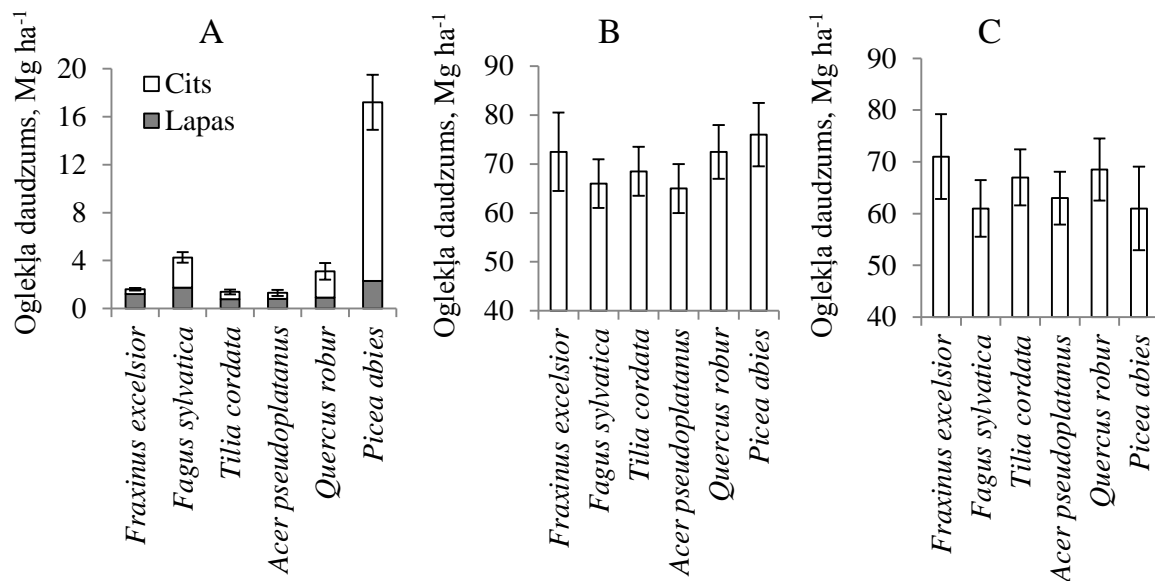
40% no kopējā oglekļa daudzuma meža ekosistēmā (Liski et al., 2002). Savukārt empīriskie pētījumi 40 gadu periodā pēc terpentīna priedes *Pinus taeda* audzes stādīšanas uz noplicinātas augsnes (aptuveni gadsimtu šī augsne izmantota kokvilnas un lauksaimniecības kultūru audzēšanai, samazinot organiskās vielas daudzumu augsnē) ASV Dienvidkarolīnas štatā liecina, ka, lai gan augsnes oglekļa saturs pamazām pieaug līdz ar audzes vecumu, tā uzkrājumi minerālaugsnē ir nelieli – augsnes ogleklis sastādīja mazāk par 1% no kopējā ekosistēmas oglekļa krājuma, 80% sastādot kokaudzei, 20% zemsegai (2.15. attēls; Richter et al., 1999). Tas skaidrots ar salīdzinoši straujo augsnes organiskās vielas sadalīšanos, jo tikai neliela daļa no augos esošā oglekļa tiek uzkrāts augsnē stabilos savienojumos, daļa oglekļa tiek emitēta atmosfērā un daļa – ieskalota dziļākos augsnes slāņos.



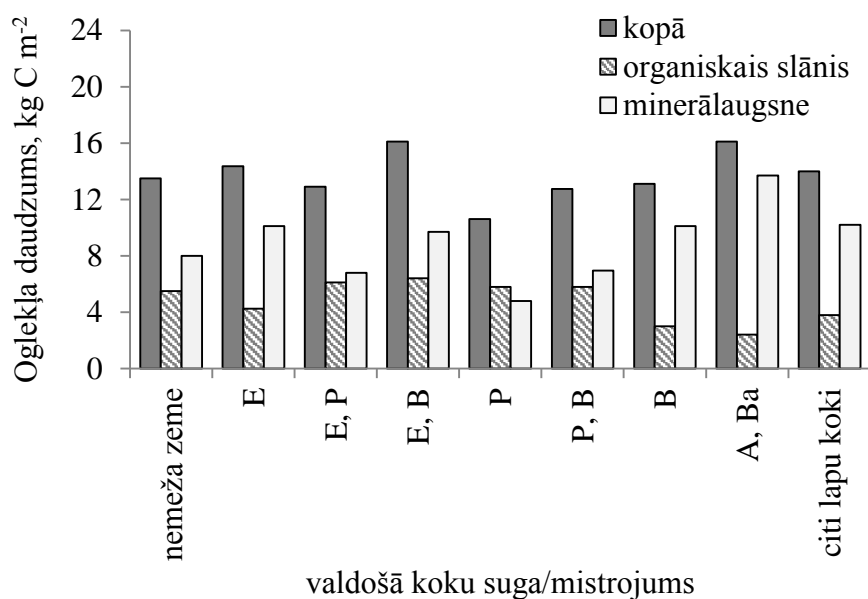
2.15. attēls. Augsnes organiskā oglekļa īpatsvars dažāda dziļuma augsnes slāņos atkarībā no laika kopš terpentīna priedes audzes stādīšanas bijušajā lauksaimniecības zemē (kokvilnas plantācija). Ar simboliem norādītas astoņu ilglaicīgo parauglaukumu vērtības un to standartklūdas (Richter et al., 1999).

Par to liecina arī Vesterdal et al. (2008) pētījums par oglekļa saturu augsnē dažādu koku sugu tīraudzēs uz minerālaugsnēm (sešos Dānijas reģionos ar salīdzinoši nelieliem atšķirīgiem augsnes un meteoroloģiskajiem apstākļiem katrai sugai ierīkoti vidēji 0,25 ha lieli parauglaukumi vienā atkārtojumā) 30 gadu vecumā. Izteiktas atšķirības konstatētas zemsegā – zem parastās egles $1,5 \text{ kg C m}^{-2}$, zem lapu kokiem $0,15$ līdz $0,45 \text{ kg C m}^{-2}$ (2.16. A attēls). Zemsegas (*forest floor*) sastāvā šajā pētījumā iekļautas nobiras (lapas, skujuas), kā arī zemsedze (lakstaugi) un koku saknes. Savukārt kopējais oglekļa saturs augsnē (līdz 30 cm dziļumam) bija līdzīgs (neatšķīrās statistiski būtiski), no $6,5$ līdz $7,5 \text{ kg C m}^{-2}$ (2.16. B attēls). Augstāks augsnes kopējais oglekļa saturs konstatēts Norvēģijā (izmantots nacionālās meža inventarizācijas parauglaukumu tīkls, kas ierīkots visā valsts platībā, bet gandrīz puse (48%) no parauglaukumiem ierīkota valsts austrumu daļā; De Wit, Kvindesland 1999) – atkarībā no valdošās koku sugas un mistrojuma oglekļa daudzums minerālaugsnē bija no 5 līdz $13,5 \text{ kg C m}^{-2}$ un kopējais oglekļa saturs augsnē bija no 11 līdz 16 kg C m^{-2} (2.17. attēls). Jāņem vērā, ka šajā pētījumā oglekļa saturs noteikts atšķirīga dziļuma (no 43 cm priedes audzēs līdz 62 cm bērzu audzēs) augsnes slāņiem, neļaujot tieši salīdzināt šos un augstāk minētā pētījuma rezultātus. De Wit un Kvindesland (1999) norādījuši, ka variācija starp audzēm vienas sugas ietvaros pārsniedz variāciju starp dažādu sugu audzēm (kopējā augsnes

oglekļa daudzuma variācijas rādītāji nav norādīti; oglekļa daudzumam augsnes organiskajā slānī standartnovirze sastādīja 60–105% no vidējā aritmētiskā) – tātad augsnes oglekļa saturu lielākā mērā nekā koku suga ietekmē citi faktori. Kopumā vairumā gadījumu lielāks oglekļa daudzums augsnē bijis mistraudzēs (2.17. attēls; De Wit, Kvindesland 1999). Konstatēta tendence, ka zem koku sugām ar augstāku oglekļa saturu zemsegā (egle un dižskābardis), bija mazāks minerālaugsnes oglekļa saturs nekā sugām (osis, kļava, liepa), ar zemāku oglekļa saturu zemsegā (2.16. C attēls), un lielāks oglekļa stabilo savienojumu daudzums konstatēts minerālaugsnēs zem tādām koku sugām, kuru zemsegas sadalīšanās ātrums ir lielāks (neveido biezu nobiru slāni). (Vesterdal et al., 2008).

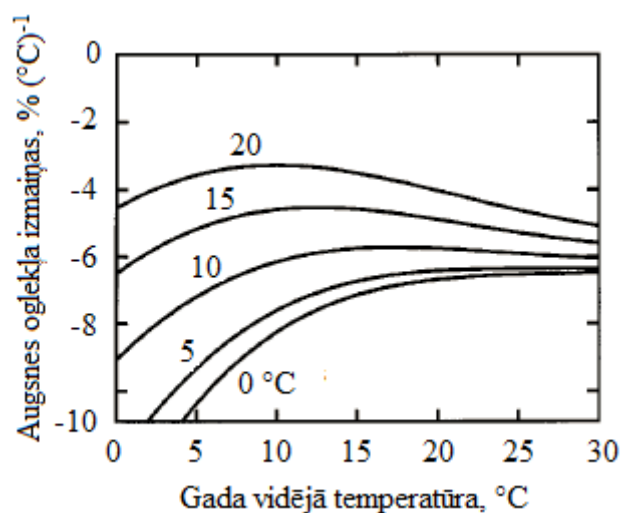


2.16. attēls. Oglekļa saturs (a) zemsegā (b) minerālaugsnē līdz 30 cm dziļumam un (c) kopējais augsnes oglekļa saturs dažādu sugu audzēs 30 gadu vecumā. Zemsega iedalīta divās kategorijās: lapas un cits (saknes, zemsedzes augi) (Vesterdal et al., 2008).

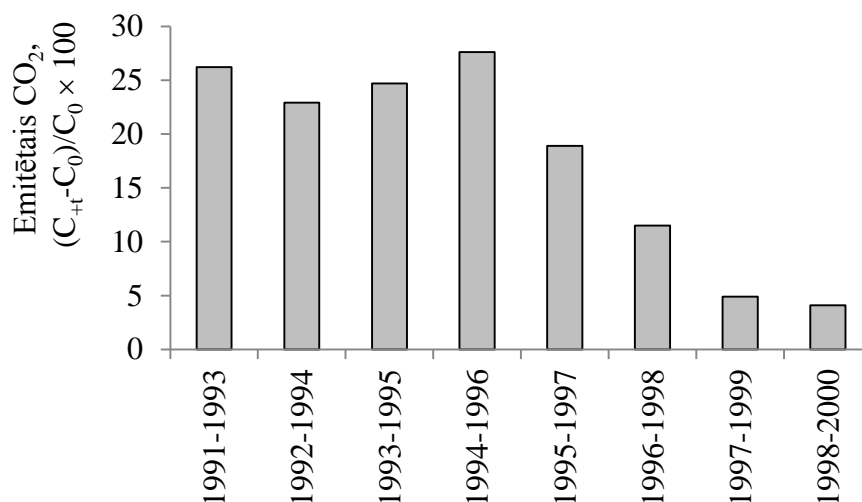


2.17. attēls. Oglekļa daudzums augsnē atkarībā no valdošās koku sugas (De Wit, Kvindesland 1999)

Nemot vērā ievērojamo oglekļa saturu augsnē globālā mērogā, pat nelielas izmaiņas oglekļa uzkrāšanas un noārdīšanās bilanci radītu būtiskas izmaiņas kopējā augsnes oglekļa uzkrājumā. Tiek lēsts, ka augsnes oglekļa uzkrājumu izmaiņas par 10% būtu līdzvērtīgas visa antropogēnā oglekļa dioksīda emisijām 30 gadu laikā (Kirschbaum, 2000). Oglekļa saturu augsnē ietekmē audzes ražība – Sulzman et al. (2005) neapsaimniekotā, vecā duglāzijas *Pseudotsuga menziesii*/hemlokegles *Tsuga heterophylla* audzē ASV Oregonas štatā konstatējuši pozitīvu sakarību starp augsnes elpošanu (oglekļa dioksīda emisijām no augsnes) un nobiru daudzumu – pēc divkārtša nobiru daudzuma palielināšanas (simulēta audzes ražības palielināšanās) oglekļa emisijas palielinājušās par 34%. Savukārt tiek uzskatīts, ka vidējās temperatūras paaugstināšanās ilgtermiņā samazinās augsnes organiskās vielas daudzumu, jo oglekļa emisijas augsnes elpošanas rezultātā paātrināsies lielākā mērā nekā organiskās vielas uzkrāšanās, un izteiktāka šī tendence sagaidāma aukstajos reģionos (2.18 attēls; Kirschbaum, 2000; Rustad et al., 2001). Citi autori norāda, ka oglekļa daudzuma samazināšanās temperatūras izmaiņu dēļ būs īslaicīga, jo samazināsies tikai nestabilo oglekļa savienojumu apjoms (2.19 attēls; Melillo et al., 2002).



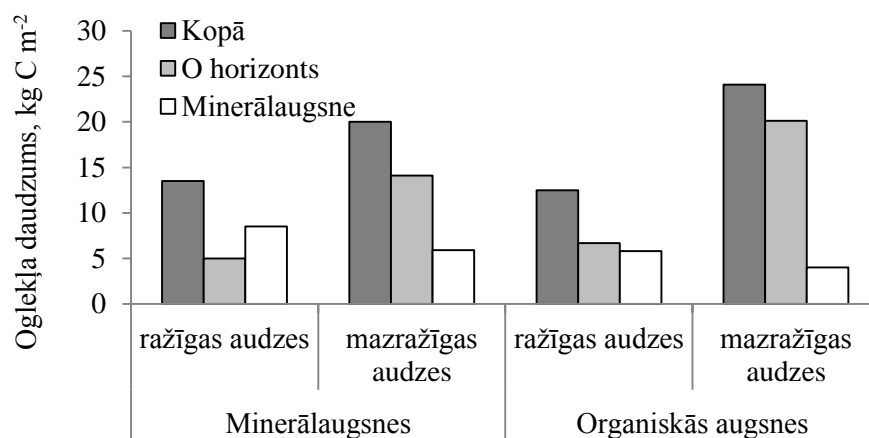
2.18 attēls. Modelētas augsnes oglekļa satura izmaiņas atkarībā no sākotnējās gada vidējās augsnes temperatūras un tās vidējām gada svārstībām 0, 5, 10, 15 un 20°C robežās (Kirschbaum, 2000).



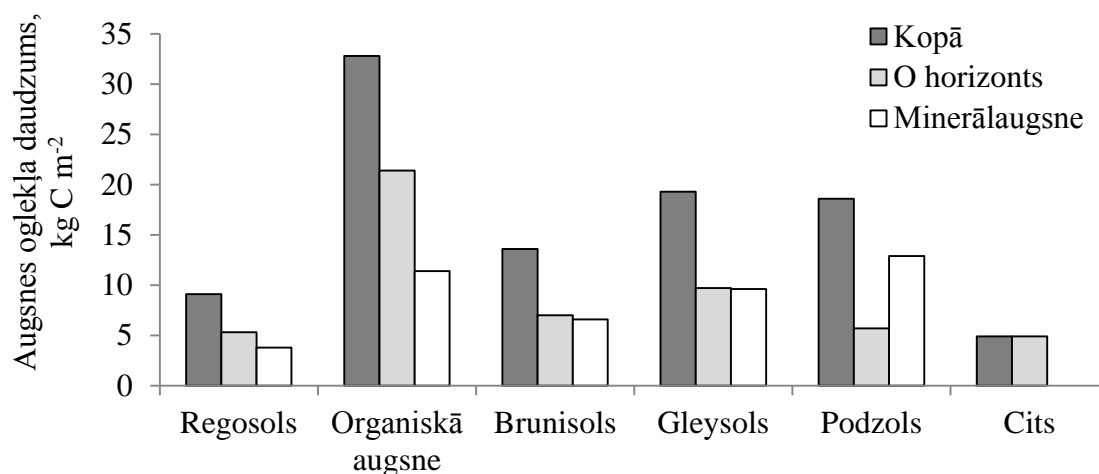
2.19 attēls. Trīs gadu vidējais slīdošais augsnes emitētā CO₂ īpatsvara palielinājums no augsnes ar palielinātu temperatūru (C₊), salīdzinot ar augsni ar dabisku temperatūru (C₀) (Melillo et al., 2002).

Augsnes tipa (sastāva) ietekme uz oglekļa piesaisti minerālaugsnē var būt dažāda. Auglīgas māla augsnes (sastāvā Fe un Al) var saturēt vairāk oglekļa nekā nabadzīgās minerālaugsnes, jo koku ražība (virszemes un apakšzemes biomasa) ir augsta (t.i. nodrošina nedzīvo koksni, nobiras) un organisko minerālu savienojumu veidošanās pasargā augsnes organisko vielu no sadalīšanās (Kaiser, Guggenberger, 2003). Savukārt nabadzīgās minerālaugsnes var saturēt vairāk oglekļa nekā auglīgās, jo tajās biomasas un nobiru sadalīšanās process ir lēns, un veidojas sarežģīti, stabili savienojumi starp organiskajām molekulām un metālu joniem (Berger et al., 2002; Vesterdal et al., 2006), kas tiek ieskaloti dziļākos augsnes slāņos, tādējādi ogleklis tiek izslēgts no aprites un nenonāk atmosfērā.

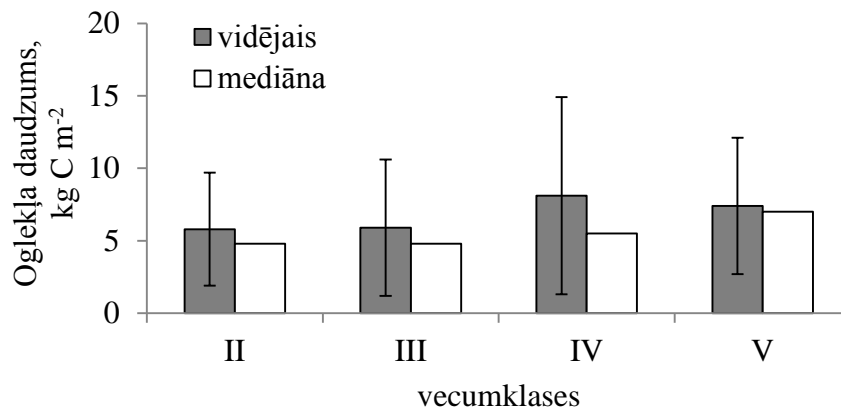
De Wit un Kvindesland (1999) analizējuši aptuveni 1 000 meža augsnes profilus, kas ievākti Norvēģijas meža statistiskās inventarizācijas laikā; audzes iedalītas “ražīgās” (>1 m³ ha⁻¹ gadā) un “mazražīgās” (0,1–1 m³ ha⁻¹ gadā), atkarībā no to tekošā ikgadējā pieauguma. Rezultāti liecina, ka uz minerālaugsnēm ražīgās audzēs ir augstāks augsnes oglekļa saturs nekā mazražīgās audzēs (attiecīgi 13 kg C m⁻² un 12 kg C m⁻²; 2.20. attēls), bet tas lielā mērā saistīts ar mazāku augsnes dziļumu pēdējās. Savukārt mazražīgās audzēs konstatēts lielāks oglekļa daudzums O horizontā (2.20. attēls), ko autori skaidro ar lielāku mitrumu mazražīgajās audzēs (kavē organiskās vielas sadalīšanos). No minerālaugsnēm visaugstākais oglekļa daudzums konstatēts podzola un gleja augsnēs – abās aptuveni 18 kg C m⁻², bet organiskajā (kūdras) augsnē tas bija ievērojami lielāks – aptuveni 33 kg C m⁻² (2.21. attēls). Egļu tīraudzēs oglekļa saturs O horizontā, palielinājies līdz ar audzes vecumu (2.22. attēls).



2.20. attēls. Oglekļa daudzums (mediānas) augsnes O horizontā un minerālaugsnē produktīvām un neproduktīvām audzēm uz kūdras un minerālaugsnēm (De Wit, Kvindesland, 1999).



2.21. attēls. Augsnes oglekļa daudzums organiskajā O horizontā un minerālaugsnē dažādos augsnes tipos Norvēģijā. „Cits” ietver augsnes, kuru dziļums ir par mazu tipa noteikšanai; pārsvarā sastāv no humusa slāņa un cilmieža (De Wit, Kvindesland, 1999).



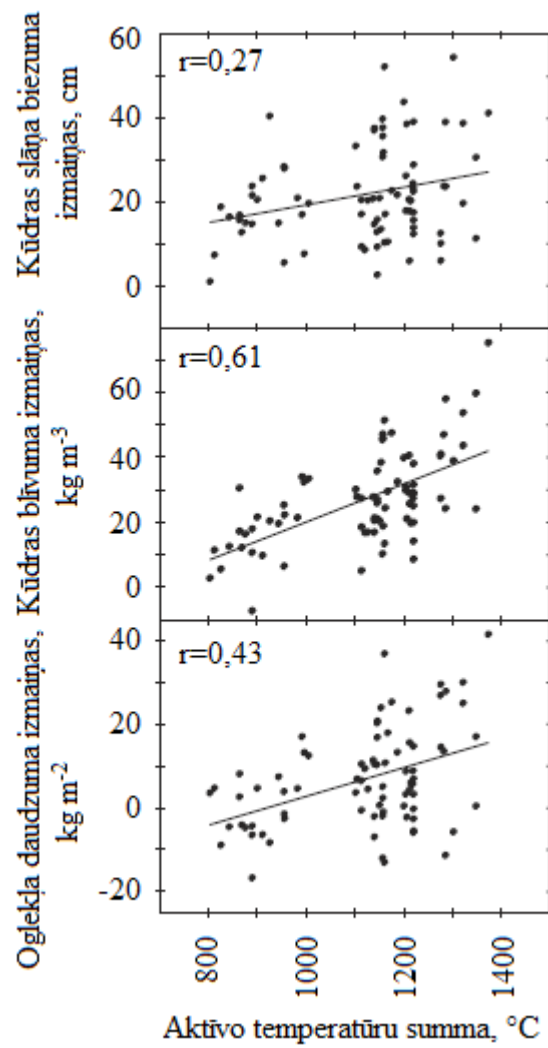
2.22. attēls. Vidējais (\pm standartnovirze) oglekļa daudzums un tā mediāna O horizontā ražīgās egļu tīraudzēs uz minerālaugsnes atkarībā no vecumklases. I vecumklase atbilst nesen veiktai kailcirtei, V vecumklase iever gan pieaugušas, gan vecas audzes (De Wit, Kvindesland, 1999).

Augsnes sastāvā bieži vien ietilpst ogles (amorfā oglekļa slānis vai atsevišķi ieslēgumi) un kūdra (nesadalījusies organiskā viela). **Ogļu frakcija** ir paliekas no vēsturiskiem meža ugunsgrēkiem (un atsevišķos gadījumos ainavas līmenī tiek izmantotas meža ugunsgrēku vēstures rekonstrukcijai). Lai gan ogļu daudzums augsnē parasti ir salīdzinoši neliels, ogleklis tajā ir gandrīz inertā formā, tādēļ ogles ir ilgtermiņa oglekļa krātuve (Ohlson et al., 2009). Vairākos eksperimentos meža ugunsgrēku ietekmē augsnes oglekļa daudzums palielinājies (Johnson, Curtis (2001) meta-analīze).

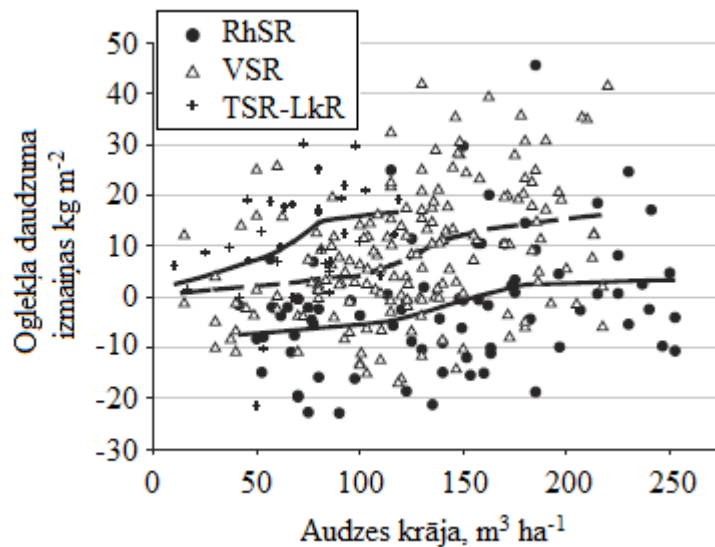
Mūsu reģionā izplatītāka ir oglekļa atrašanās **kūdras augsnēs**. Boreālās un subarktiskās kūdras augsnes kopumā sastāda 346×10^6 ha (356×10^6 ha pēc Tarnocai et al. (2009) aprēķiniem), no kuriem aptuveni 3,3% ir nosusināti (Gorham (1991) pēc Kivinen, Pakarinen (1981)). Aptuveni 14×10^6 ha aizņem mežaudzes (Minkkinen, Laine (1998) pēc Päivänen, Paavilainen (1990)), sastādot aptuveni 4% no kopējās kūdras augšņu platības. Mežos uz kūdras augsnes tā var saturēt pat vairāk nekā 90% no ekosistēmas kopējā oglekļa daudzuma (Gorham, 1991), kas skaidrojams gan ar zemo audžu ražību uz šādām (nenosusinātām) augsnēm, gan augsto oglekļa saturu kūdrā.

Informācija par oglekļa dinamiku saimnieciskās darbības maz ietekmētas kūdras augsnēs ir ļoti ierobežota, un atsevišķo pētījumu rezultāti nav vispārināmi. Lai izprastu kūdras augsnēs notiekošos ar oglekļa apriti saistītos procesus, daļā pētījumu salīdzinātas nosusinātas un nenosusinātas kūdras augsnes. Piemēram, De Wit un Kvindesland (1999) ražīgās (ikgadējais tekošais pieaugums $>1 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ gadā) audzēs uz organiskās augsnes konstatējuši zemāku oglekļa daudzumu, nekā mazražīgās (ikgadējais tekošais pieaugums $0,1\text{--}1 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ gadā) audzēs uz organiskās augsnes (2.20. attēls), un šo atšķirību skaidro ar nosusināšanas ietekmi uz organiskās vielas sadalīšanās ātrumu – aerobos apstākļos tā norit straujāk nekā anaerobos apstākļos. Tomēr gaisa apmaiņas uzlabošanai augsnē (nosusināšanai) ir pozitīva ietekme uz koku augšanu (Laiho, Finér, 1996) un līdz ar to arī nobiru daudzumu. Somijas ziemeļos ($60\text{--}66^\circ$ ziemeļu platums) Minkkinen un Laine (1998) veikuši kūdras slāņa biezuma, kūdras blīvuma un tās oglekļa satura tiešus mērījumus no 273 kūdras augsnēm (875 parauglaukumi) vidēji 60 gadus pēc nosusināšanas un salīdzinājuši tos ar mērījumiem tām pašām augsnēm pirms nosusināšanas. Kūdras slānis samazinājies par 22 ± 17 cm (vidējais \pm standartnovirze) jeb par 11–34% no sākotnējā biezuma, un konstatēts, ka nogabalos ar

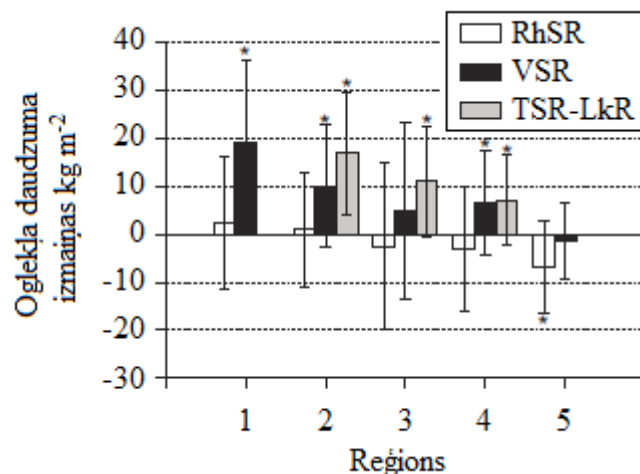
nozīmīgāku kūdras slāņa samazināšanos ir arī augstāka mežaudzes krāja. Kūdras blīvums 0–80 cm dziļā slānī palielinājies par $26 \pm 15 \text{ kg m}^{-3}$; kūdras blīvuma palielinājums bija izteiktāks tuvu augsnes virskārtai, samazinoties līdz ar tās dziļumu. Oglekļa daudzums palielinājies par $5,9 \pm 14,4 \text{ kg m}^{-2}$, kas ir aptuveni 100 g m^{-2} gadā, ja pieņem lineāru tā samazinājumu 60 gadu laikā. Oglekļa daudzuma izmaiņas (starpība starp oglekļa daudzums pēc un pirms nosusināšanas) pozitīvi un būtiski korelēja ar temperatūras summu (2.23. attēls) un audzes krāju (2.24. attēls), bet negatīvi – ar barības vielu saturu (noteikts pēc zemsegas sugu sastāva) un kūdras slāņa biezumu pirms nosusināšanas. Autori norāda, ka oglekļa blīvuma un satura izmaiņas radījusi jauna oglekļa piesaiste caur primāro produkciju, īpaši koku mazo sakņu frakcijas palielināšanās. Lielāks oglekļa satura palielinājums nabadzīgākos augsnes tipos (2.25. attēls) skaidrojams ar lielāku mazo sakņu frakciju pieaugumu tajos (Finér, Laine, 1998), kā arī lēnāku organiskās vielas sadalīšanos. Aukstākajos reģionos (5) koku reakcija uz nosusināšanu ir neliela, un primārā produkcija nespēj kompensēt oglekļa satura samazināšanos (2.25. attēls; Minkkinen, Laine, 1998). Tātad Minkkinen un Laine (1998) pētījuma rezultāti norāda, ka kūdras slāņa samazināšanās galvenokārt notikusi fizikālu struktūras izmaiņu dēļ (ūdens līmeņa kritums), un tās oksidācijai bijusi mazāka ietekme uz pētītajiem kūdras slāņa parametriem.



2.23. attēls. Korelācija starp aktīvās temperatūras ($>5^{\circ}\text{C}$) summu un (a) kūdras slāņa samazināšanos, (b) kūdras blīvumu un (c) oglekļa saturu 60 gadus pēc nosusināšanas Somijas ziemeļu daļā (Minkkinen, Laine, 1998).



2.24. attēls. Oglekļa daudzuma (starpība starp oglekļa daudzumu pēc un pirms nosusināšanas) izmaiņas 60 gadus pēc nosusināšanas atkarībā no audzes krājas. Augšņu auglība samazinās RhSR > VSR > TSR-LkR; RhSR – sugām bagāts grīšļu-bērzu-priežu purvs; VSR – grīšļu-priežu purvs; TSR – spīlāju-grīšļu-priežu purvs; LkR – grīšļu-sfagnu-priežu purvs (Minkkinen, Laine, 1998).



2.25. attēls. Oglekļa daudzuma (starpība starp oglekļa daudzumu pēc un pirms nosusināšanas) izmaiņas 60 gadus pēc nosusināšanas atkarībā no kūdras augšņu tipa un reģiona. Augšņu auglība samazinās RhSR > VSR > TSR-LkR, reģionu vidējā temperatūras summa un veģetācijas periods samazinās no 1 līdz 5. RhSR – sugām bagāts grīšļu-bērzu-priežu purvs; VSR – grīšļu-priežu purvs; TSR – spīlāju-grīšļu-priežu purvs; LkR – grīšļu-sfagnu-priežu purvs. * – statistiski būtiskas atšķirības (Minkkinen, Laine, 1998).

Kopumā pētījumu (De Wit, Kvindesland, 1999; Minkkinen, Laine, 1998) rezultāti norāda, ka nosusināšanai var būt sākotnēja negatīva ietekme, palielinot CO₂ emisijas, bet ilgtermiņā (60 gadus pēc nosusināšanas) atkarībā no reģiona klimata un augsnes auglības piesaistītā oglekļa daudzums var palielināties gan kūdras augsnē, gan koku virszemes biomasā. Tomēr jāņem vērā, ka veikto empīrisko pētījumu skaits ir pārāk mazs, lai šos rezultātus vispārinātu. Līdzīgi lielā ietekmējošo faktoru (audzes sugu sastāvs, tās vecums un vertikālā/horizontā struktūra, klimats) skaita dēļ joprojām trūkst informācijas par dažādiem

aspektiem oglekļa piesaistē minerālaugsnēs un zemsegā. Šādas informācijas trūkums, ņemot vērā ievērojamo oglekļa daudzumu šajās krātuvēs (īpaši – augsnē), nozīmīgi ietekmē aprēķinu precizitāti par kopējo oglekļa daudzumu meža ekosistēmā.

1.3. Dabisko traucējumu ietekme

Oglekļa apjoma dinamiku visvairāk ietekmē traucējumi, no kuriem vislielākos postījumus mūsu reģionā nodara vējgāzes un ugunsgrēki (Schelhaas et al., 2003). Dažādu traucējumu varbūtība pieaug līdz ar audzes krāju un vecumu (Schelhaas et al., 2003), un tie ir neatņemama ekosistēmas sukcesijas daļa. Neliela mēroga traucējumi, t.i. atsevišķu koku vai nelielu to grupu mirstība, piemēram, dendrofāgo kukaiņu, slimību, zibens rezultātā, veicina pakāpenisku audzes atjaunošanos. Savukārt liela mēroga, t.i. audzes vai ainavas līmeņa traucējumi, kas visbiežāk rodas vēja, uguns vai dendrofāgo kukaiņu masveida savairošanās ietekmē, veicina strauju koku paaudžu maiņu, tomēr arī šādās audzēs saglabājas atsevišķi veci koki, turklāt rodas liels apjoms nedzīvās koksnes. Šādu liela mēroga traucējumu gadījumos salīdzinoši īsā laika posmā var tikt emitēts gadu desmitu un simtu laikā uzkrātais oglekļa daudzums (Körner, 2003). Savukārt traucējuma neskartā mežā kopējā ekosistēmas oglekļa piesaiste var būt ilgtermiņā nemainīga (Wardle et al., 2012).

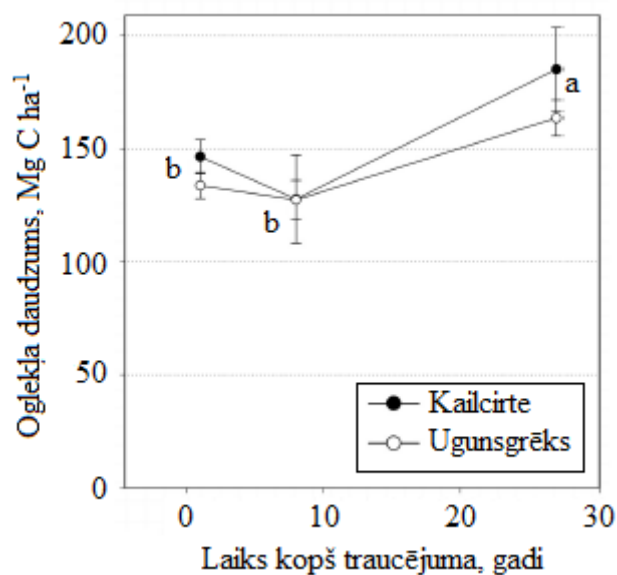
Traucējumu atkārtosšanās biežums lielā mērā ir atkarīgs no audzes vecuma. Piemēram, dažādu mežu apsaimniekošanas stratēģiju ietekmi uz to oglekļa bilanci modelējuši Seidl et al. (2014). Salīdzinot ar pašreizējo mežu apsaimniekošanas stratēģiju (*business as usual*) un neietverot oglekļa aprites izmaiņas traucējumu dēļ, oglekļa piesaisti veicinoša apsaimniekošana (ilgāks rotācijas periods, optimizēts kopšanas ciršu režīms) īsā laika posmā (no 2021. līdz 2030. gadam) palielinātu piesaistītā oglekļa daudzumu Eiropas mežos par 562,7 Tg C, bet bioloģiskās daudzveidības saglabāšanas stratēģija piesaistītu 153,4 Tg C. Abas šīs stratēģijas palielinātu arī traucējumu varbūtību mežos, kas, savukārt, radītu oglekļa dioksīda emisijas. Salīdzot ar pašreizējo mežu apsaimniekošanas stratēģiju, oglekļa piesaisti veicinoša apsaimniekošana un bioloģiskās daudzveidības saglabāšanas stratēģija palielinātu traucējumos bojātās koksnes īpatsvaru par attiecīgi 12,4 un 7,6%. Savukārt šāds bojājumu pieaugums samazina abu šo stratēģiju potenciālo piesaistītā oglekļa daudzumu – bioloģiskās daudzveidības saglabāšanas stratēģija savu efektivitāti oglekļa piesaistē samazina par 52,7%, bet oglekļa piesaistes veicināšanas stratēģija – par 9,3%.

Dažādas ekosistēmas oglekļa krātuves traucējumi ietekmē atšķirīgi. Pēc liela mēroga traucējuma samazinās dzīvās biomasas apjoms un līdz ar to arī tajā piesaistītā oglekļa apjoms ir mazs. Sākotnēji pēc nozīmīga traucējuma oglekļa piesaiste dzīvajā biomasā ir lēna, pakāpeniski palielinoties un sasniedzot maksimumu, pēc kura pakāpeniski sarūk (Martin et al., 2005; Seedre, Chen, 2010; pētījumi veikti Kanādā attiecīgi Manitoba un Ontario provincēs). Reģionos, kur liela mēroga traucējumi atkārtojas bieži, audzes var nesasniegt maksimālo potenciālo biomasas apjomu – līdz ar to arī maksimālo potenciālo tajā piesaistītā oglekļa daudzumu. Savukārt nedzīvās biomasas daudzums uzrāda pretēju tendenci – lielu tā daudzumu pēc traucējuma, kas pakāpeniski samazinās, un atkal pieaug līdz ar audzes vecumu (Brais et al., 2005 (pētījums veikts Kanādā); Seedre et al., 2011 (literatūras apskats, galvenokārt izmantoti pētījumi, kas veikti Skandināvijā un Kanādā (boreālie meži))). Arī dažādi traucējumi oglekļa krātuves ietekmē atšķirīgi. Pēc lielas intensitātes ugunsgrēka gandrīz visa veģetācija (zemsega, paauga, pamežs) iet bojā, iespējams, saglabājoties

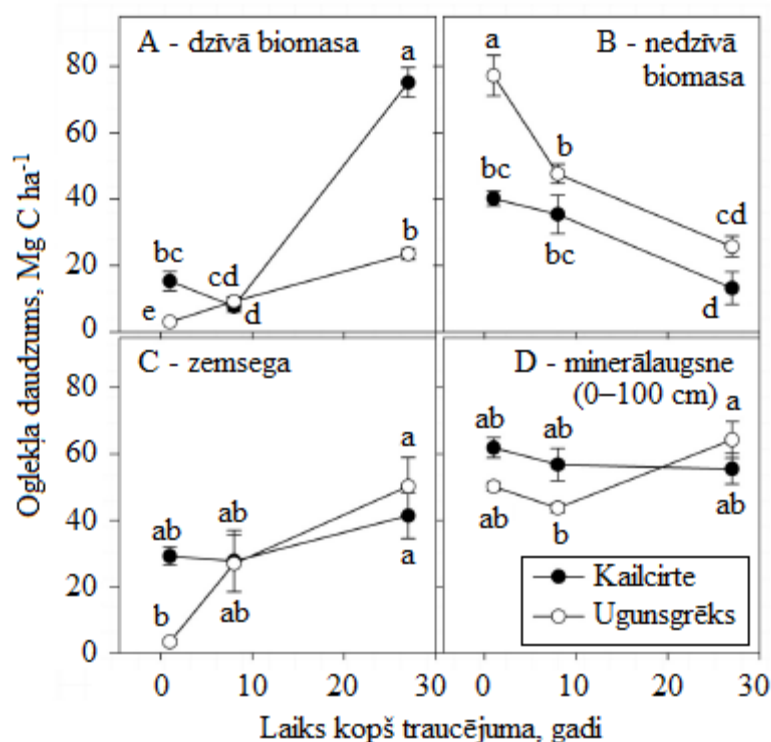
atsevišķiem pieaugušiem kokiem (priedi var pasargāt kreves miza), un sākotnēji dzīvās biomasas audzē gandrīz nav. Pretēji tam, pēc vējgāzes lielākā daļa paaugas un atsevišķi pirmā stāva koki saglabājas, un šādās audzēs ir lielāks sākotnējais (sukcesijas sākuma) dzīvās biomasas daudzums, salīdzinot ar intensīvā ugunsgrēkā cietušām audzēm. Tāpat abi šie traucējumi rada pēkšņu nedzīvās biomasas pieaugumu audzē, bet tās veids ir atšķirīgs. Atkarībā no audzē sastopamajām pirmā stāva sugām, vējgāzē lielākoties rodas kritālas (tipiski – egle), mazāk – sausokņi (tipiski – priede). Savukārt uguns lielākoties rada sausokņus; turklāt tā arī sadedzina daļu no nedzīvās koksnes. Modeļu, kas balstītas uz datiem no diviem nacionālajiem parkiem ASV Vaiomingas štatē, kur saimnieciskā darbība netiek veikta aptuveni gadsimtu, simulācijās aprēķināts, ka aptuveni 8% no pirms traucējuma sastopamās nedzīvās koksnes tiek sadedzināta un 8% pārvērsti par ogļu frakciju. (Tinker, Knight, 2001); tomēr jāņem vērā, ka šos lielumus ietekmē daudz faktoru, t.sk., suga, vecums, meža tips un citi.

Lai novērtētu traucējumu ietekmi uz ekosistēmas oglekļa bilanci, Amiro (2001) Kanādā veicis oglekļa plūsmas mērījumus, salīdzinot līdzīgu traucējumu skartu un neskartu audžu pārus divos sekojošos gados pēc trim dažādiem traucējumiem: (1) 80 gadus vecā vainaguguns skartā Benksa priedes (*Pinus banksiana* Lamb.) audzē vienu gadu pēc traucējuma, (2) 80 gadus vecā Amerikas apses (*Populus tremuloides* Mich.) audzē vienu gadu pēc kailcirtes (sagatavota augsne stādīšanai, izveidojies apšu atvasājs, ieviesušās pameža sugas (*Ribes* spp., *Rosa* spp.) un (3) 50 gadus vecā mistraudzē (Benksa priedes, melnā egle (*Picea mariana* (Mill.) Britton, Sterns & Poggenburg), Amerikas apse) desmit gadus pēc ugunsgrēka. Visos trīs gadījumos mērījumi veikti gan audzes traucējuma skartajā, gan neskartajā daļā. Pēc kailcirtes augsnes elpošana (respirācija) saglabājās līdzīga gan dienas, gan nakts laikā, norādot, ka koku saknes joprojām ir dzīvas un patērē oglekli dzīvības procesu uzturēšanai. Līdzīgi varētu būt pēc vējgāzes – koku saknes (arī izgāzto koku) atmirst pamazām, tādēļ atvases veidojošie koki palīdz straujāk atgūt pozitīvu oglekļa bilanci. Savukārt pēc traucējumiem, kas nogalina arī koku saknes (piemēram, intensīva degšana), tās pamazām atmirst, samazinot elpošanu, bet, sākoties to sadalīšanās procesam, atkal veidojot CO₂ emisijas. Kopumā secināts, ka lielākās izmaiņas oglekļa bilanci vērojamas pirmajos gados pēc traucējuma, bet 10 gadus pēc tā būtiskas atšķirības no traucējuma neskartām audzēm kopējā CO₂ plūsmā ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) nav konstatētas.

Salīdzinot dabisko traucējumu un cilvēka radīto ietekmi uz kopējo meža ekosistēmas nozīmi piesaistītā/emitētā oglekļa dioksīda daudzumam, būtu jāņem vērā arī tas oglekļa daudzums, kas tiek uzkrāts koksnes produktos. Tajos ogleklis tiek uzglabāts daudz ilgāku laiku, salīdzinot ar nedzīvo biomasu mežā (Jørgensen et al., 2015). Vecā mežā oglekļa bilance 27 gadus pēc ugunsgrēka un kailcirtes bijusi līdzīga (3.1. attēls), kaut oglekļa daudzuma sadalījums pa dažādajām krātuvēm bija atšķirīgs (3.2. attēls; Seedre, 2013). Tātad pārstrādājot koksnes produktos to dzīvās koksnes daudzumu, kas dabisko traucējumu rezultātā tiek pārvērsts par nedzīvo koksni, iespējams gan uzkrāt meža ekosistēmā piesaistīto oglekli ārpus tās, gan saglabāt līdzīgu oglekļa daudzumu kā pēc liela mēroga dabiskā traucējuma. Tāpat, salīdzinot oglekļa bilanci vecā, saimnieciskās darbības neskartā un apsaimniekotā mežā, būtu jāņem vērā oglekļa dioksīda emisijas, kas rodas mežizstrādes procesā; kā arī koksnes pārstrādes tehnoloģiju attīstība, samazinot neizmantotās koksnes (koksne ar defektiem, atgriezumus) īpatsvaru, un koksnes kā bioenerģijas veida nozīme – ražošanā neizmantoto koksni iespējams izmantot siltuma un elektroenerģijas ieguvei, tādējādi ar atjaunojamo resursu aizstājot fosilos (ogļu, dabasgāzes).



3.1. attēls. Vidējais (\pm standartklūda, $n = 3$) ekosistēmā piesaistītā oglekļa daudzums pēc kailcirtes un ugunsgrēka atkarībā no laika kopš traucējuma. Atšķirīgi burti norāda uz būtiskām ($\alpha = 0,05$) atšķirībām (Seedre, 2013).



3.2. attēls. Vidējais (\pm standartklūda, $n = 3$) piesaistītā oglekļa daudzums (A) dzīvajā biomasā, (B) nedzīvajā biomasā, (C) zemsegā un (D) minerālaugsnē pēc kailcirtes un ugunsgrēka atkarībā no laika kopš traucējuma. Atšķirīgi burti norāda uz būtiskām ($\alpha = 0,05$) atšķirībām (Seedre, 2013).

1.4. Oglekļa balance vecos mežos

1.4.1. Oglekļa apjoms vecos mežos

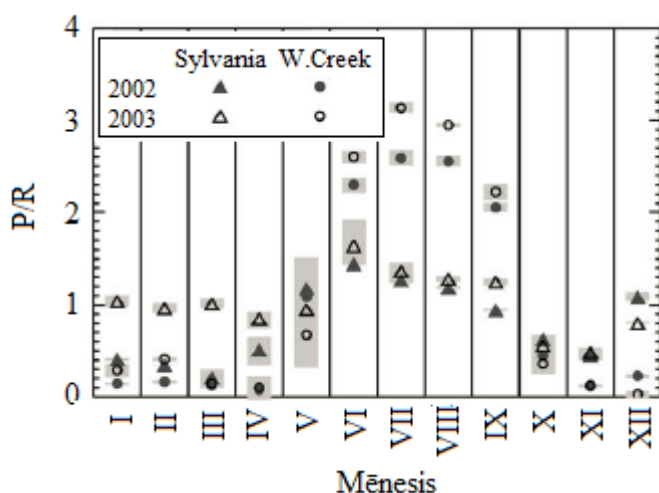
Kopš pagājušā gadsimta otrās puses pastāv pieņēmums, ka vecos mežos pastāv līdzsvars starp enerģiju, kas tiek uzkrāta biomasas ražošanai, un enerģiju, kas nepieciešama šīs biomasas dzīvības procesu uzturēšanai (Lotka, 1925; Odum, 1969). Tāpat attiecība starp primāro produktivitāti (P) un elpošanu (R) ir vienāda ar 1 ($P/R = 1$), šajā gadījumā norādot, ka veciem mežiem ir neitrāla oglekļa balance. Šis pieņēmums ir balstīts uz laboratoriskiem pētījumiem par ūdens mikroekosistēmām („dīķiem”), kur aptuveni 100 dienu laikā primārā produktivitāte sasniegusi vienlīdzīgu apjomu ar elpošanu (Beyers, 1963; Cooke, 1967). Nedaudz vēlāk šis pieņēmums attiecināts uz meža ekosistēmām, balstoties uz rezultātiem, kas iegūti, apkopojot trīs dažādu pētījumu datus par lapotnes biomasas ražošanu vienvecuma tīraudzēs aptuveni 80 gadu laikā (Kira, Shidei, 1967). Jau Margalef (1963) un Odum (1969) norādījuši, ka šāds salīdzinājums starp slēgtu (laboratorijas apstākļos izveidotu) un atvērtu ekosistēmu (mežs) nav korekts, lai gan atsevišķas sukcesijas iezīmes ir kopīgas; tomēr pieņemto hipotēzi nenoraida. Vēlāk Jarvis (1989) izteicis pieņēmumu par vecu mežu oglekļa neitralitāti, norādot, ka vecos mežos CO₂ piesaiste ir līdzvērtīga tā emisijām, skaidrojot to ar primārās produkcijas samazināšanos līdz ar audzes vecumu (Gower et al., 1996; Ryan et al., 1997). Šādu pieņēmumu, kas balstīts uz vienvecuma tīraudzēm, nav iespējams tieši attiecināt uz neapsaimniekotām audzēm/mežiem, kam maza mēroga traucējumu (nelielu koku grupu bojāejas) rezultātā raksturīga nepārtraukta atjaunošanās, veidojoties atšķirīgam vecuma sadalījumam un sugu mistrojumam (Carey et al., 2001).

Pieņēmums par veco mežu oglekļa neitralitāti (balstīts uz Odum (1969)) un Kioto protokolā dotās norādes par oglekļa bilances aprēķinu, t.i. paredzot aprēķinos iekļaut apmežošanas, meža atjaunošanas un izciršanas ietekmi, ir bijis pamats jaunam pieņēmumam, ka lēni augošu, “novecojušu” mežu aizstāšana ar ātraudzīgiem, jauniem, intensīvi apsaimniekotiem mežiem uzlabotu oglekļa bilanci (Harmon et al., 1990; Schulze et al., 2002). Tas tiek pamatots ar lielāku piesaistītā oglekļa daudzumu jaunās audzēs, bet ignorē to oglekļa daudzumu, kas vecos mežos jau ir piesaistīts. Aprēķināts, ka šāda mežu (vecums 450 gadi) pārvēršana radītu oglekļa dioksīda emisijas pat tādā gadījumā, ja aprēķinos tiek iekļauts koksnes produktos uzglabātais oglekļa daudzums (Harmon et al., 1990). Šādi rezultāti, kas iegūti ASV (Oregonas un Viskonsīnas štats) *Pseudotsuga-Tsuga* mežos gan nav vispārināmi uz Latvijas apstākļiem – pētījumā izmantotās koku sugas var sasniegt 60 m augstumu un 150 cm caurmēru 400–500 gadu vecumā (Ishii et al., 2000), joprojām aktīvi piesaistot oglekli dzīvajā biomasā (Harmon et al., 2004); turklāt atšķiras gan klimatiskie, gan augsnes apstākļi, kam ir nozīmīga ietekme uz oglekļa piesaistes/emisiju dinamiku.

Dažādu pieņēmumu rašanās par oglekļa aprites dinamiku meža ekosistēmā saistīta ar sarežģītu un dārgu tiešo mērījumu veikšanu. Tiešie mērījumi ir vienīgais veids, kā iegūt patiesu informāciju par oglekļa daudzumu ekosistēmā kopumā un dažādajās tās krātuvēs. Tomēr to veikšanas specifika nosaka, ka mērījumiem nepieciešami viendabīgi apstākļi – vienmērīgs vainagu klājs, augsnes apstākļi u.c. Līdz ar to tiešo mērījumu metodes galvenā problēma vecos mežos (neviendabīga audzes struktūra) ir relatīvi liela oglekļa satura telpiskā variācija. Īpaši izteikta šī problēma ir augsnes oglekļa bilances noteikšanā, jo tajā ir liela oglekļa satura telpiskā variācija, salīdzinot ar nelielām oglekļa daudzuma izmaiņām laikā.

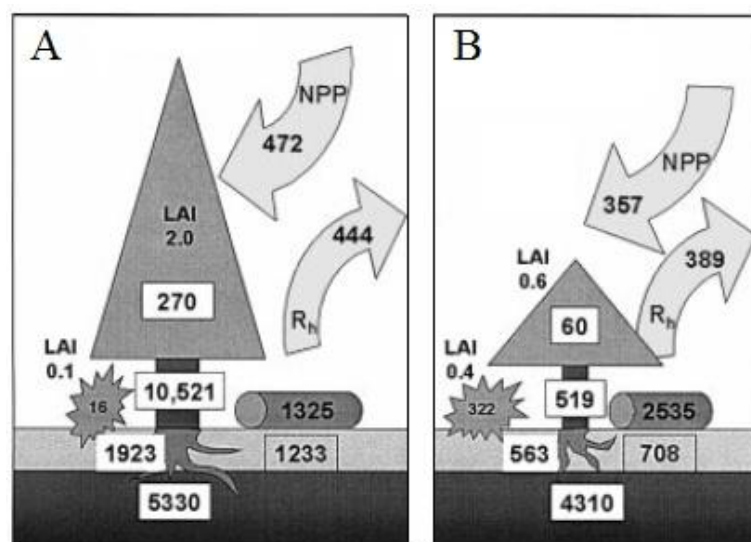
Viens no veidiem, kā mežā var tikt mērīts oglekļa saturs, ir **eddy kovariācijas (eddy covariance) metode**, kas balstīta uz mikrometeoroloģiskajiem plūsmu mērījumiem. Piemēram, ar šo metodi veiktie mērījumi 250 gadus vecā Sibīrijas baltegles *Abies sibirica* un Sibīrijas egles *Picea obovata* mežā ar blīvu otro stāvu Sibīrijas taigā liecina, ka tā augšanas sezonas laikā piesaista aptuveni 100 g C m^{-2} (Röser et al., 2002). Mērījumi ziemas sezonā (laika periodā ar sniega segu) nav veikti, tādēļ trūkst informācijas par augsnes elpošanu šajā laika periodā. Kopumā secināms, ka šis mežs arī 250 gadu vecumā turpinājis piesaistīt oglekli, neskatoties uz to, ka konkrēta kopējā gada laikā uzkrātā oglekļa daudzuma aprēķinam trūkst precīzas informācijas. Arī Vācijas centrālajā daļā 250 gadus vecs dižskābaržu mežs (plašs koku vecuma sadalījums, nevienāds koku augstums) divus sekojošus gadus piesaistījis 494 un 490 g C m^{-2} gadā (Knohl et al., 2003).

Eddy kovariācijas mērījumi divos sekojošos gados pieaugušā (70 gadus vecā) audzē un vecā (> 300 gadus vecā) mežā ASV Viskonsīnas štatā veikuši Desai et al. (2005). Kopumā šajos gados vecajā mežā neto ekosistēmas oglekļa apmaiņa bija $24 \pm 11\%$ no pieaugušajā audzē konstatētā. Arī primārās produktivitātes un heterotropiskās elpošanas attiecība (P/R) vecajā mežā bija par 29% zemāka nekā pieaugušajā audzē (attiecīgi 1,2 un 1,7), tomēr tā joprojām ir lielāka par 1, turklāt saglabājās līdzīga abos gados (4.1. attēls). Šie rezultāti liecina, ka vecais mežs piesaistīja ievērojami mazāku oglekļa daudzumu nekā pieaugusī audze; tomēr kopumā vecais mežs turpināja piesaistīt oglekli, pretēji uzskatam par vecu mežu oglekļa bilances neitralitāti.



4.1. attēls. Mēneša vidējā primārās produktivitātes (P) un heterotropiskās elpošanas (R) attiecība pieaugušā (W.Creek, 70 gadi) un vecā audzē (Sylvania, > 300 gadi) divos sekojošos gados ASV Viskonsīnas štatā (Desai et al., 2005).

Savukārt Law et al. (2001) izmantojuši eddy kovariācijas mērījumus kopējā ekosistēmas oglekļa daudzuma noteikšanai aptuveni 15 gadus vecā dzeltenās priedes (*Pinus ponderosa* Lawson & C. Lawson) audzē pēc kailcirtes (dabiskā atjaunošanās) un 250 gadus vecā, neapsaimniekotā dzeltenās priedes audzē ASV Oregonas štatā. Vecajā audzē kopējais oglekļa daudzums (dzīvajā un nedzīvajā veģetācijā, augsnē) bija divas reizes lielāks nekā jaunajā audzē (attiecīgi 21 un 10 kg C m^{-2}), un tajā būtiski lielāks oglekļa īpatsvars atrodas dzīvajā veģetācijā (attiecīgi 61 un 15%). Primārā produkcija vecajā audzē bija tikai nedaudz lielāka par heterotrofo elpošanu ($P/R = 1,06$), norādot, ka tās oglekļa balance ir gandrīz neitrāla (4.2. attēls), tomēr vecā audzē turpina piesaistīt oglekli.



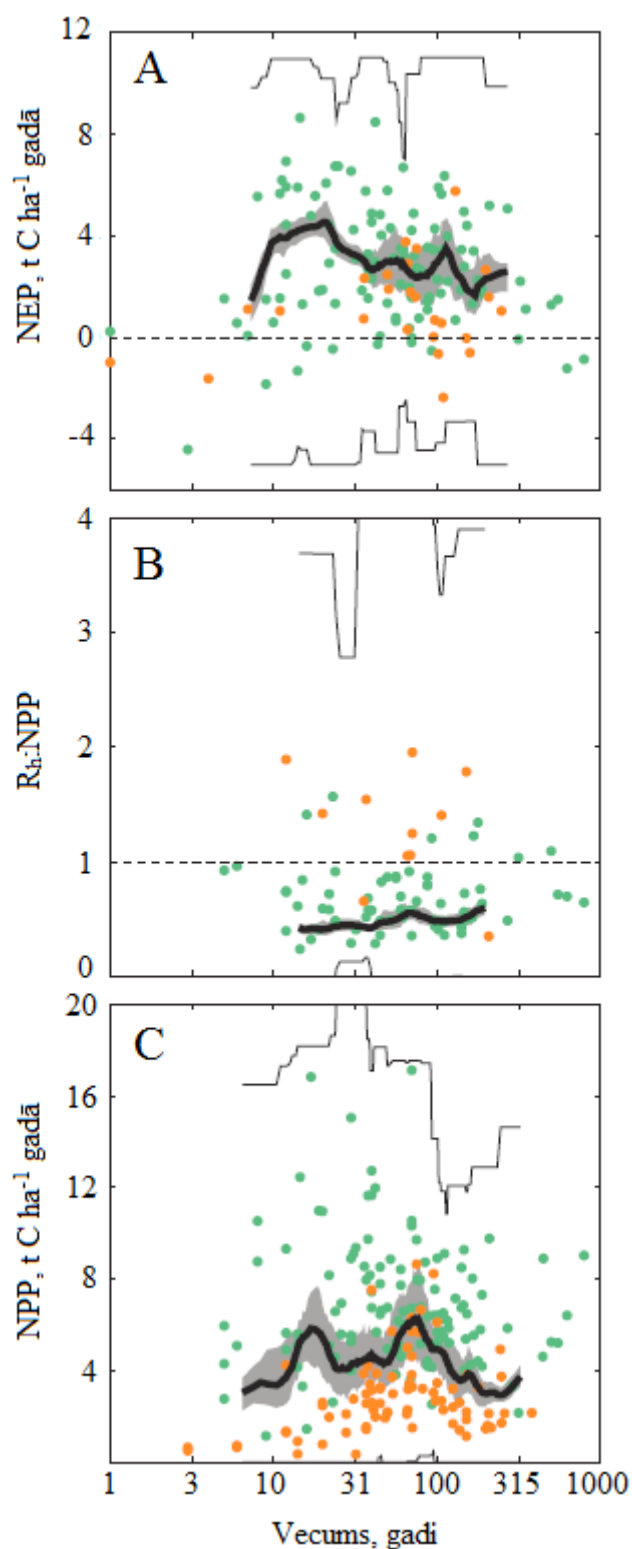
4.2. attēls. Gada oglekļa balance pa ekosistēmas struktūrām oglekļa krātuvēm jaunā (14 gadus vecā) un vecā (250 gadus vecā) dzeltenās priedes *Pinus ponderosa* audzē ASV Origonas štatā.

NPP – primārā produktivitāte; R_h – heterotrofā elpošana; LAI – lapu platības indekss.

Shematiski attēlots piesaistītā oglekļa daudzums kokos, krūmos, kritālās/sausokņos, saknēs un augsnes O horizontā un minerālaugsnē (Law et al., 2001).

Eddy kovariācijas metode parāda oglekļa bilanci noteiktā audzes attīstības brīdī, bet nav iespējams novērtēt tās dinamiku vai paredzēt tālākās izmaiņas. Šim mērķim nepieciešami **atkārtoti mērījumi**, tomēr šādi pētījumi ir reti (Zhou et al. (2006) – Ķīnas dienvidi; De Wit, Kvindesland (1999) – Norvēģijas austrumi; Tefs, Gleixner (2012) – Vācija), un pārsvarā analizē kādu no krātuvēm, bet ne visu meža ekosistēmu kopumā. De Wit, Kvindesland (1999) izmantojuši meža statistiskās inventarizācijas datus augsnē piesaistītā oglekļa analīzei (skatīt nodaļu “Zemsega un augsne”). Arī Tefs un Gleixner (2012) analizējuši piesaistītā oglekļa daudzumu augsnē. Viņi konstatējuši straujas oglekļa daudzuma izmaiņas neapsaimniekotā, vecā dižskābaržu-ošu-kļavu mežā – četru gadu laikā augsnes augšējā slānī (0–20 cm) oglekļa daudzums samazinājies par 498 g C m^{-2} , bet tās dziļākos slāņos (20–60 cm) – palielinājies par 1155 g C m^{-2} , kopumā veidojot ikgadēju oglekļa piesaisti augsnē 164 g m^{-2} gadā.

Oglekļa dinamika, neveicot tiešus mērījumus, tiek veikta, veidojot **literatūras pārskatus un meta-analīzes**. Luyssaert et al. (2008) veikuši meta-analīzi, iekļaujot informāciju no pētījumiem, kuros izmantotas empīriskās datu iegūšanas metodes (pētījumi, kas balstīti uz modeļu aprēķiniem, mēslotiem vai apūdeņotiem mežiem nav izmantoti) par 519 mērenās joslas un boreālajiem mežiem/audzēm 15 līdz 800 gadu vecumā. Viņi secinājuši, ka meža ekosistēmas produktivitāte arī vecos mežos ir pozitīva, t.i., tie turpina piesaistīt oglekli, nevis darbojas kā oglekļa dioksīda emisiju avoti (4.3. a attēls). Aprēķinātā maksimālā varbūtība no izmantotajiem datiem atrast vienu mežu, kas darbojas kā oglekļa dioksīda emisiju avots, pieaug līdz ar audzes vecumu – 60, 180 un 300 gadu vecumā tā ir attiecīgi 0,20, 0,25 un 0,35. Savukārt varbūtība atrast desmit šādas audzes vecākas par 100 gadiem ir niecīgas ($< 0,0012$). Pretēji Lotka (1925) un Odum (1969) pieņēmumam, par vecu mežu oglekļa piesaisti, nevis emisijām liecina arī primārās produkcijas un heterotrofiskās elpošanas attiecība, kas ir mazāka par vienu ($P/R < 1$); tātad piesaistīts tiek lielāks oglekļa daudzums, nekā emitēts (4.3. b attēls). Arī primārā produktivitāte ir pozitīva, tomēr tai vērojams kritums audzēs, kas vecākas par 80 gadiem (4.3. c attēls).



4.3. attēls. Oglekļa daudzuma izmaiņas atkarībā no audzes vecuma: (a) ekosistēmas produktivitāte (NEP), (b) attiecība starp heterotrofisko elpošanu un primāro produktivitāti ($R_h:NPP$) un (c) primārā produktivitāte (NPP). Zaļie punkti – mērenās joslas meži, oranžie punkti – boreālie meži. Biezā melnā līnija norāda vidējo svērto vērtību 15 secīgiem (dati kārtoti pēc vecuma) novērojumiem, pelēkais laukums ap šo līniju norāda 95% ticamības intervālu, šaurā melnā līnija norāda 95% ticamības intervāliem novērojumiem (Luyssaert et al., 2008).

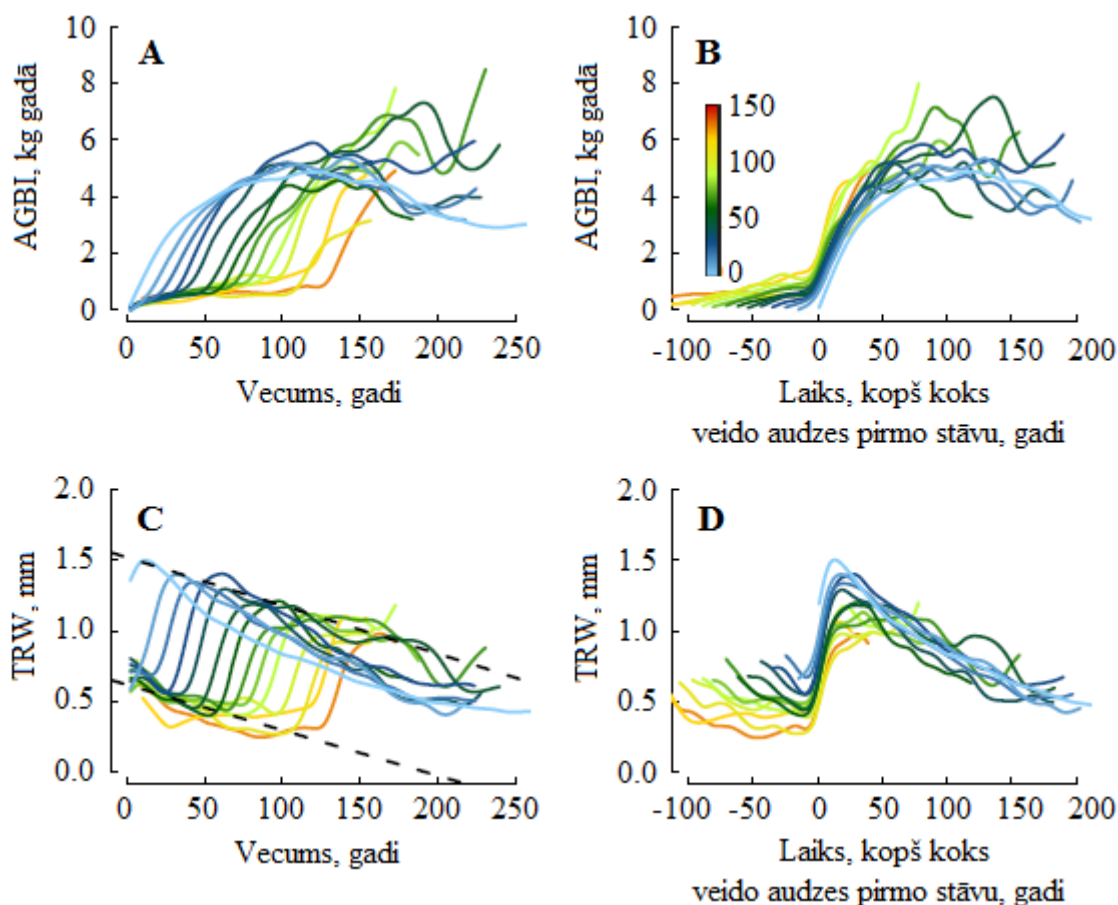
Savukārt Pregitzer un Euskirchen (2004) meta-analīzes rezultāti (dati no mērenās joslas un boreālajiem mežiem, uz modeļiem balstīti rezultāti nav iekļauti) liecina, ka jauniem (0–30 gadi) un veciem (120–200 gadi) boreālajiem mežiem ir negatīva ekosistēmas produktivitāte, un tie emitē attiecīgi 0,1 un 0,9 Mg C ha⁻¹ gadā. Norādīts, ka veco mežu negatīvo oglekļa bilanci galvenokārt ietekmējusi 150 gadus veca egļu audze Krievijas Eiropas daļas rietumos, kas trīs gadus pēc kārtas bija oglekļa dioksīda emisiju avots (Milyukova et al., 2002).

Līdz šim plašākajā literatūras apskatā par oglekļa apriti vecos boreālajos mežos Framstad et al. (2013) uzsver, ka vecās audzēs nepārtraukta oglekļa piesaiste tiek nodrošināta ar izmaiņām audzes struktūrā, nevis individuālu koku ekofizikālajiem ierobežojumiem (samazināta oglekļa piesaiste biomasā). Veci koki turpina veidot nobiras, kas savukārt, pieņemot līdz ar vecumu nemainīgu to sadalīšanās ātrumu, turpina oglekļa piesaisti augsnē un nedzīvajā koksni. Līdzīgi arī Luyssaert et al. (2008) arī izsaka pieņēmumu, ka vecās audzēs ejot bojā atsevišķam pirmā stāva kokam maza mēroga (atsevišķi bojāti koki) traucējuma ietekmē, zem tā atrodas otrā stāva vai paaugas koki, kas aizņem atbrīvoto augšanas telpu, nodrošinot audzes kopējās biomasas un līdz ar to arī uzkrātā oglekļa pieaugumu. Tas tiek saistīts ar nedzīvās koksnes (bojā gājušā lielu dimensiju koka) sadalīšanās ātrumu – šajā procesā ogleklis tiek emitēts lēnāk, nekā to piesaista koki, kam uzlabojušies augšanas apstākļi. Tam apstiprinājumu guvuši Trotsiuk et al. (2016) – Čehijā neapsaimniekotā (*primary forest*) mežā ilgstoši (līdz pat 120 gadus) nomāktām eglēm pēc traucējuma (augšanas telpas, resursu uzlabošanās) konstatēts līdzīgs tekošais ikgadējais bimasas pieaugums kā eglēm, kas nomāktā stāvoklī bijušas īsāku laiku vai nav bijušas nomāktas; turklāt koku reakciju nav ietekmējis to vecums vai laiks, ko tie pavadījuši nomāktā stāvoklī (4.4. attēls). Lai gan arī neliela mēroga traucējumi (atsevišķu koku, to grupu bojāeja) sākotnēji samazina audzes dzīvo biomasu, Trotsiuk et al. (2016) konstatējuši, ka aptuveni 50 gadu laikā tā sasniedz pirms traucējuma esošo apjomu. Autori uzsver, ka nevis koku vecums, bet gan laiks, kopš tie veido audzes pirmo stāvu, nosaka koku biomasu un tās tekošo ikgadējo pieaugumu. Pētītajās egļu audzēs koku tekošais ikgadējais radiālais un biomasas pieaugums sāk samazināties attiecīgi pēc aptuveni 30 un 100 gadiem, kopš koks veido audzes pirmo stāvu, neatkarīgi no koka vecuma. Meža līmenī būtiska ietekme konstatēta gan traucējuma intensitātei (vainagu klāja procentuālais zudums), gan laikam kopš pēdējā traucējuma (4.5. attēls). Meža virszemes biomasas pakāpeniski pieauga vismaz 200 gadus un stabilizējās 200–350 gadus pēc traucējuma; tekošais ikgadējais biomasas pieaugums uzrādīja pretēju tendenci. Traucējuma intensitāte būtiski ietekmēja meža virszemes biomasas un tās pieauguma izmaiņas – vismazākās ikgadējās tekošās biomasas pieauguma izmaiņas konstatētas mežos, ko skāris zemas intensitātes (20–40% vainaga klāja zudums) traucējums, un izmaiņas bija būtiski straujākas lielākas intensitātes skartos mežos.

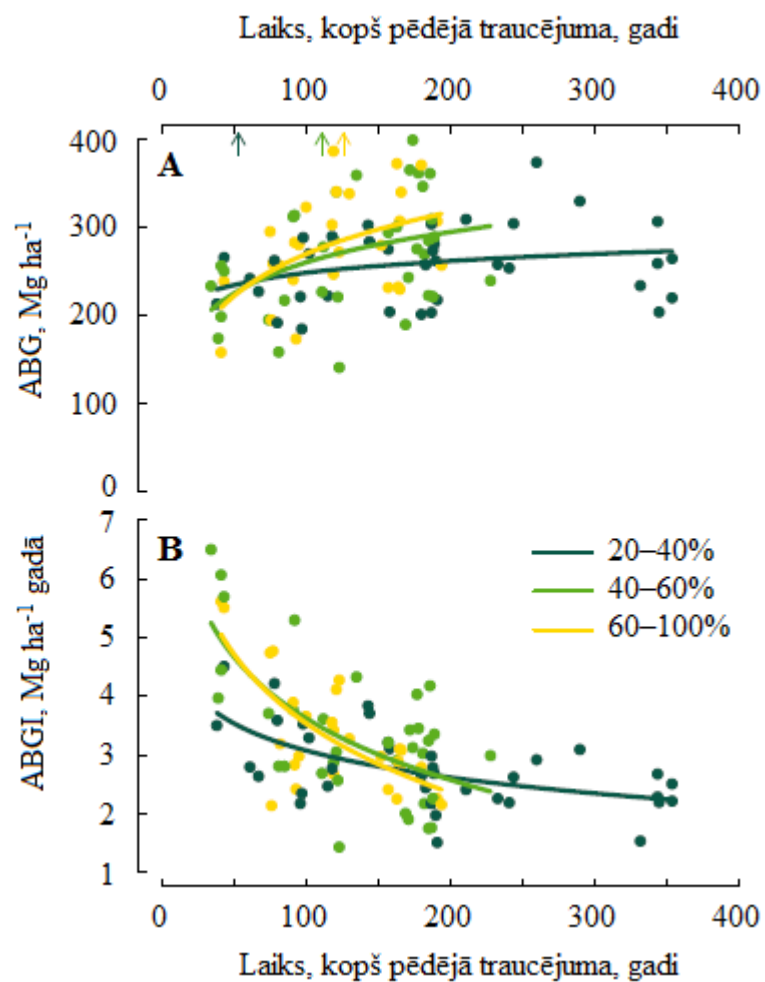
Šie rezultāti apstiprina, ka vecas audzes, kurās sākusies pakāpeniska koku atmiršana, turpina piesaistīt CO₂, nevis kļūst par tā emisiju avotu. Tomēr jāņem vērā, ka tikai dažas no Latvijā dabiski augošajām koku sugām ir spējīgas veidot otro stāvu un paaugu zem pieaugušas audzes pirmā stāva, līdz ar to laiks, kas nepieciešams bojā gājušā koka atbrīvotās telpas aizņemšanai būtu ievērojami ilgāks. Kopumā Framstad et al. (2013) secinājuši, ka, lai gan oglekļa piesaistes ātrums samazinās, tā saturs biomasā turpina pieaugt līdz ar audzes vecumu, iespējams, vismaz dažus gadu simtus. Netiek noliegts pieņēmums par CO₂ piesaistes un tā emisiju neitrālas bilances sasniegšanu, tomēr tas notiek ievērojami vecākās audzēs (vairāk nekā 400–600 gadu vecumā) nekā pieņemts pašreiz.

Gan literatūras apskatos, gan meta-analīzēs tiek apkopota informācija no vairākiem pētījumiem. Nereti tajos tiek izmatoti dati no ļoti plaša reģiona, tādējādi sniedzot informāciju par kopējām tendencēm, bet nespējot ietvert lokālos oglekļa apriti ietekmējošos faktorus. Jāņem vērā, ka dažādos pētījumos tiek izmantota atšķirīga mērījumu metodika, kas ietekmē to iegūtos rezultātus, un ne vienmēr tos ir iespējams korekti salīdzināt.

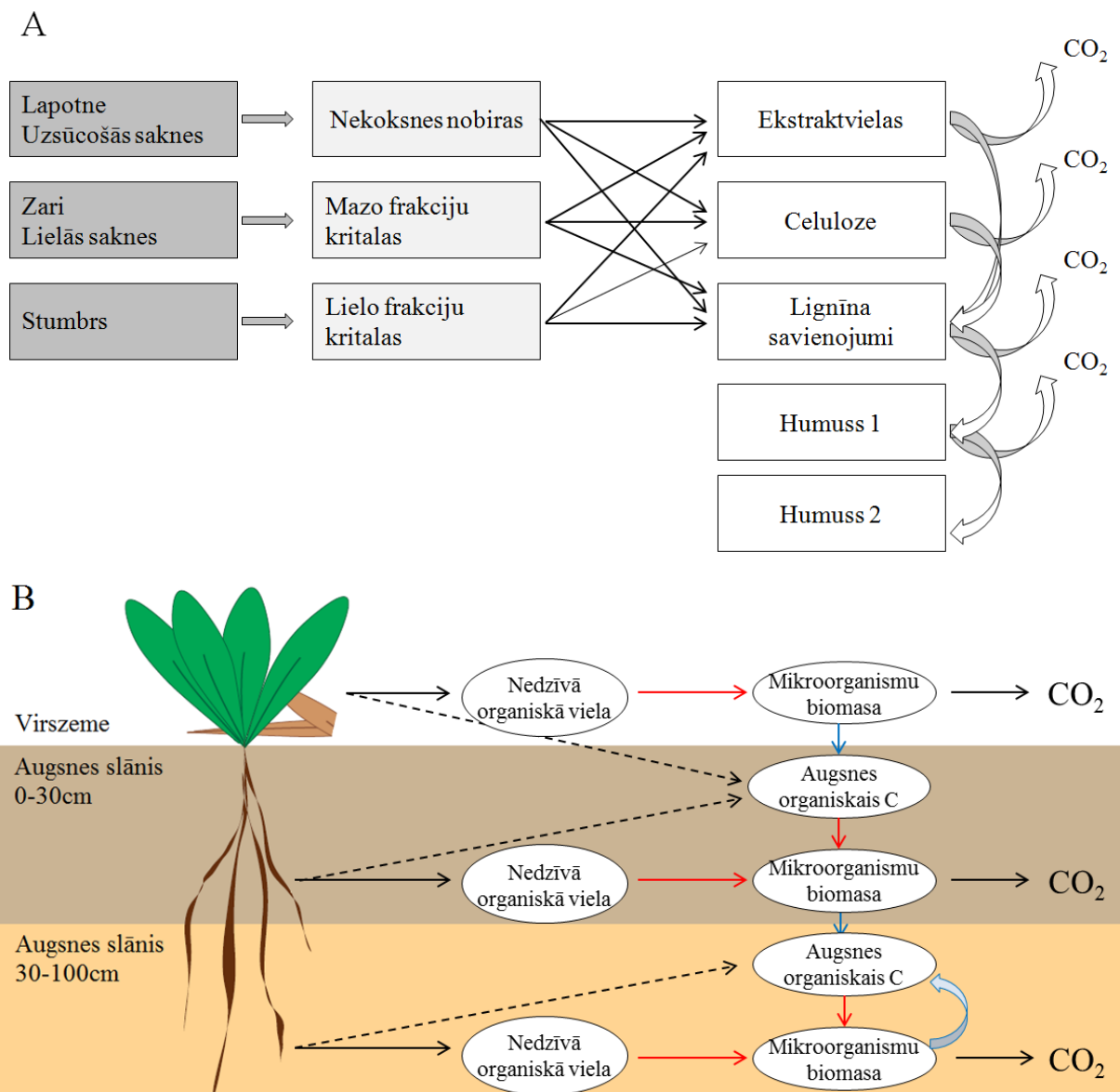
Viena no netiešo aprēķinu metodēm ir arī **modelēšana**. To iespējams izmantot gan atsevišķas ekosistēmas oglekļa krātuves, gan ekosistēmas kopējās oglekļa aprites noteikšanai, kā arī paredzēt tās izmaiņas laikā un atkarībā no dažādiem traucējumiem. Šo aprēķinu precizitāte atkarīga no ievades datu kvalitātes, modeļa uzbūves un atbilstošu parametru (ietekmējošo faktoru) iekļaušanas. Modelēšana bieži tiek izmantota, lai aizstātu sarežģītus mērījumus, piemēram, augsnes, īpaši organiskās augsnes oglekļa daudzuma noteikšanai (skatīt nodaļu „Oglekļa aprite meža ekosistēmā”). Pilnveidojot zināšanas par oglekļa aprites procesu un to ietekmējošiem faktoriem, attīstās arī to modelēšanas precizitāte. Piemēram, 4.6. attēlā parādīti Liski et al. (2005) un Wieder et al. (2013) augsnes oglekļa aprites modeļi – to pamatprincips ir līdzīgs, bet Wieder et al. (2013) iekļāvuši arī oglekļa daudzumu, kas veido augsnes mikroorganismi.



4.4. attēls. Individuālu koku tekošais ikgadējais virszemes biomasas (AGBI) un radiālais pieaugums (TRW) atkarībā no koka vecuma (A un C) un laika, kopš koks veido audzes pirmo stāvu (B un D). Koki apvienoti grupās, atkarībā no laika, ko tie pavadījuši nomāktā stāvoklī (krāsu pāreja; katra grupa aptver 10 gadu intervālu). Pārtrauktās līnijas (C) norāda laiku neilgi pirms un pēc traucējuma (Trotsiuk et al., 2016).



4.5. attēls. Dzīvā virszemes biomasa (ABG) un tās tekošais ikgadējais pieaugums (ABGI) atkarībā no laika, kopš pēdējā traucējuma, un tā intensitātes (20–40%, 40–60% vai 60–100% vainagu klāja zudums). Ar bultām (A) norādīts laiks, kurā audze sasniegusi 90% no dzīvās virszemes biomasas pirms traucējuma (Trotsiuk et al., 2016).



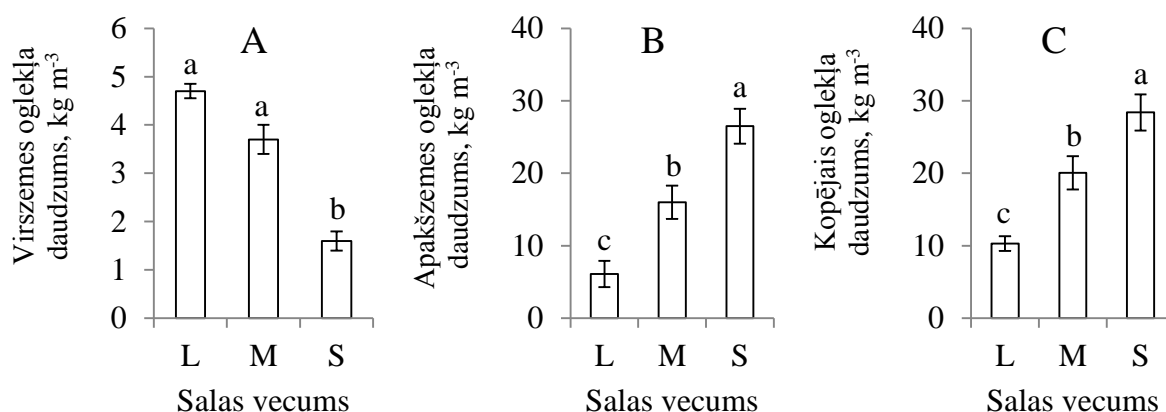
4.6. attēls. (A) Liski et al. (2005) un (B) Wieder et al. (2013) izveidotās augsnē oglekļa aprites modeļa shēmas.

1.4.2. Hronosekvences pētījumu rezultāti

Oglekļa dinamiku netieši iespējams raksturot, izmantojot **hronosekvences pētījumus** (*chronosequence studies*), t.i. – salīdzināti tiek rezultāti, kas iegūti līdzīgās (koku sugas, augsne, klimats, traucējumu (apsaimniekošanas) vēsture) dažāda vecuma audzēs. Walker et al. (2010) hronosekvences definējuši kā „audžu kopu, kam ir līdzīga izcelsme un apstākļi, bet tā atšķiras ar laiku, kas pagājis kopš tās rašanās”. Klasiski šai metodei pamatā ir pieņēmums, ka audze jaunākos sukcesijas posmos attīstās līdzīgi kā to darījusi audze, kas sasniegusi vēlāku sukcesijas posmu. Dabā šāda audžu atlase nav iespējama, tādēļ arī šī metode saņēmusi kritiku (Johnson, Miyanishi, 2008). Tomēr rūpīga audžu atlase un pietiekams atkārtotumu skaits samazina aprēķinu kļūdu, kas rodas tādu audžu savstarpējo atšķirību (gan sukcesijas atšķirību, gan tādu atšķirību, kas nav saistītas ar sukcesiju), dēļ. Viena meža tipa ietvaros salīdzinot pietiekamu skaitu audžu/mežu dažādās vecuma grupās, iespējams sniegt dažādu to parametru statistisku novērtējumu. Izvēloties atbilstošas datu ieguves vietas un to skaitu, hronosekvences pētījumi ļauj iegūt informāciju par ekoloģiskajiem procesiem daudz ilgākā

laika posmā, kā tas būtu iespējams ar tiešās mērīšanas metodēm (Janisch, Harmon, 2002; Walker et al., 2010; Goulden et al., 2011; Kashian et al., 2013).

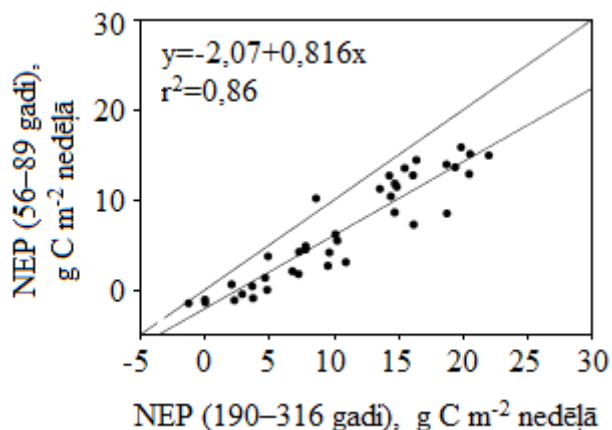
Viens no šādiem pētījumiem veikts Zviedrijas ziemeļos, mērot ekosistēmas oglekļa daudzumu 30 boreālo mežu salās Hornavan un Uddjaure ezeros. Šo salu izcelsmes laiks ir līdzīgs, bet laiks kopš pēdējā ugunsgrēka reprezentē laika posmu no 60 līdz 5 350 gadiem (Wardle et al., 2012). Jāuzsver, ka salas iedalītas trīs grupās, kurām vidējais laiks kopš pēdējā ugunsgrēka ir 585, 2180 un 3250 gadi – šo mežu vecums pat vairākkārt pārsniedz citos pētījumos (tai skaitā to, ko iespējams veikt Latvijā) izmantoto mežu vecumu. Rezultāti liecina, ka līdz ar laiku kopš pēdējās sukcesijas sākuma ekosistēmas virszemes oglekļa piesaiste pakāpeniski samazinās, bet apakšzemes piesaistītā oglekļa daudzums pieaug (4.7. a un b attēls). Tas saistīts attiecīgi ar primārās produktivitātes samazināšanos un lēnāku organisko vielu sadalošo organismu darbību līdz ar laiku kopš pēdējā ugunsgrēka. Tā kā sadalīšanās palēninās pirms primārās produktivitātes, kopējais piesaistītā oglekļa daudzums līdz ar audzes vecumu pieaug (4.7. c attēls). Autori norāda, ka primārās produktivitātes samazināšanās šajos mežos saistīta ar pakāpenisku sugu nomaiņu – no ātraudzīgākām (priede, parastā mellene *Vaccinium myrtillus* L.) uz lēnāk augošām (egle, melnā vistene *Empetrum hermaphroditum* Hagerup.). Konstatēta pozitīva korelācija starp taksonomisko augu un virszemes patērētāju daudzveidību un kopējo ekosistēmas oglekļa daudzumu, norādot, ka vecu mežu saglabāšana var gan palielināt bioloģisko daudzveidību, gan turpināt piesaistīt oglekli.



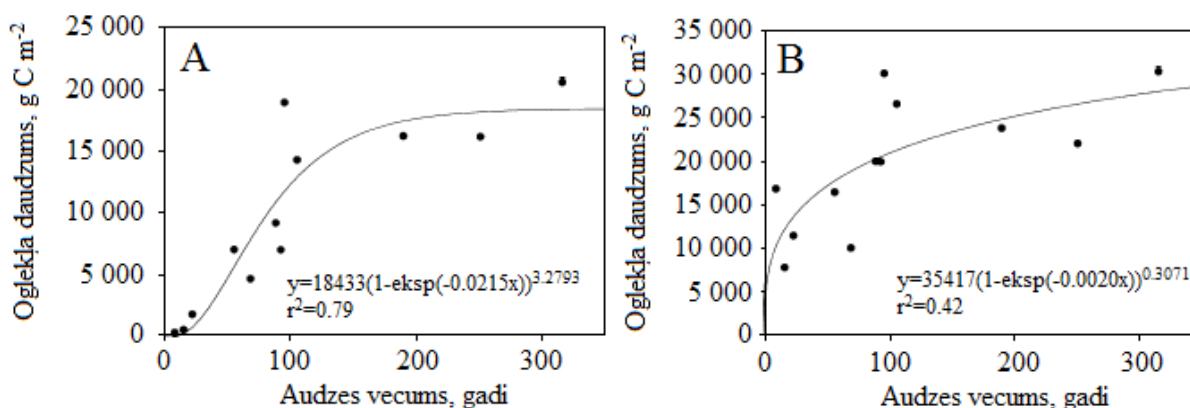
4.7. attēls. Virszemes (A), apakšzemes (B) un kopējais (C) oglekļa daudzums salās ar atšķirīgu laiku kopš pēdējā ugunsgrēka (L – 585, M – 2180 un S – 3250 gadi). Atšķirīgi burti norāda uz būtiskām atšķirībām pēc Tukey testa ($\alpha=0,05$) (Wardle et al., 2012).

ASV Oregonas štatā hronosekvences pētījumā izmantotas 12 dzeltenās priedes (*Pinus ponderosa* Lawson & C. Lawson) audzes vecumā no 9 līdz > 300 gadu vecumā (Law et al., 2003). Tās iedalītas četrās grupās: jaunaudzes (9–20 gadi), vidēja vecuma audzes (56–89 gadi), pieaugušas audzes (95–106 gadi) un vecas audzes (190–316 gadi). Viņi konstatējuši pozitīvu būtisku saistību starp nedēļas ekosistēmas produktivitāti jaunaudzēs un vecās audzēs (4.8. attēls), norādot uz līdzīgu meteoroloģisko apstākļu ietekmi, neatkarīgi no audzes vecuma. Oglekļa daudzums dzīvajā biomasā sasniedza maksimumu 100–200 gadu vecumā un saglabājās šajā līmenī arī vecākajās audzēs (4.9. a attēls). Līdzīgu tendenci uzrādīja arī kopējais ekosistēmā (dzīvajā, nedzīvajā biomasā un augsnē) piesaistītā oglekļa daudzums (4.9. b attēls), un no tā virszemes koku masa (stumbri, zari, miza) sastādīja vidēji 52%.

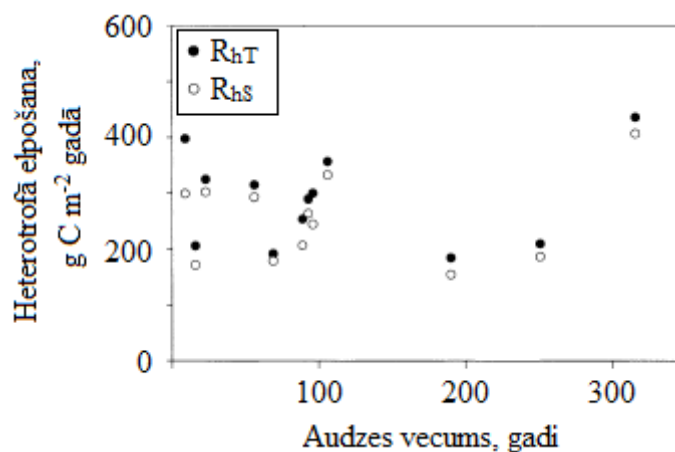
Heterotrofā elpošana uzrādīja līdzīgu emitētā CO₂ daudzumu, neatkarīgi no audzes vecuma (4.10. attēls), un lielāko daļu (vidēji 88%) no tā sastādīja augsnes elpošana. Kopumā ekosistēmas produktivitāte jaunaudzēs bija -124 g C m⁻² gadā, vidēja vecuma audzēs 118 g C m⁻² gadā, pieaugušās audzēs 170 g C m⁻² gadā un vecās audzēs 35 g C m⁻² gadā (4.11. attēls).



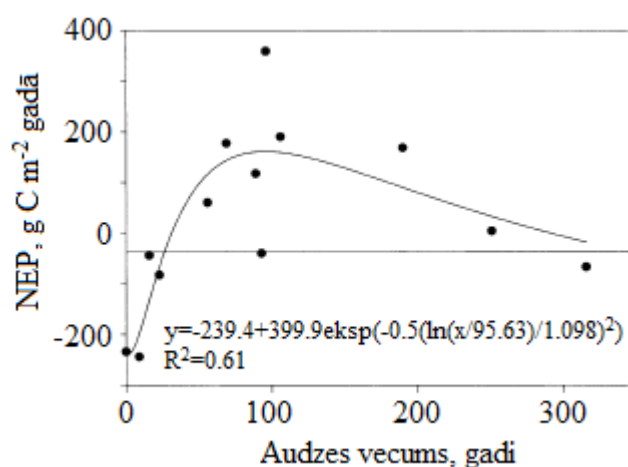
4.8. attēls. Nedēļas ekosistēmas produktivitāte (NEP) vecās (190–316 gadi) un jaunās (56–89 gadi) dzeltenās priedes audzēs ASV Origonas štatā. Diagonālā līnija norāda 1:1 attiecību (Law et al., 2003).



4.9. attēls. (A) oglekļa daudzums dzīvajā biomasā (virszemes un apakšzemes) un (B) kopējais ekosistēmā (dzīvajā, nedzīvajā biomasā un augsnē) piesaistītā oglekļa daudzums dzeltenās priedes audzēs atkarībā no audzes vecuma ASV Origonas štatā (Law et al., 2003).



4.10. attēls. Kopējā heterotrofā elpošana (R_{hT}) un heterotrofā elpošana no augsnes (R_{hS}) dzeltenās priedes audzēs atkarībā no audzes vecuma ASV Origonas štatā (Law et al., 2003).

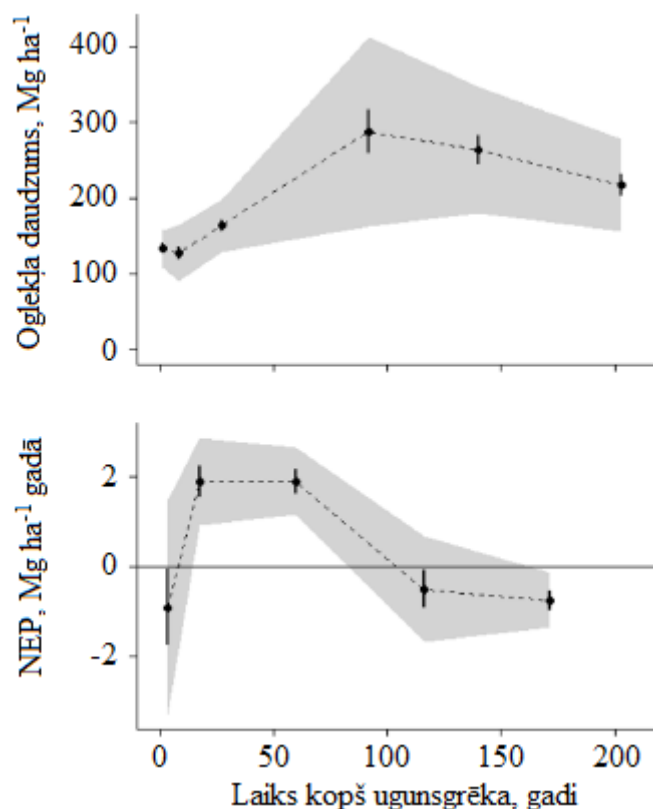


4.11. attēls. Ekosistēmas produktivitāte (NEP) atkarībā no audzes vecuma dzeltenās priedes audzēs atkarībā no audzes vecuma ASV Origonas štatā (Law et al., 2003).

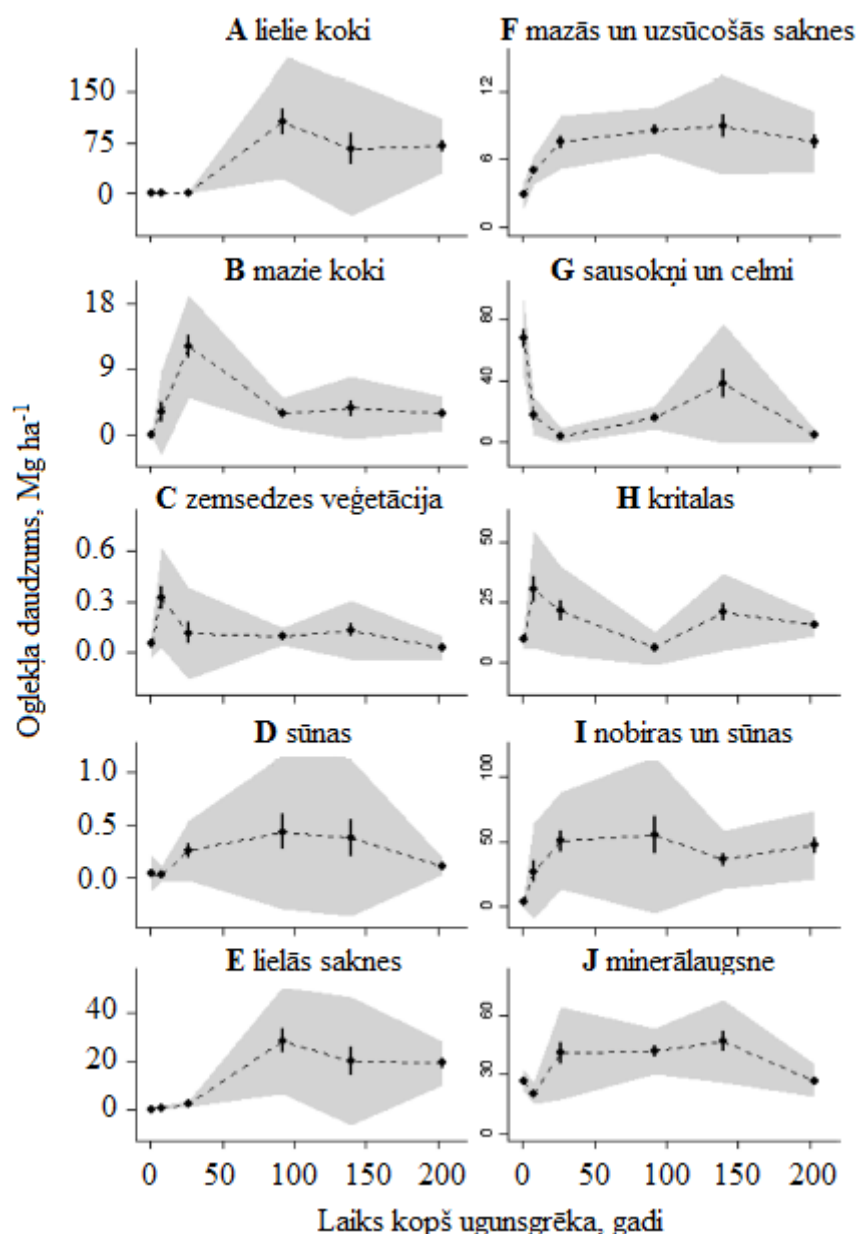
Kanādā veikts hronosekvences pētījums audzes oglekļa dinamikai pēc ugunsgrēka, ietverot audzes no viena līdz 203 gadu vecumam (Taylor et al., 2014). Pirmajos astoņos gados ekosistēmas produktivitāte bija negatīva (vidēji $-0,90 \text{ Mg C ha}^{-1} \text{ gadā}$; 4.12. b attēls) un ekosistēmā piesaistītā oglekļa daudzums samazinājās no $133,73 \text{ Mg C ha}^{-1}$ līdz $127,45 \text{ Mg C ha}^{-1}$ (4.12. a attēls). Tālākajos gados sekoja straujš ekosistēmā piesaistītā oglekļa daudzuma pieaugums, 92 gadu vecumā sasniedzot $287,85 \text{ Mg C ha}^{-1}$ un ekosistēmas produktivitāti $1,90 \text{ Mg C ha}^{-1} \text{ gadā}$. Tam seko negatīva ekosistēmas produktivitāte, kā arī samazinās ekosistēmā piesaistītā oglekļa daudzums. Lielāko daļu no ekosistēmā piesaistītā oglekļa pēc aptuveni 30 gadu vecuma sastādīja lielo dimensiju ($D \geq 10 \text{ cm}$) koki (4.13. a attēls); arī sausokņi, zemsegas veģetācija un minerālaugsne sastādīja lielu piesaistītā oglekļa īpatsvaru (4.13. attēls).

Autori norāda, ka ievērojamā ekosistēmas produktivitātes variācija pirmajos gados pēc traucējuma varētu būt saistīta ar audžu atšķirībām pirms ugunsgrēka, kā arī no tā intensitātes dažādās audzēs – abi šie faktori ietekmē laiku, kas nepieciešams, lai audze sasniegtu pozitīvu ekosistēmas produktivitāti (Taylor et al., 2014). Savukārt negatīvā ekosistēmas produktivitāte saistīta ar tās lielākās daļas – lielo koku – biomasas samazināšanos. Pēc ugunsgrēka audzes tipiski veido pioniersugas, kuras sukcesijas tālākos posmos nomaina lēnāk augošas, ēncietīgas

sugas; šajā pētījumā – Amerikas apsi (*Populus tremuloides* Michx.) un Benksa priedi (*Pinus banksiana* Lamb.) nomainīja balzāma baltegle (*Abies balsamea* [L.] Mill.), Kanādas un melnā egle (attiecīgi *Picea glauca* (Moench) Voss un *P. mariana* (Mill.) Britton, Sterns & Poggenburg). Pretēji citu autoru (Framstad et al., 2013; Luyssaert et al., 2008) izteiktajam pieņēmumam apstākļu uzlabošanās paaugus kokiem un jaunu koku ieaugšana pētījumā aptvertajā laika posmā nav spējusi kompensēt iepriekšējās paaudzes koku mirstības radīto ekosistēmas produktivitātes samazināšanos.



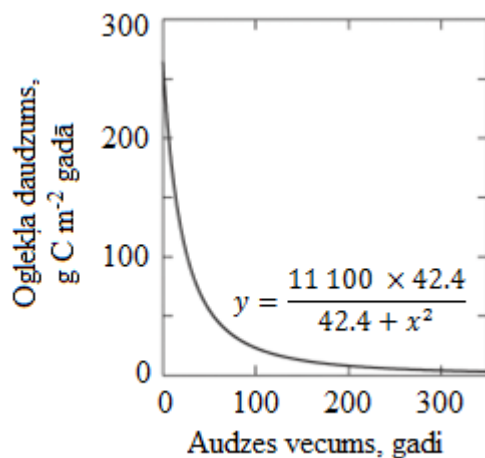
4.12. attēls. (A) ekosistēmā piesaistītais oglekļa daudzums un (B) ekosistēmas produktivitāte atkarībā no laika kopš pēdējā ugunsgrēka. Simboli un vertikālā līnija norāda vidējo vērtību un tās standartkļūdu, pelēkais lauks norāda 95% ticamības intervālu (Taylor et al., 2014).



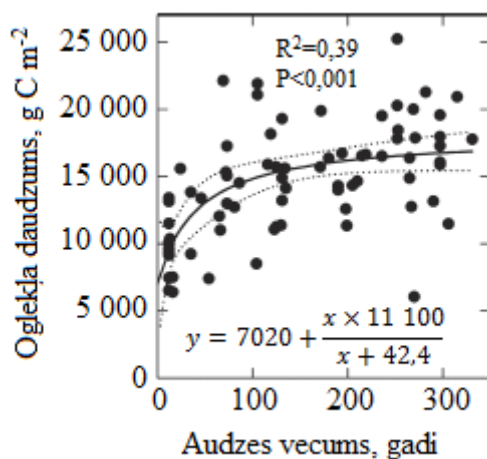
4.13. attēls. Piesaistītā oglekļa daudzums atkarībā no laika kopš pēdējā ugunsgrēka (a) lielos ($D \geq 10$ cm) kokos, (b) mazos ($D < 10$ cm) kokos, (c) zemsedzes veģetācijā, (d) sūnās, (e) dzīvajās lielajās ($D \geq 10$ cm) saknēs, (f) dzīvajās mazajās un uzsūcošajās saknēs ($D < 10$ cm), (g) sausokņos un celmos, (h) kritālās, (i) nobirās un humusā, (j) minerālaugsnē (0–100 cm dziļumā). Simboli un vertikālā līnija norāda vidējo vērtību un tās standartklūdu, pelēkais lauks norāda 95% ticamības intervālu (Taylor et al., 2014).

Līdzīgus rezultātus ieguvuši Kashian et al. (2013) 300-gadu hronosekvences pētījumā pēc ugunsgrēka 77 Klinškalnu priedes (*Pinus contorta* Dougl. ex Loud var. *latifolia* Engelm.) audzēs. Arī šajā pētījumā ekosistēmas produktivitāte pamazām samazinājās – no piesaistītiem 160 g C m^{-2} gadā 12 gadu vecumā līdz piesaistītiem 5 g C m^{-2} gadā 250 gadu vecumā (4.14. attēls). Arī šajā pētījumā konstatēta liela variācija starp audzēm, norādot, ka piesaistītā oglekļa daudzumu bez vecuma ievērojami ietekmē arī citi faktori. Kopumā līdzīgi kā iepriekš aprakstītajā pētījumā (Taylor et al., 2014), ekosistēmā piesaistītā oglekļa daudzums turpināja

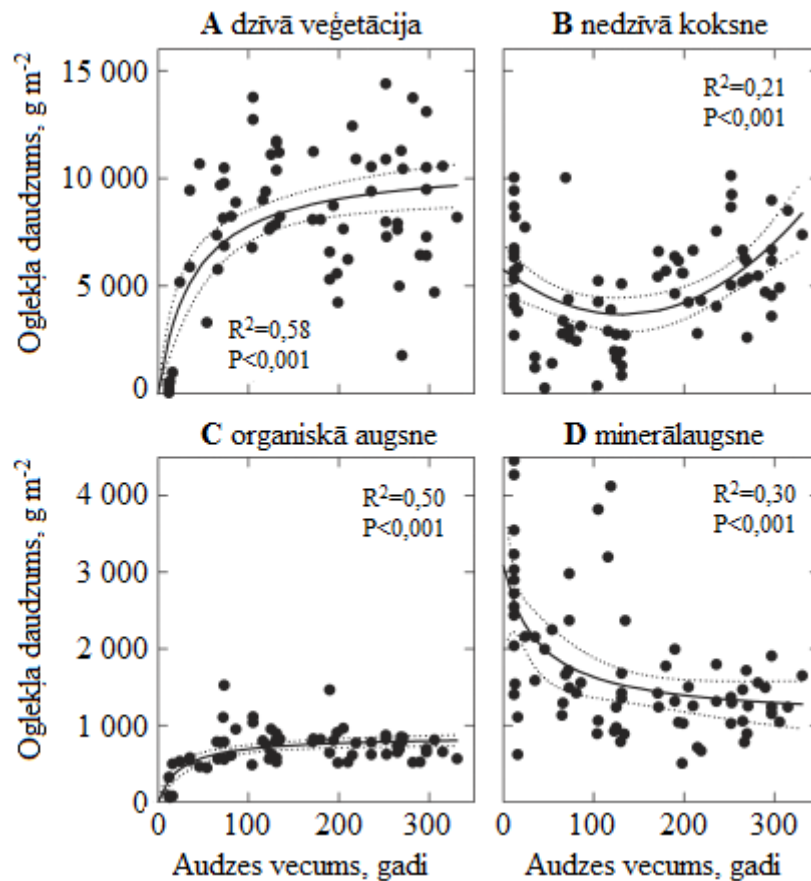
pieaugt visu novērojumu laiku (4.14 attēls) un ekosistēmas oglekļa krātuves uzrādīja līdzīgu oglekļa dinamiku (4.15 attēls), un vidējā ekosistēmas produktivitātes vērtība saglabājās pozitīva visu novērojumu laiku.



4.14. attēls. Ekosistēmā piesaistītā oglekļa daudzums atkarībā no audzes vecuma pēc ugunsgrēka Klinškalnu priedes audzēs (Kashian et al., 2013).

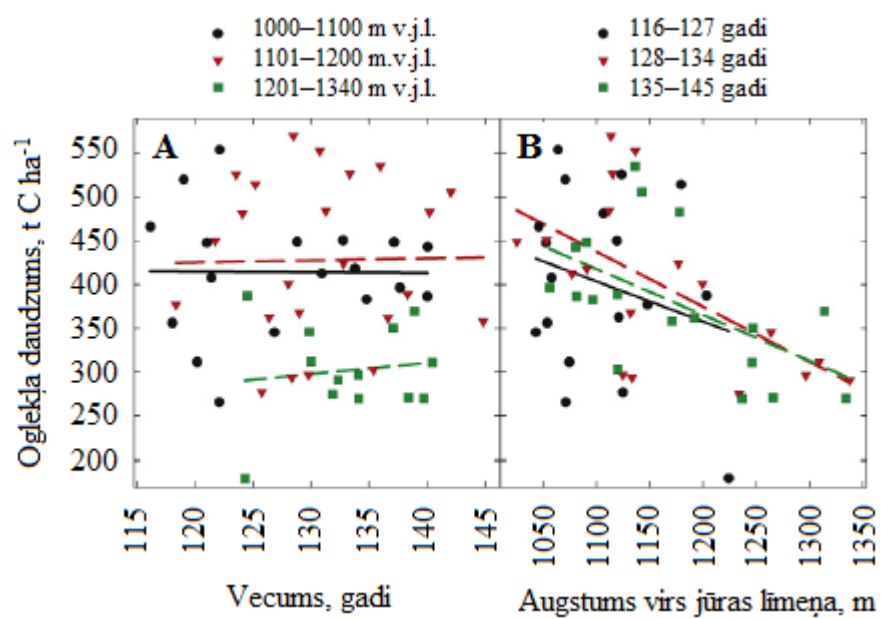


4.15. attēls. Kopējais ekosistēmā piesaistītā oglekļa daudzums atkarībā no audzes vecuma pēc ugunsgrēka Klinškalnu priedes audzēs. Nepārtrauktā līnija norāda vidējo vērtību, raustītās līnijas norāda 95% ticamības intervālu (Kashian et al., 2013).

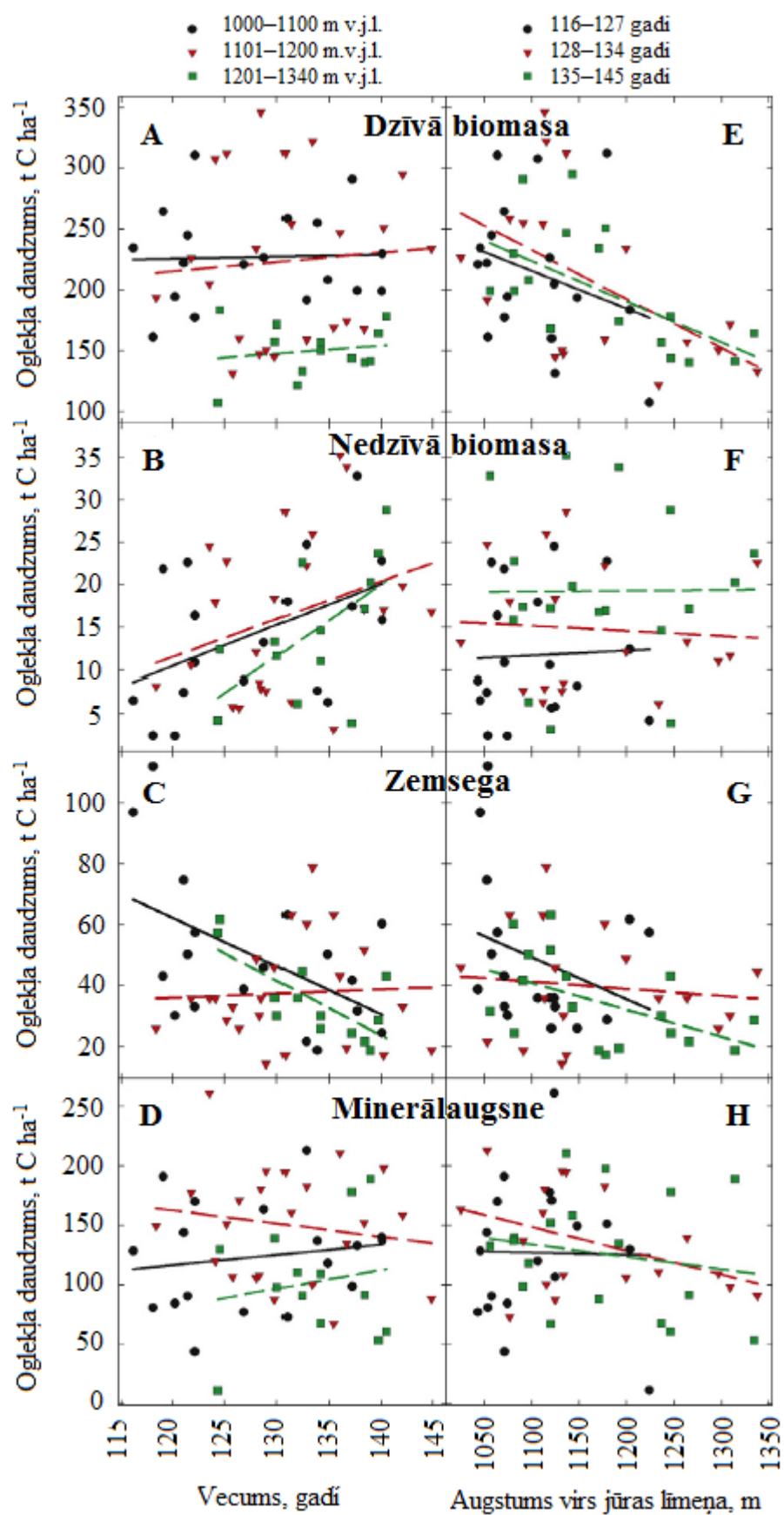


4.16. attēls. Piesaistītā oglekļa daudzums atkarībā no laika kopš pēdējā ugunsgrēka (A) dzīvajā veģetācijā, (B) nedzīvajā koksnē, (C) organiskajā un (D) minerālaugsnē. Nepārtrauktā līnija norāda vidējo vērtību, raustītās līnijas norāda 95% ticamības intervālu (Kashian et al., 2013).

Vienā no ļoti retajiem pētījumiem Eiropas centrālajā daļā (Čehija, Šumava kalnu grēda) vecos egļu mežos vērtēts piesaistītā oglekļa daudzums visās ekosistēmas krātuvēs atkarībā no meža vecuma un augstuma virs jūras līmeņa (Seedre et al., 2015). Konstatēts, ka lielākā oglekļa krātuve ir dzīvā biomasā (53%), kam seko minerālaugsne (33%), zemsega (10%) un nedzīvā biomasā (4%). Pētījumā izmantotajās audzēs (vecums 116–145 gadi) kopējais ekosistēmā piesaistītais oglekļa daudzums bija līdzīgs, neatkarīgi no meža vecuma (4.17. attēls). Arī dzīvajā biomasā piesaistītā oglekļa daudzums šajā audžu vecumā bija līdzīgs (neuzrādīja statistiski būtisku pieaugumu/samazināšanos; 4.18. attēls). Nedzīvajā biomasā un zemsegā piesaistītā oglekļa daudzums būtiski palielinājās līdz ar meža vecumu, bet minerālaugsnē tas saglabājās līdzīgs. Kopumā autori norāda, ka dzīvajā biomasā piesaistītā oglekļa daudzums ir līdzvērtīgs emitētā (biomasas sadalīšanās) un izskalošā oglekļa daudzumam, tātad šajā pētījumā izmantotās audzes uzskatāmas par oglekļa neitrālām – lai gan joprojām vērojama tendence kopējam piesaistītā oglekļa daudzumam palielināties (4.17. attēls), tā nav statistiski būtiska.



4.17. attēls. Kopējais atmosfērā piesaistītā oglekļa daudzums atkarībā no (A) audzes vecuma un (B) augstuma virs jūras līmeņa (Seedre et al., 2015).



4.18. attēls. Piesaistītā oglekļa daudzums (A un E) dzīvajā biomasā, (B un F) nedzīvajā biomasā, (C un G) zemsegā un (D un H) minerālaugsnē atkarībā no (A–D) meža vecuma un (E–H) augstuma virs jūras līmeņa (Seedre et al., 2015).

1.5. Secinājumi

Zinātniskā interese par vecu mežu oglekļa bilanci parādījusies 20. gs. beigās. Klimata pārmaiņu kontekstā CO₂ apritei pievērsta pastiprināta uzmanība, un, attīstoties empīrisko mērījumu tehnoloģijām, parādās arvien jauni uz empīriskiem datiem balstīti pētījumi. Šādu pētījumu veikšana joprojām ir saistīta ar sarežģītu metodiku (atkarībā no pētītās oglekļa krātuves) un laiktelpīgu, dārgu mērījumu veikšanu. **Kopumā empīriskie pētījumi neapstiprina pieņēmumu par veco mežu oglekļa neitralitāti, lielajā vairumā gadījumu audzes turpināja oglekļa piesaisti arī 250 un vairāk gadu vecumā – arī vecas audzes/veci meži turpina piesaistīt lielāku oglekļa daudzumu, nekā no tām tiek emitēts. Lai gan izteikti minējumi, ka, atbilstoši 20. gs. izteiktajiem pieņēmumiem, vecas audzes kļūst no CO₂ piesaistītāju par tā emisiju avotu; tas notiek ievērojami (vairākus gadu simtus) vēlāk, nekā sākotnēji pieņemts (sasniedzot 100 gadu vecumu).** Pozitīvā piesaistītā/emitētā oglekļa dioksīda balance ar vecumu samazinās. Jāatzīmē, ka piesaistītā oglekļa dioksīda daudzumam lielākoties konstatēta liela variācija starp viena vecuma audzēm (atsevišķos pētījumos vecas audzes bijušas CO₂ emisiju avoti); norādot uz citu faktoru, piemēram, sugu sastāva, augsnes, ietekmi.

Pieejamās informācijas daudzumu par oglekļa saturu dažādās oglekļa krātuvēs ietekmē to novērtēšanas izmaksas un pieejamās metodes. Salīdzinoši daudz informācijas ir iegūts par oglekļa daudzumu gan dzīvajā, gan nedzīvajā biomasā, savukārt vismazāk informācijas atrodams par oglekļa dinamiku un potenciālo piesaistītā oglekļa daudzumu augsnē, īpaši – kūdras augsnē. Tāpat vairums pētījumu, kas veikti boreālajos un hemiboreālajos mežos ietver informāciju par skujkoku sugām (egle, priede), bet tie, kas veikti mērenajā joslā, galvenokārt par dižskābardi un egli; tādēļ informācijas par mūsu reģiona lapu koku audzēm trūkst. Kopumā līdz šim iegūtā informācija nesniedz viennozīmīgus secinājumus, un tie nav vispārināmi uz mežiem ar citādiem parametriem kā pētījumā iekļautajiem mežiem. Piemēram, pētījumu rezultāti, kas iegūti mērenās joslas mežos nav attiecināmi uz boreālajiem mežiem; atšķiras gan tajos sastopamo sugu sastāvs, gan ražība, augšanas gaita, kā arī organiskās vielas sadalīšanās ātrums. Tāpat nav iespējams tieši attiecināt rezultātus, kas iegūti boreālajos mežos Ziemeļamerikā uz boreālajiem mežiem Eiropā – arī starp šiem reģioniem pastāv ievērojamas atšķirības gan oglekļa dioksīda piesaistes, gan tā emisiju dinamikā. Tomēr informācija no šiem pētījumiem palīdz radīt pilnīgāku priekšstatu par oglekļa aprites ciklu – pāreju no atmosfēras un meža ekosistēmu un atpakaļ, pāreju no vienas oglekļa krātuves uz citu, kā arī faktoriem, kas ietekmē atsevišķās oglekļa krātuves piesaistes kapacitāti, ilgmūžību; bet šo faktoru (un to mijiedarbības) ietekmes intensitāte starp reģioniem var ievērojami atšķirties.

Salīdzinot dažādas oglekļa dioksīda piesaistes/emisiju metodes, hronosekvences pētījumi sniedz iespēju salīdzinoši īsā laikā iegūt informāciju (datus) par izmaiņām ilgākā laika posmā – atšķirībā no *eddy* kovariācijas metodes, izmaiņu vērtēšanai atkarībā no audzes/meža vecuma nav nepieciešams veikt atkārtotus mērījumus tajos pašos objektos. Iegūstot pietiekamu datu apjomu, iespējams gan nodrošināt rezultātu precizitāti, gan izmantot tos modelēšanai, piemēram, salīdzinot piesaisti vecos mežos ar aizstāšanas efektu, no jaunākiem mežiem kokus izmantojot, piemēram, būvmateriālos. Tāpat, ņemto vērā, ka prognozes liecina par dažādu dabisko traucējumu biežuma palielināšanos, svarīgi vērtēt to ietekmi arī uz mežā piesaistītā oglekļa dioksīda daudzumu. Īpaši dabisko traucējumu ietekme jāņem vērā, raksturojot oglekļa piesaisti vecā mežā; jo dabisko traucējumu (arī neliela mēroga, t.i. atsevišķu koku bojāeja) darbība un audzes sukcesija (bez tiešas antropogēnas ietekmes) ir viens no pamatnoteikumiem, kas atšķir vecu kokaudzi no veca meža.

2. Empīrisko datu ievākšana

2.1. Oglekļa piesaiste koku biomasā un nedzīvajā koksne

Oglekļa uzkrājuma raksturošanai ierīkoti parauglaukumi vecās (šī projekta ietvaros ar to saprotot ciršanas vecumu par vairāk nekā 2 vecumklasēm pārsniegušās) audzēs. Pārskata periodā atlasītas un apsektas 52 egles audze, kurās, ciktāl tas zināms no datu bāzes, nav veikta saimnieciskā darbība. Ņemot vērā konstatētu nesenu un/vai nozīmīgu saimnieciskās darbības ietekmi daļā audžu, tās parauglaukumu ierīkošanai nav izmantotas. Izvēlētas 31 audze (no plānotajām 27) ņemot vērā, ka ne visās būs iespējams ierīkot visus plānotos 6-8 parauglaukumus. Saskaņā ar metodiku parauglaukumus plānots ierīkot audzēs meža tipos Dm, Vr, Dms, Vrs. Katrā parauglaukumā noteikts meža tips un tā nesakritība ar taksācijas datus norādīto nav izmantota par pamatu parauglaukumu neierīkošanai konkrētajā audzē; līdz ar to meža tipu sadalījums atšķirsies no sākotnēji paredzētā. Lielākā daļa audžu izvietotas Ziemeļkurzemes un Ziemeļlatgales reģionos. Katrā parauglaukumā saskaņā ar projekta metodiku:

- katram kokam fiksē sugu un uzmēra caurmēru (visiem kokiem, kas sasnieguši 6.1 cm diametru). Daļā parauglaukuma uzmēra visus kokus, kas sasnieguši 1.3 m augstumu. Piecos mazākos laukumos centrā un 2 m no tā uz katra kardinālā virziena – uzskaita visus kokus, kuri mazāki par 1.3m (nosakot sugu un vidējo augstumu);

- uzmēra augstumus, vainaga sākuma augstumu un ievāc pieaugumu urbumu (1.3 m augstumā) katra meža elementa un pie vienas paaudzes (± 2 vecuma klases no abstraktas vidējās vērtības piederošus kokus) piederošiem kokiem: valdošajam elementam 5, pārējiem 2 – dažādu dimensiju kokiem bez ārējām bojājuma pazīmēm (piemēram, lauza galotne). rupējušiem kokiem izurbj visu dzīvo daļu un atzīmē, ka trupes bojāts. Kokiem, kuru caurmērs no 6 līdz 2.1 cm ievāc pieauguma ripu (1 no pl. –visvairāk pārstāvētajai koku sugai);

- uzmēra ne tikai dzīvos, bet arī saustāvošos kokus, klasificējot tos, kā „sa” – sausoknis – nokaltis koks, kuram vēl ir vismaz 2. pakāpes sānzari; vai „st” – stumbeņis – bez sānzariem vai tikai ar 1, pakāpes sānzariem (tai skaitā celms, piezīmējot, ja var noteikts – vai koks nolūzis vai nozāģēts);

- veic kritālu uzskaiti: a) tikai tās, kam $d > 6\text{cm}$ un garums $> 1\text{m}$; b) fiksē – zars vai stumbrs; c) ja izgāzies koks – stumbra caurmērs 1.3m attālumā no sakņu kakla; d) ja gabali – abu galu maksimālais diametrs; e) fiksē, ja parauglaukumā ir gan stumbeņis / sausoknis, gan tā nolūzusī daļa, ja iespējams noteikt. Visām kritālām nosaka sadalīšanās pakāpi (saskaņā ar klasifikācijas tabulu);

Lauku darbi pabeigti visās izvēlētajās mežaudzēs, ierīkojot kopumā 212 parauglaukumus. Veicot mērījumu datu analīzi konstatēts, ka 2 objektos faktiski notikusi valdošās sugas maiņa, tomēr 29 kā valdošā suga saglabājusies parastā egles (2.1. tab. 1. pielikums).

Pētījuma objektu apraksts

Objekts	Pl	MT	Audzes I stāva				Oglekļa uzkrājums, t ha ⁻¹			
			sastāvs	G, m ² ha ⁻¹	M, m ³ ha ⁻¹	N, ha ⁻¹	Dz	Sa+St	K	Kopā
103-245-9	6	Dm/Vrs	7E1P2B+M;A	27.6	354.1	367	79.1	2.3	0.9	82.3
104-252-17	8	As	7E2P1B+M;Oz	17.8	200.9	333	45.6	1.0	0.9	47.5
105-147-13	5	Vr	5E4P1B	36.0	519.1	336	109.6	2.9	1.0	113.4
105-169-16	8	As	9E1A+P;B;M	18.2	223.7	295	51.6	2.6	0.8	55.0
106-523-12	6	Dm	7E3P	25.2	354.3	177	77.0	1.8	0.5	79.3
106-76-1	6	Vr	6E3B1A+Ba;G	17.1	200.4	237	49.4	3.0	1.6	54.1
108-164-3	8	As	7E2P1B	28.8	379.0	345	80.5	1.5	1.2	83.3
109-495-1	6	Dms	7E1P2M+B	26.0	303.4	367	64.5	1.7	0.5	66.7
110-24-9	6	Vrs	6E2A1B1M	23.8	323.2	227	72.5	0.8	2.0	75.3
110-407-30	8	Dm/Vr	5E4P1B+L	23.2	293.8	263	66.1	1.0	0.5	67.6
206-362-22	6	Vr/Dms	7E2P1B+M;A	19.6	236.8	260	58.4	1.1	1.9	61.4
210-36-21	6	Vr	5E2P1B1Oz1B1	23.9	301.2	157	71.0	0.4	0.6	72.0
303-280-2	8	Dm/Vr	8E2P+B	30.8	531.1	175	109.7	5.4	1.4	116.6
409-204-1	6	Dms	5B4E1P+A	24.6	328.9	313	81.8	1.1	0.9	83.8
409-73-9	6	Ks	7E1P2B	23.9	331.5	220	78.8	3.7	0.6	83.2
411-281-35	7	Vr	10E+B;A;L;G	28.0	366.9	214	82.6	2.2	1.4	86.2
502-225-13	6	Dms/Vrs	8E1B1M+A;Os	24.0	298.9	293	68.7	1.0	1.7	71.4
502-226-12	8	As	7E3P+B;A	28.4	361.7	348	83.1	5.1	1.1	89.3
502-60-21	6	Vrs/Grs	6E2M1B1Os+A	15.6	195.0	133	46.5	2.4	3.1	52.0
602-427-11	8	Vr	5E4P1Ba+B;B1	13.8	168.8	158	43.4	1.0	2.2	46.6
702-131-17	8	Dm	5E3P2B	37.5	525.1	305	120.9	2.2	0.8	123.8
702-48-28	6	Nd	6E1P2B1M	20.0	187.0	377	46.8	1.1	0.6	48.5
703-218-24	6	Ap	6M4E+P;Ba	29.6	355.8	237	85.1	3.0	1.7	89.8
706-410-5	6	Dms	6E3B1M+P	24.1	234.2	463	56.8	2.0	0.8	59.6
708-240-2	6	Dm	6E4P+B	26.7	328.9	227	76.1	1.6	1.2	78.8
804-311-10	8	Vr	8E1B1A+M;L	15.6	225.8	128	59.5	5.1	1.2	65.8
804-485-9	8	Vr/Vrs	6E2B1M1A+P;L	19.5	233.6	315	58.9	4.9	0.9	64.8
804-486-8	8	Vr/Vrs	6E2B2A1M	16.2	188.5	263	54.1	1.4	0.9	56.4
804-52-32	6	Vr/Vrs	8E1M1A+P;B	22.6	282.0	293	64.7	2.9	0.9	68.5
804-84-29	8	As	8E2B+P	16.8	198.0	250	46.3	0.7	0.9	48.0
805-38-9	8	Dm	6E1P2B1A+Oz	31.4	438.8	310	92.7	1.8	0.3	94.9

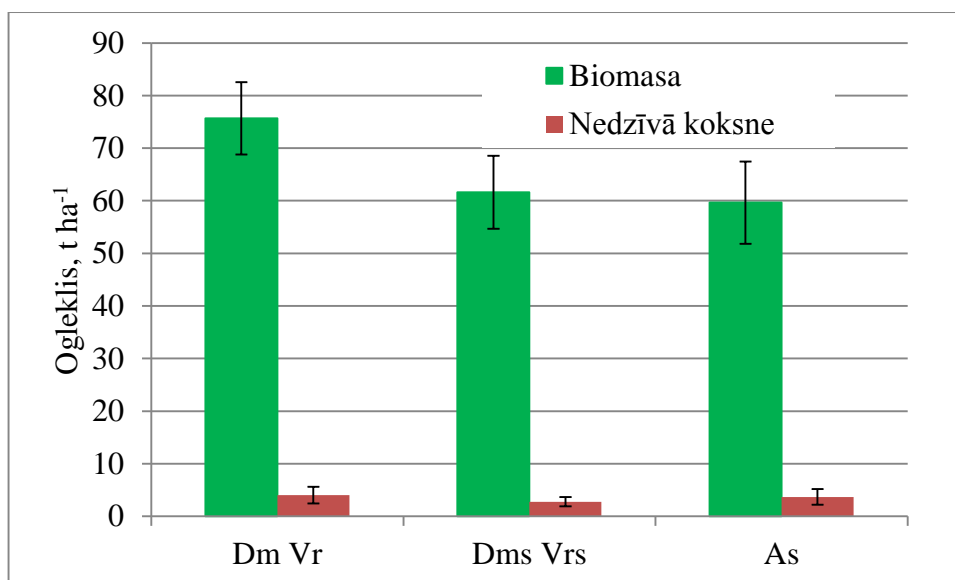
Pl – parauglaukumu skaits objektā; MT – meža tips; G – šķērslaukums; M – krāja; N – koku skaits ha⁻¹ (biezums); dz – dzīvo koku biomasa; Sa – sausokņi; St – stumbeņi; K - kritālas

Pētījuma objektos audzes kopējā krāja ir robežās no 212 līdz 594 m³ ha⁻¹, vidēji (mediāna) 341±36.9 m³ ha⁻¹; šķērslaukums: no 21 līdz 46 m², vidēji 31±2,1 m². II stāvs konstatēts visos objektos un gandrīz visos (izņemot 1) parauglaukumos, tikai 7% parauglaukumu tajā valdošā suga nebija egle. Otrā stāva biezums variēja plašā amplitūdā un vidēji bija 269±53 koki ha⁻¹; tā krāja objektos vidēji bija 36±4,3 m³ ha⁻¹ (t.i. 11±1,5% no kopējās audzes krājas).

Piesaistītā oglekļa apjoms dzīvajā biomasā pāraugušajās egļu audzēs ir robežās no 43 līdz 121 t ha⁻¹, vidēji 69±7.3 t ha⁻¹, kas nav statistiski būtiski atšķirīgs no 81-100 gadus vecās (pieaugušās) audzēs (Meža statistiskās inventarizācijas dati, 37 parauglaukumi) konstatētā: 62±8.4 t ha⁻¹. Starp šīm audžu grupām statistiski būtiski neatšķiras arī oglekļa apjoms stāvošos nokaltušos kokos (sausokņos un stumbeņos: pāraugušās audzēs 2,2±0,51 t ha⁻¹, pieaugušās 1,3±0,66 t ha⁻¹), bet atšķiras kritālās (pāraugušās audzēs 1,1±0,22 t ha⁻¹,

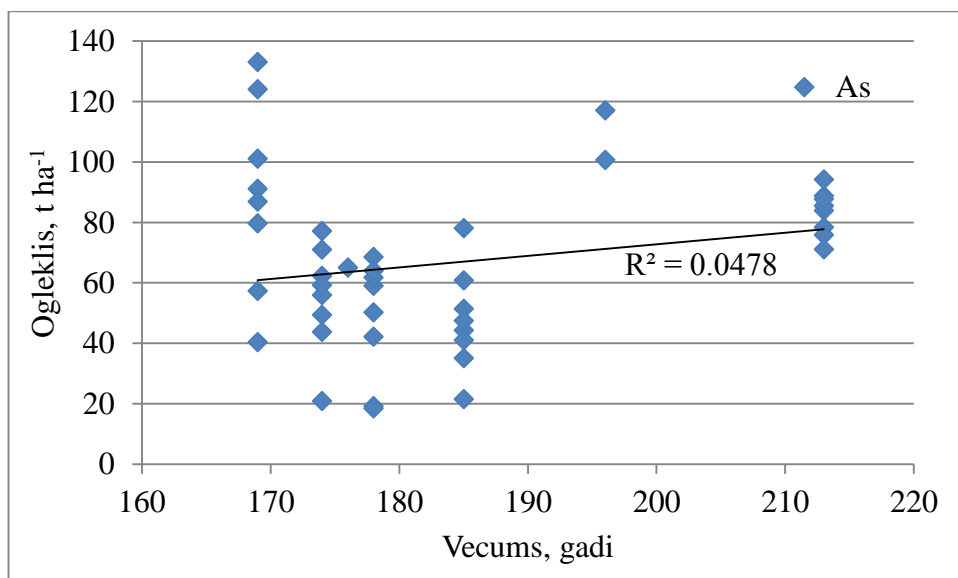
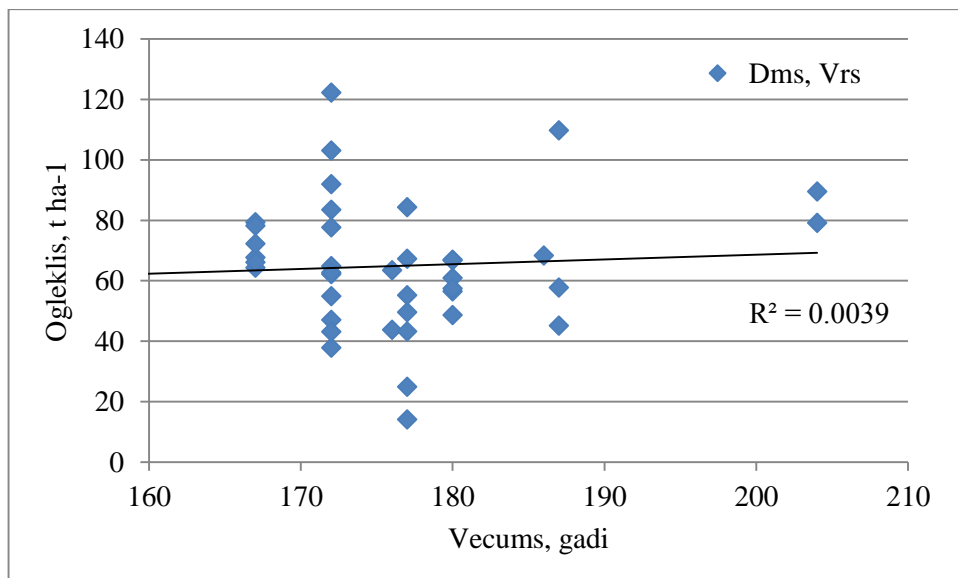
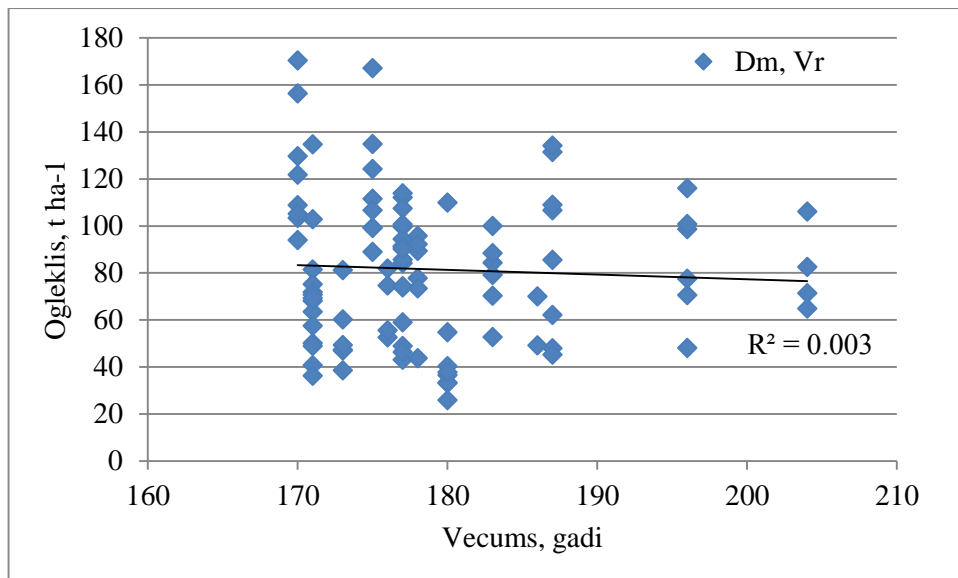
pieaugušās $3,1 \pm 1,81 \text{ t ha}^{-1}$). Dažādo oglekļa piesaistes apjomu kritalās zināmā mērā var izskaidrot metodiskās atšķirības kritalu uzskaitē un fakts, ka pāraugušās audzēs pie šīs kategorijas pieskaitītas tikai relatīvi lielu dimensiju (minimālais tievgaļa caurmērs 6 cm) kritalas: tātad pilnīgākam novērtējumam būtu jāpieskaita arī tās, kas konstatētas augšnes oglekļa vērtējuma parauglaukumos. Tomēr pat tādā gadījumā kritalās piesaistītā oglekļa apjoms pāraugušās audzēs vidēji ir nozīmīgi zemāks nekā pieaugušās, sasniedzot vidēji $1,7 \pm 0,43 \text{ t ha}^{-1}$. Lietderīgi atzīmēt, ka pieaugušās audzēs kritalās piesaistītā oglekļa apjoms starp parauglaukumiem atšķiras nozīmīgi: 35% audžu kritalas nav konstatētas, kamēr pāraugušās audzēs to nav tikai 4% parauglaukumu.

Lielākā daļa uzmērīto parauglaukumu pēc novērtējuma dabā ir damaksnī un vērī (kopā 46%), kā arī slapjajā damaksnī un slapjajā vērī (21%) un šaurlapju ārenī (20%). Analizējot datus pa šīm parauglaukumu grupām un izmantojot tikai laukumus, kur valdošā koku suga ir egle, konstatēts, ka sausienos (Dm, Vr) koku biomasā piesaistīts statistiski būtiski vairāk oglekļa nekā slapjajās un ārējās; sakarība ir līdzīga arī nedzīvajā biomasā (sausokņi, stubeņi, kritalas) piesaistītajam ogleklī, tomēr, atšķirības nav statistiski būtiskas (2.1. att.).



2.1. attēls. Oglekļa apjoms pāraugušās egļu audzēs dažādos meža tipos

Veicot analīzi paraugkopā plašāk pārstāvētajos meža tipos nav konstatēta saikne starp kopējo oglekļa apjomu koku biomasā un nedzīvajā koksne un audzes vecumu (2.2. att.)



2.2. attēls. Oglekļa apjoms koku biomasā un nedzīvajā koksņē pāraugušās egļu audzēs dažādos meža tipos atkarībā no audzes vecuma

2.2. Veco audžu datu izmantošana augšanas gaitas modeļos: metodika

Saskaņā ar darba uzdevumu pārskata periodā sagatavota metodika iegūto datu integrēšanai LVMI Silava (J. Doņa) augšanas gaitas modeļos. Tā nepieciešama, lai projekta noslēgumā izpildītu tā mērķi un nodrošinātu iespēju prognozēt oglekļa uzkrāšanās dinamiku vecās audzēs līdz projektā ietvertajai vecuma robežai, definētajos meža tipos (egle, bērzs, apse: Dm, Vr, priede – Dm) un situācijās bez intensīva dabiskā traucējuma ietekmes.

Caurmēra pieauguma dati pētījuma ietvaros tiek iegūti no veco koku pieauguma urbumiem. Meža elementa vidējā kvadrātiskā caurmēra izmaiņu aproksimācijai paredzēts izmantot vienādojumus, kas balstīti uz vispārinātās algebriskās differences pieeju, tādējādi caurmēra pieaugumu iespējams prognozēt, zinot tikai meža elementa vidējo caurmēru un krūšaugstuma vecumu, bet nav nepieciešama informācija par bonitāti. Algebriskās differences vienādojumi tiek papildināti vēl ar audzes I stāva biežības rādītāju, kas raksturo koku savstarpējo konkurenci.

Meža elementa vidējā caurmēra augšanas gaitas aproksimācijai izmantos *Hossfeld IV vienādojuma* (Kušucme, 1988) *vispārinātās algebriskās differences pieejas modelis* (Krumland & Eng, 2005), kurš modificēts iekļaujot papildus audzes relatīvo biežību:

$$D_2 = \frac{A_2^{b_1}}{b_2 \frac{N_1}{N_{max}} + 100b_3 X_0 + X_0 A_2^{b_1}} \quad (1)$$

$$X_0 = \frac{\frac{A_1^{b_1}}{D_1} - b_2 \frac{N_1}{N_{max}}}{100b_3 + A_1^{b_1}} \quad (1.1)$$

$$N_{max} = \frac{(k_{10}n_{max10} + k_{11}n_{max11} + k_{12}n_{max12} + k_{13}n_{max13} + k_{14}n_{max14})}{10} \quad (1.2)$$

$$n_{max} = c_1 D_1^{c_2} H_1^{c_3} \quad (1.3)$$

kur A_1 – krūšaugstuma vecums pirmajā uzmērīšanas reizē, gadi;

A_2 – krūšaugstuma vecums otrajā uzmērīšanas reizē, gadi;

D_1 – caurmērs pirmajā uzmērīšanas reizē, cm;

D_2 – caurmērs otrajā uzmērīšanas reizē, cm;

H_1 – meža elementa augstums pirmajā uzmērīšanas reizē, m

N_1 – mežaudzes I. stāva koku skaits pirmajā uzmērīšanas reizē, ha^{-1} ;

N_{max} – mežaudzes I. stāva maksimālais koku skaits pirmajā uzmērīšanas reizē; ha^{-1} ;

n_{max} – maksimālais atsevišķa meža elementa koku skaits, ha^{-1}

k_{10-14} – atsevišķa meža elementa sastāva koeficients.

$b_1; b_2; b_3; c_1; c_2; c_3$ – empīriskie koeficienti.

Vidējā kvadrātiskā koka caurmēra augšanas gaita aproksimācijai J. Doņa vadīto projektu ietvaros izmanto MSI parauglaukumu pārmērījumu datus (trešā, otrā un pirmā cikla meža elementa vidējā kvadrātiskā koku caurmēru starpības). Modeļu papildināšanai nākamajā projekta posmā tādā pat veidā tiks izmantoti arī vecajās audzēs no vecajiem kokiem ievāktu urbumu radiālo pieaugumu mērījumu dati.

Šķērslaukuma izmaiņu raksturošanai divos dažādos audzes vecumos (uzmērīšanas un pirms 5-10 gadiem) tiks izmantoti dati par dzīvo koku caurmēra izmaiņām un koku nokalšanu, kas skuju kokiem iegūti no sausokņu datējumiem, savukārt lapu kokiem tiks izmantotas citos ar oglekļa piesaistes aprēķiniem saistītos projektos izstrādātas sakarības par

kritalu sadalīšanās ilgumu un parauglaukumos ievāktie dati par kritalu sadalīšanās pakāpi. Lai uzlabotu vienādojumu precizitāti un novērtētu, vai kādā vecumā nesākas strauja šķērslaukuma samazināšanās, tiks rekomendēts veikt (daļas) parauglaukumu pārmērīšanu pēc 5-10 gadiem. Aprēķini tiks veikti pēc arī līdz šim augšanas gaitas vienādojumu izstrādē lietotās formulas:

$$g_2 = g_1 + g_1 \left(b_0 + b_1 \frac{t_1}{100} + b_2 t_1^{-2} \right) (t_2 - t_1) \quad (2)$$

kur g_2 – meža elementa šķērslaukums perioda beigās, $m^2 ha^{-1}$;
 g_1 – meža elementa šķērslaukums perioda sākumā, $m^2 ha^{-1}$;
 t_1 – meža elementa krūšaugstuma vecums perioda sākumā, gadi;
 t_2 – meža elementa krūšaugstuma vecums perioda beigās, gadi;
 b_0 ; b_1 ; b_2 ; – empīriskie koeficienti, kas atkarīgi no koku sugas.

Vidējā augstuma augšanas gaitas aproksimācijai tiks izmantoti vienādojumi, kas balstīti uz vispārinātās algebriskās differences pieeju (*GADA - generalized algebraic difference approach*), kas ļauj augstuma pieaugumu prognozēt zinot tikai audzes augstumu un vecumu, bet nav nepieciešama informācija par bonitāti.

Meža elementa vidējā augstuma augšanas gaitas aproksimācijai izmanto *Hossfeld IV vienādojuma* (Kubucme, 1988) vispārinātās algebriskās differences pieejas modelis (Krumland & Eng, 2005):

$$H_2 = 1.3 + \frac{A_2^{b_1}}{b_2 + 100b_3X_0 + X_0A_2^{b_1}} \quad (3)$$

$$X_0 = \frac{\frac{A_1^{b_1}}{H_1 - 1.3} - b_2}{100b_3 + A_1^{b_1}} \quad (3.1)$$

kur A_1 – krūšaugstuma vecums pirmajā uzmērīšanas reizē, gadi;
 A_2 – krūšaugstuma vecums otrajā uzmērīšanas reizē, gadi;
 H_1 – augstums pirmajā uzmērīšanas reizē, metri;
 H_2 – augstums otrajā uzmērīšanas reizē, metri;
 b_1 ; b_2 ; b_3 – empīriskie koeficienti.

Datus par koku augstumu dažādā vecumā iegūs no paraugkoku (pa 2 valdaudzes kokiem 15 parauglaukumos – saskaņā ar Donis, 2014) pieauguma urbumiem dažādā augstumā t.i. veidot augošu koku stumbra analīzi. Šāda pieeja izvēlēta, lai nodrošinātu iespējas iegūt datu projekta ietvaros; arī šī vienādojuma precizitātes uzlabošanai tiks rekomendēts veikt (daļas) parauglaukumu pārmērīšanu pēc 10 gadiem.

Meža elementa vidējā augstuma un caurmēra augšanas gaita tiks modelēta datorprogrammā SPSS 14.0 for Windows, izmantojot rīku *Non-linear regression*.

Darba uzdevumos pārskata periodā nebija paredzēta šī projekta datu iekļaušana J. Doņa augšana gaitas modeļos un/vai detalizēta to analīze: tā plānota nākamajā projekta etapā, vienlaikus sagatavojot pirmo manuskriptu par pētījuma rezultātiem un iesniedzot to starptautiskam zinātniskam žurnālam.

2.3 Oglekļa piesaistes augsnē un kopējās oglekļa piesaistes novērtējums

Saskaņā ar apstiprināto pētījuma metodiku

- katrā paraugu vākšanas punktā (4 gab. objektā) 1 m² platībā savāc visus uz zemes esošos zarus, kuru d<6cm (daļas, kuras iziet ārpus 1 m² rāmja, nevācot) un ievāc zemsegas paraugu (100 cm² 3 atkārtojumos)

- katrā paraugu vākšanas punktā izrok 60x120x90cm bedres augsnes paraugu ievākšanai. Bedres garākā mala aptuveni paralēla parauglaukuma rādiusam, paraugus (augšnes fizikālo īpašību noteikšanai un ķīmiskajām analīzēm) ievāc no bedres īsākās malas, kura tālāk no centra O horizontā (zemsega), 0-10 cm, 10-20 cm, 20-40 cm un 40-80 cm dziļumā

- augsnes raksturošanai ārpus kokaudzes parauglaukuma rādiusa ierīko profilbedri, ievācot paraugus augsnes tipa noteikšanai / precizēšanai, kā arī 0°, 90°, 180° leņķī no centra ierīko paraugu vākšanas punktus (3 nogabalā), to vietas izvēloties vismaz 2 m attālumā no celmiem, mikroliefja pazeminājumiem vai paaugstinājumiem, netipiskiem mežaudzes elementiem un vismaz 2 m attālumā no lieliem augošiem kokiem;

Pārskata periodā saskaņā ar aprakstīto metodiku un darba uzdevumu veikta augsnes, nobiru un zemsedzes paraugu ievākšana 27 audzēs un paraugu no 19 audzēm (darba uzdevumā plānots no 13 audzēm) apstrāde LVMI Silava Vides laboratorijā oglekļa uzkrājuma raksturošanai. Lai to veiktu, paraugiem noteikti un aprēķināti ķīmisko sastāvu raksturojošie parametri: augsnes pH_{KCl}; CaCO₃, g/kg; C_{karb.}, g/kg; C_{org.}, g/kg; apmaiņš bāzu kapacitāte, cmol/kg; piesātinājums ar bāzēm, %; apmaiņas bāzes, cmol/kg; abs.bāzu summa, mgekv/100g; hidrolītiskais skābums, mgekv/100 g; N_{kop.}, g/kg. Tāpat 304 paraugiem dažādā dziļumā noteikts augsnes blīvums, kg/m³; augsnes frakcija > 2 mm, % un aprēķināta augsnes slāņa masa, t/ha; augsnes skeleta masa, t/ha; augsnes smalkās frakcijas masa, t/. Izmantojot iegūtos datus un augsnes profilu aprakstus, veikta augšņu klasifikācija un oglekļa apjoma augsnē noteikšana.

Konstatēts, ka kopējais oglekļa apjoms tajos ir ļoti plašā amplitūdā: no 63 līdz 322 t ha⁻¹, vidēji 144±35.3 t ha⁻¹. Oglekļa apjoms zemsegā pāraugušās egļu audzēs vidēji ir 32±6.7 t ha⁻¹, kamēr pieaugušās egļu audzēs saskaņā ar BioSoil projekta datiem tikai 7.9 t ha⁻¹; augsnē (0-80cm dziļumā) piesaistītā oglekļa apjoms ir attiecīgi 111±33.1 t ha⁻¹ un 116 t ha⁻¹. Veicot piesaistītā oglekļa apjoma novērtējumu lielākajā daļā no apstrādātajiem augsnes paraugiem – objektiem uz minerālaugsnēm (Dm, Vr, Dms, Vrs) – nav konstatēta oglekļa zemsegā izmaiņu saikne ar audzes vecumu, tomēr ir konstatēta tendence (r=0.32, nav statistiski būtiska) palielinoties audzes vecumam pieaug oglekļa apjoms augsnē. Ņemot vērā ievērojamo iegūto rezultātu izkliedi arī viena vecuma un meža tipa ietvaros, kā arī ierobežoto paraugkopas lielumu, oglekļa apjoma izmaiņu tendences būtu ieteicams vērtēt, salīdzinot tā apjomu pieaugušās (81-100 gadi) un pāraugušās (171-190 gadi) audzēs viena meža tipa vai to kopas (saskaņā ar plānot Dm, Vr un Dms, Vrs) ietvaros. Diemžēl esošā paraugkopa par oglekļa apjomu pieaugušās egļu audzēs, kas iegūta projektā BioSoil (A. Lazdiņš) ir ļoti ierobežota – norādītajā vecuma grupā ir tikai 5 audzes, turklāt tikai 3 no tām definētajos meža tipos. Lai iegūtu sākotnējo novērtējumu par kopējo piesaistītā oglekļa apjomu, no BioSoil datu kopas izmantota informācija par visām egļu audzēm attiecīgajos meža tipos, kombinējot to ar informāciju par koku biomasā un nedzīvajā koksni piesaistītās

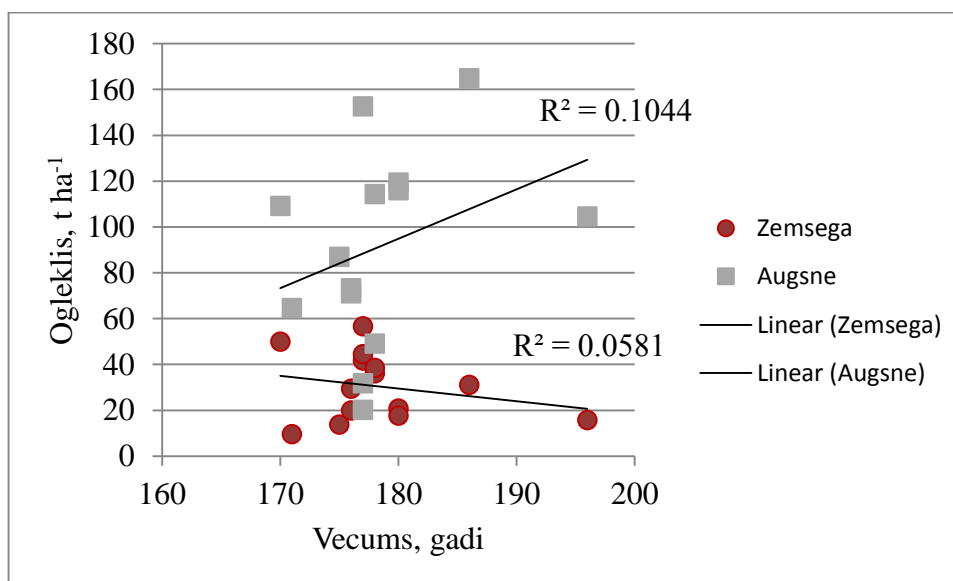
biomasas informāciju no Meža statistiskās inventarizācijas datiem definētajā audžu vecuma grupā (Dm, Vr 35 parauglaukumi, Dms, Vrs 3 parauglaukumi).

Šādi iegūta novērtējuma rezultāti liecina, ka egļu audzēs uz minerālaugsnēm (Dm, Vr, Dms, Vrs) ciršanas vecumā (81-100 gadi) piesaistītā oglekļa apjoms koku biomasā, nedzīvajā koksne un augsne statistiski būtiski neatšķiras no pāraugušās (ciršanas vecumu vairāk nekā par 2 vecumklasēm pārsniegušās) egļu audzēs konstatētā. Pāraugušās egļu audzēs konstatēts būtiski augstāks oglekļa apjoms zemsegā, kas galvenokārt nosaka arī kopējās oglekļa piesaistes atšķirības starp šīm audžu grupām (2.4. att.).

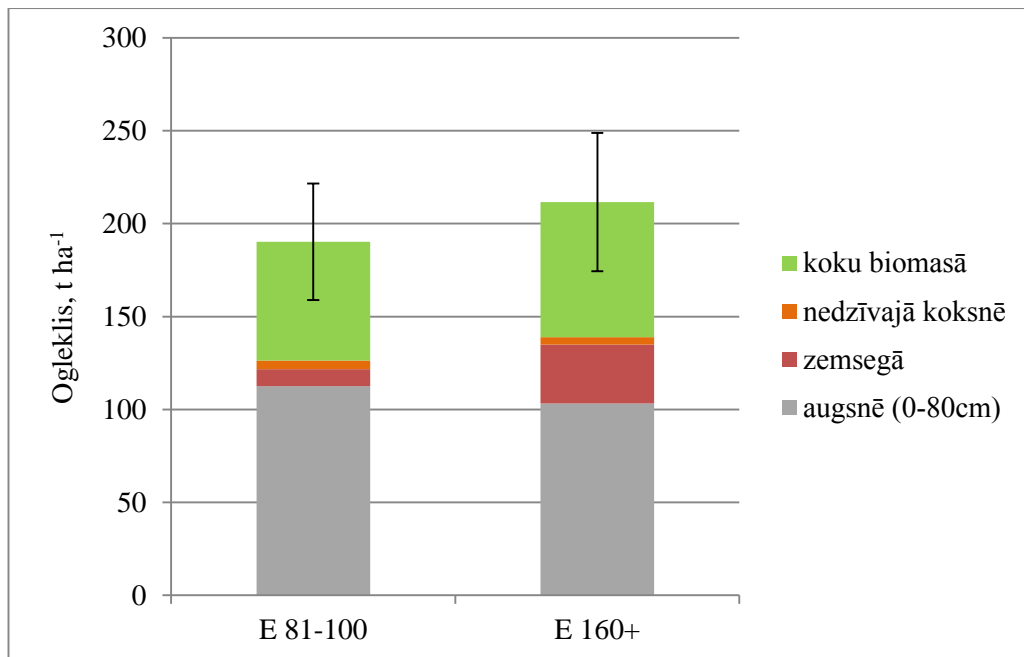
Ņemot vērā iegūtos rezultātus, rekomendējams:

- 1) pabeigt ievāktu augsnes paraugu analīzes no visiem objektiem, iegūstot vidējās oglekļa piesaistes vērtības vecām egļu audzēm, kas izmantojamas oglekļa piesaistes novērtējumam LVM mērogā (pēc audžu taksācijas datiem): līdz ar to sasniedzot projekta praktisko mērķi;
- 2) oglekļa piesaistes dinamikas raksturošanu veikt definētos meža tipos (vai nu tikai plašāk pārstāvētajos – Dm, Vr vai arī Dms, Vrs vai arī papildus ietverot As); šajos meža tipos Meža statistiskās inventarizācijas parauglaukumos nepieciešams veikt zemsegas biezuma uzmērīšanu, neliela izmēra kritalu apjoma novērtējuma parauglaukumu ierīkošanu un paraugkopā, kas līdzvērtīga vecajās audzēs ierīkotajām (ārpus MSI parauglaukuma robežām) – augsnes oglekļa apjoma noteikšanu. Ņemot vērā nozīmīgo papildus darba apjomu, rekomendējams koncentrēties uz Dm, Vr (46% no kopējās egļu audžu platības); pēc iegūto rezultātu novērtēšanas iespējams diskutēt par līdzīgas pieejas izmantošanu arī citos meža tipos. Veicot šādu dinamikas analīzi arī no veco audžu kopās izmantojami attiecīgo meža tipu parauglaukumu (nevis objektu vidējie) dati, ja nepieciešamas, tajos papildus veicot zemsegas biezuma uzmērīšanu.

Atbilstoši iegūtajiem rezultātiem un rekomendācijām diskutējot ar pētījuma pasūtītāju nepieciešamas precizēt nākamā etapa darba uzdevumus.



2.3. attēls. Oglekļa apjoms zemsegā un augsnē pāraugušās egļu audzēs uz minerālaugsnēm (Dm, Vr, Dms, Vrs) atkarībā no audzes vecuma



2.4. attēls. Sākotnējais novērtējums oglekļa apjomam vecās egļu audzēs uz minerālaugsnēm (Dm, Vr, Dms, Vrs) salīdzinājumā ar pieaugušās egļu audzēs konstatēto

Izmantotā literatūra

1. Aakala T. (2010). Coarse woody debris in late-successional *Picea abies* forests in northern Europe: variability in quantities and models of decay class dynamics. *Forest Ecology and Management*, 260(5): 770-779.
2. Amiro B.D. (2001). Paired-tower measurements of carbon and energy fluxes following disturbance in the boreal forest. *Global Change Biology*, 7(3): 253-268.
3. Apvienoto Nāciju Organizācijas vispārējās konvencijas par klimata pārmaiņām Kioto protokols. Publicēts oficiālajā laikrakstā "Latvijas Vēstnesis", 13.06.2002., Nr. 89 (2664) [skatīts 28.07.2016.] Pieejams: <https://www.vestnesis.lv/ta/id/63180-apvienoto-naciju-organizacijas-visparejas-konvencijas-par-klimata-parmainam-kioto-protokols>
4. Arhipova, N., Donis J., Gaitnieks T., Liepa I. (2010). Sakņu un stumbra trupi izraisīto sēņu sugu sastopamība egļu audzēs – lapu koku piemistrojuma ietekme uz *Heterobasidion* spp. izplatību. *Mežzinātne*, 22(55): 70-87.
5. Batjes N.H. (1996). Total carbon and nitrogen in the soils of the world. *European journal of soil science*, 47(2): 151-163.
6. Bārdulis A., Daugaviete M., Lazdiņš A., Bārdule A., Liepa I. (2011). Biomasas struktūra un oglekļa uzkrāšanās virszemes un sakņu biomasā baltalkšņa *Alnus incana* (L.) Moench. jaunaudzēs lauksaimniecības zemēs. *Mežzinātne*, 23(56): 71-88.
7. Berger T.W., Neubauer C., Glatzel, G. (2002). Factors controlling soil carbon and nitrogen stores in pure stands of Norway spruce (*Picea abies*) and mixed species stands in Austria. *Forest Ecology and Management*, 159(1): 3-14.
8. Beyers R.J. (1963). The metabolism of twelve aquatic laboratory microecosystems. *Ecological monographs*, 33(4): 281-306.
9. Bobiec A. (2002). Living stands and dead wood in the Białowieża forest: suggestions for restoration management. *Forest Ecology and Management*, 165(1): 125-140.
10. Brais S., Sadi F., Bergeron Y., Grenier, Y. (2005). Coarse woody debris dynamics in a post-fire jack pine chronosequence and its relation with site productivity. *Forest Ecology and Management*, 220(1): 216-226.
11. Bütler R., Patty L., Le Bayon R.C., Guenat C., Schlaepfer R. (2007). Log decay of *Picea abies* in the Swiss Jura Mountains of central Europe. *Forest Ecology and Management*, 242(2): 791-799.
12. Callesen I., Liski J., Raulund-Rasmussen K., Olsson M.T., Tau-Strand L., Vesterdal L., Westman C.J. (2003). Soil carbon stores in Nordic well-drained forest soils—Relationships with climate and texture class. *Global change biology*, 9(3): 358-370.
13. Carey E.V., Sala A., Keane R., Callaway R.M. (2001). Are old forests underestimated as global carbon sinks? *Global Change Biology*, 7(4): 339-344.
14. Cooke G.D. (1967). The pattern of autotrophic succession in laboratory microcosms. *Bioscience*, 17(10): 717-721.
15. Covington W.W. (1981). Changes in forest floor organic matter and nutrient content following clear cutting in northern hardwoods. *Ecology*, 62(1): 41-48.

16. Daugaviete M., Gaitnieks T., Kļaviņa D., Teliševa G. (2008). Oglekļa akumulācija virszemes un sakņu biomasā priedes, egles un bērza stādījumos lauksaimniecības zemēs. *Mežzinātne*, 18(51): 35-82.
17. De Wit H.A., Kvindesland S. (1999). Carbon stocks in Norwegian forest soils and effects of forest management on carbon storage. *Norsk Institutt for Skogforskning, NISK*. 56 lpp.
18. Desai A.R., Bolstad P.V., Cook B.D., Davis K.J., Carey E.V. (2005). Comparing net ecosystem exchange of carbon dioxide between an old-growth and mature forest in the upper Midwest, USA. *Agricultural and Forest Meteorology*, 128(1): 33-55.
19. Donis J. (2014) Latvijas mežsaimnieciski nozīmīgāko koku sugu pilnveidotās bonitāšu skalas. Četri mežzinātņu motīvi, Latvijas Valsts mežzinātnes institūts "Silava" / Jānis Donis, Pēteris Zālītis, Dainis Ruņģis, Tālis Gaitnieks, Jurgis Jansons ; zinātniskais redaktors un ievada autors Jurgis Jansons. - Daugavpils : Daugavpils Universitātes Akadēmiskais apgāds "Saule", 2014 (Rēzekne). – 13.-35. lpp.
20. Fasth B. G., Harmon M.E., Sexton J., White P. (2011). Decomposition of fine woody debris in a deciduous forest in North Carolina¹. *The Journal of the Torrey Botanical Society*, 138(2): 192-206.
21. Fasth B., Harmon M.E., Woodall C.W., Sexton J. (2010). Evaluation of techniques for determining the density of fine woody debris. *Research Paper NRS-11*. United States Department of Agriculture, Forest Service, Northern Research Station. 22 lpp.
22. Finér L., Laine J. (1998). Root dynamics at drained peatland sites of different fertility in southern Finland. *Plant and Soil*, 201(1): 27-36.
23. Finér L., Mannerkoski H., Piirainen S., Starr, M. (2003). Carbon and nitrogen pools in an old-growth, Norway spruce mixed forest in eastern Finland and changes associated with clear-cutting. *Forest Ecology and Management*, 174(1): 51-63.
24. Framstad E., de Wit H., Mäkipää R., Larjavaara M., Vesterdal L., Karlton E. (2013). Biodiversity, carbon storage and dynamics of old northern forests. *Nordic Council of Ministers*. 134 lpp.
25. Fraver S., Milo A.M., Bradford J.B., D'Amato A.W., Kenefic L., Palik B.J., Woodwall C.W., Brissette J. (2013). Woody debris volume depletion through decay: implications for biomass and carbon accounting. *Ecosystems*, 16(7): 1262-1272.
26. Fraver S., Wagner R.G., Day M. (2002). Dynamics of coarse woody debris following gap harvesting in the Acadian forest of central Maine, USA. *Canadian Journal of Forest Research*, 32(12): 2094-2105.
27. Gorham E. (1990). Biotic impoverishment in northern peatlands. In: Woodwell G.M. (ed.). *The earth in transition: patterns and processes of biotic impoverishment*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 65-98. lpp.
28. Gorham E. (1991). Northern peatlands: role in the carbon cycle and probable responses to climatic warming. *Ecological applications*, 1(2): 182-195.

29. Gough C.M., Vogel C.S., Kazanski C., Nagel L., Flower C.E., Curtis P.S. (2007). Coarse woody debris and the carbon balance of a north temperate forest. *Forest Ecology and Management*, 244(1): 60-67.
30. Goulden M.L., McMillan A.M.S., Winston G.C., Rocha A.V., Manies K.L., Harden J.W., Bond-Lamberty B.P. (2011). Patterns of NPP, GPP, respiration, and NEP during boreal forest succession. *Global Change Biology*, 17(2): 855-871.
31. Gower S.T., McMurtrie R.E., Murty D. (1996). Aboveground net primary production decline with stand age: potential causes. *Trends in Ecology & Evolution*, 11(9): 378-382.
32. Hagemann U., Moroni M.T., Gleißner J., Makeschin F. (2010). Accumulation and preservation of dead wood upon burial by bryophytes. *Ecosystems*, 13(4): 600-611.
33. Harmon M.E., Bible K., Ryan M.G., Shaw D.C., Chen H., Klopatek J., Li X. (2004). Production, respiration, and overall carbon balance in an old-growth *Pseudotsuga-Tsuga* forest ecosystem. *Ecosystems*, 7(5): 498-512.
34. Harmon M.E., Fasth B., Woodall, C.W., Sexton J. (2013). Carbon concentration of standing and downed woody detritus: Effects of tree taxa, decay class, position, and tissue type. *Forest Ecology and Management*, 291: 259-267.
35. Harmon M.E., Ferrell W.K., Franklin J.F. (1990). Effects of carbon storage of conversion of old-growth forests to young forests. *Science*, 247(4943): 699-702.
36. Harmon M.E., Franklin J.F., Swanson F.J., Sollins P., Gregory S.V., Lattin J.D., Anderson N.H., Cline S.P., Aumen N.G., Sedell J.R., Lienkaemper G.W., Cromack K., Cummins J.R., Cummins K.W. (1986). Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Advances in ecological research*, 15: 133-302.
37. Harmon M.E., Sexton J. (1996). Guidelines for Measurements of Woody Debris in Forest Ecosystems. Pub. No. 20. US LTER Network Office, Univ. of Washington, Seattle, WA. 73 pp.
38. Hicks W.T., Harmon M.E. (2002). Diffusion and seasonal dynamics of O₂ in woody debris from the Pacific Northwest, USA. *Plant and Soil*, 243(1): 67-79.
39. Hofgaard A. (1993). 50 years of change in a Swedish boreal old-growth *Picea abies* forest. *Journal of Vegetation Science*, 4(6): 773-782.
40. Ilvessalo Y. (1920). Kasvu-ja tuottotaulut Suomen eteläpuoliskon mänty-, kuusi-ja koivumetsille. [Development and yield of pine, spruce and birch forests in Southern Finland]. *Acta Forestalia Fennica* 15: 1-94. (In Finnish).
41. IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change). 1996. Climate change 1995: the science of climate change. Houghton J.T., Meira Filho L.G., Callander B.A., Harris N., Kattenberg A. (eds.). Cambridge University Press, Cambridge, UK., 572 lpp.
42. IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change). 2001. Climate Change 2001: The Scientific Basis. Houghton J.T., Ding Y., Griggs D.J., Noguer M., van der Linden P.J., Dai X., Maskell K., Johnson C.A. (eds.). Institute for Global Environmental Studies (IGES), 88 lpp.

43. IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change). 2003. Good Practice Guidance for Land Use, Land Use Change and Forestry. Penman J., Gytarsky M., Hiraishi T., Krug T., Kruger D., Pipatti R., Buendia L., Miwa K., Ngara T., Tanabe K., Wagner F. (eds.). Institute for Global Environmental Studies (IGES), 590 lpp.
44. Ishii H., Reynolds J.H., Ford E.D., Shaw D.C. (2000). Height growth and vertical development of an old-growth *Pseudotsuga-Tsuga* forest in southwestern Washington State, USA. *Canadian journal of forest research*, 30(1): 17-24.
45. Jandl R., Lindner M., Vesterdal L., Bauwens B., Baritz R., Hagedorn F., Johnson D.W., Minkinen K., Byrne, K.A. (2007). How strongly can forest management influence soil carbon sequestration? *Geoderma*, 137(3): 253-268.
46. Janisch J.E., Harmon M.E. (2002). Successional changes in live and dead wood carbon stores: implications for net ecosystem productivity. *Tree Physiology*, 22(2-3): 77-89.
47. Jarvis P.G., Morison J.I.L., Chaloner W.G., Cannell M.G.R., Roberts J., Jones H.G., Amtmann R. (1989). Atmospheric carbon dioxide and forests [and discussion]. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 324(1223): 369-392.
48. Jobbágy E.G., Jackson R.B. (2000). The vertical distribution of soil organic carbon and its relation to climate and vegetation. *Ecological applications*, 10(2): 423-436.
49. Johnson D.W., Curtis P.S. (2001). Effects of forest management on soil C and N storage: meta analysis. *Forest Ecology and Management*, 140(2): 227-238.
50. Johnson E.A., Miyanishi K. (2008). Testing the assumptions of chronosequences in succession. *Ecology Letters*, 11(5): 419-431.
51. Jonsson B.G. (2000). Availability of coarse woody debris in a boreal old-growth *Picea abies* forest. *Journal of Vegetation Science*, 11(1): 51-56.
52. Joosten R., Schumacher J., Wirth C., Schulte A. (2004). Evaluating tree carbon predictions for beech (*Fagus sylvatica* L.) in western Germany. *Forest Ecology and Management*, 189(1), 87-96.
53. Jørgensen S.V., Hauschild M.Z., Nielsen P.H. (2015). The potential contribution to climate change mitigation from temporary carbon storage in biomaterials. *The International Journal of Life Cycle Assessment*, 20(4): 451-462.
54. Kaiser K., Guggenberger G. (2003). Mineral surfaces and soil organic matter. *European Journal of Soil Science*, 54(2): 219-236.
55. Karjalainen L., Kuuluvainen T. (2002). Amount and diversity of coarse woody debris within a boreal forest landscape dominated by *Pinus sylvestris* in Vienansalo wilderness, eastern Fennoscandia. *Silva Fennica*, 36(1): 147-167.
56. Kashian D.M., Romme W.H., Tinker D.B., Turner M.G., Ryan M.G. (2013). Postfire changes in forest carbon storage over a 300-year chronosequence of *Pinus contorta*-dominated forests. *Ecological Monographs*, 83(1): 49-66.

57. Kenigšvalde K., Donis J., Korhonen K., Gaitnieks T. (2011). *Phlebiopsis gigantea* skujkoku celmu bioloģiskajā aizsardzībā pret *Heterobasidion annosum* s.l. izraisīto sakņu trupi – literatūras apskats. *Mežzinātne*, 23(56): 25-40.
58. Kira T., Shidei T. (1967). Primary production and turnover of organic matter in different forest ecosystems of the western Pacific. *Japan Journal of Ecology*, 17(2): 70-87.
59. Kirschbaum M.U. (2000). Will changes in soil organic carbon act as a positive or negative feedback on global warming? *Biogeochemistry*, 48(1): 21-51.
60. Kivinen E., Pakarinen P. (1981). Geographical distribution of peat resources and major peatland complex types in the world. *Annales Academiae Scientiarum Fennicae*, 132: 1-28.
61. Knohl A., Schulze E.D., Kolle O., Buchmann N. (2003). Large carbon uptake by an unmanaged 250-year-old deciduous forest in Central Germany. *Agricultural and Forest Meteorology*, 118(3): 151-167.
62. Korhola A., Tolonen K., Turunen J., Jungner H. (1995). Estimating long-term carbon accumulation rates in boreal peatlands by radiocarbon dating. *Radiocarbon*, 37(2): 575-584.
63. Körner C. (2003). Slow in, rapid out--carbon flux studies and Kyoto targets. *Science*, 300(5623): 1242-1243.
64. Köster K., Jõgiste K., Tukia H., Niklasson M., Möls T. (2005). Variation and ecological characteristics of coarse woody debris in Lahemaa and Karula National Parks, Estonia. *Scandinavian journal of forest research*, 20(S6): 102-111.
65. Krankina O.N., Harmon M.E. (1995). Dynamics of the dead wood carbon pool in northwestern Russian boreal forests. In: Apps M.J., Price D.T. (eds.). *Boreal Forests and Global Change*. Springer Netherlands. 227-238 lpp.
66. Krankina O.N., Treyfeld R.F., Harmon M.E., Spycher G., Povarov E.D. (2001). Coarse woody debris in the forests of the St. Petersburg region, Russia. *Ecological Bulletins*, 49: 93-104.
67. Laiho R., Finér L. (1996). Changes in root biomass after water-level drawdown on pine mires in southern Finland. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 11(1-4): 251-260.
68. Laiho R., Prescott C.E. (2004). Decay and nutrient dynamics of coarse woody debris in northern coniferous forests: a synthesis. *Canadian Journal of Forest Research*, 34(4): 763-777.
69. Lamblom S.H., Savidge R.A. (2003). A reassessment of carbon content in wood: variation within and between 41 North American species. *Biomass and Bioenergy*, 25(4): 381-388.
70. Lang S.I., Cornelissen J.H., Klahn T., Van Logtestijn R.S., Broekman R., Schweikert W., Aerts R. (2009). An experimental comparison of chemical traits and litter decomposition rates in a diverse range of subarctic bryophyte, lichen and vascular plant species. *Journal of Ecology*, 97(5): 886-900.

71. Law B.E., Sun O.J., Campbell J., Van Tuyl S., Thornton P.E. (2003). Changes in carbon storage and fluxes in a chronosequence of ponderosa pine. *Global change biology*, 9(4): 510-524.
72. Law B.E., Thornton P.E., Irvine J., Anthoni P.M., Van Tuyl S. (2001). Carbon storage and fluxes in ponderosa pine forests at different developmental stages. *Global Change Biology*, 7(7): 755-777.
73. Linder P., Elfving B., Zackrisson O. (1997). Stand structure and successional trends in virgin boreal forest reserves in Sweden. *Forest Ecology and Management*, 98(1): 17-33.
74. Liski J., Palosuo T., Peltoniemi M., Sievänen R. (2005). Carbon and decomposition model Yasso for forest soils. *Ecological Modelling*, 189(1): 168-182.
75. Liski J., Perruchoud D., Karjalainen T. (2002). Increasing carbon stocks in the forest soils of western Europe. *Forest Ecology and Management*, 169(1): 159-175.
76. Liu Q., Hytteborn H. (1991). Gap structure, disturbance and regeneration in a primeval *Picea abies* forest. *Journal of Vegetation Science*, 2(3): 391-402.
77. Lotka A.J. (1925). *Elements of physical biology*. Williams and Wilkins. 495 lpp.
78. Luysaert S., Schulze E.D., Börner A., Knohl A., Hessenmöller D., Law B.E., Ciais P., Grace J. (2008). Old-growth forests as global carbon sinks. *Nature*, 455(7210): 213-215.
79. Mackey B., DellaSala D.A., Kormos C., Lindenmayer D., Kumpel N., Zimmerman B., Hugh S., Young V., Foley S., Arsenis K., Watson J.E. (2015). Policy options for the world's primary forests in multilateral environmental agreements. *Conservation Letters*, 8(2): 139-147.
80. Margalef R. (1963). On certain unifying principles in ecology. *American Naturalist*, 97(897): 357-374.
81. Martin J.L., Gower S.T., Plaut J., Holmes B. (2005). Carbon pools in a boreal mixedwood logging chronosequence. *Global Change Biology*, 11(11): 1883-1894.
82. McKinley D.C., Ryan M.G., Birdsey R.A., Giardina C.P., Harmon M.E., Heath L.S., Houghton R.A., Jackson R.B., Morrison J.F., Murray B.C., Pataki D.E. Skog K.E. (2011). A synthesis of current knowledge on forests and carbon storage in the United States. *Ecological applications*, 21(6): 1902-1924.
83. Melillo J.M., Steudler P.A., Aber J.D., Newkirk K., Lux H., Bowles F.P., Catricala C., Magill A., Ahrens T., Morrisseau S. (2002). Soil warming and carbon-cycle feedbacks to the climate system. *Science*, 298(5601): 2173-2176.
84. Messier C., Posada J., Aubin I., Beaudet M. (2009). Functional relationships between old-growth forest canopies, understorey light and vegetation dynamics. In: Wirth C., Gleixner G., Heimann M. (eds.). *Old-growth forests*. Springer Berlin Heidelberg. 115.-139. lpp.

85. Milyukova I.M., Kolle O., Varlagin A.V., Vygodskaya N.N., Schulze E.D., Lloyd J. (2002). Carbon balance of a southern taiga spruce stand in European Russia. *Tellus B*, 54(5): 429-442.
86. Minkkinen K., Laine J. (1998). Long-term effect of forest drainage on the peat carbon stores of pine mires in Finland. *Canadian Journal of Forest Research*, 28(9): 1267-1275.
87. Moroni M.T., Morris D.M., Shaw C., Stokland J.N., Harmon M.E., Fenton N.J., Merganičová K., Merganič J., Okabe K., Hagemann U. (2015). Buried wood: a common yet poorly documented form of deadwood. *Ecosystems*, 18(4): 605-628.
88. Müller-Using S., Bartsch N. (2009). Decay dynamic of coarse and fine woody debris of a beech (*Fagus sylvatica* L.) forest in Central Germany. *European Journal of Forest Research*, 128(3): 287-296.
89. Muukkonen P., Makipaa R. (2006). Empirical biomass models of understorey vegetation in boreal forests according to stand and site attributes. *Boreal Environment Research*, 11(5): 355.
90. Næsset E. (1999). Decomposition rate constants of *Picea abies* logs in southeastern Norway. *Canadian Journal of Forest Research*, 29(3): 372-381.
91. Nalder I.A., Wein R.W. (1999). Long-term forest floor carbon dynamics after fire in upland boreal forests of western Canada. *Global Biogeochemical Cycles*, 13(4): 951-968.
92. Odum E.P. (1969). The strategy of ecosystem development. *Science*, 164(877): 262-270.
93. Ohlson M., Dahlberg B., Økland T., Brown K.J., Halvorsen R. (2009). The charcoal carbon pool in boreal forest soils. *Nature Geoscience*, 2(10): 692-695.
94. Päivänen J., Paavilainen E. 1990. Managing and protecting forested wetlands. *Proceedings: IUFRO XIX World Congress, 5–11 Aug. 1990, Montréal, Que. Vol. 1. IUFRO Organizing Committee, Montréal. 432–443.*
95. Pregitzer K.S., Euskirchen E.S. (2004). Carbon cycling and storage in world forests: biome patterns related to forest age. *Global Change Biology*, 10(12): 2052-2077.
96. Prentice I.C., Farquhar G.D., Fasham M.J.R., Goulden M.L., Heimann M., Jaramillo V.J., Kheshgi H.S., Le Quéré C., Scholes R.J., Wallace D.W.R., Archer D., Ashmore M.R., Aumont O., Baker D., Battle M., Bender M., Bopp L.P., Bousquet P., Caldeira K., Ciais P., Cox P.M., Cramer W., Dentener F., Enting I.G., Field C.B., Friedlingstein P., Holland E.A., Houghton R.A., House J.I., Ishida A., Jain A.K., Janssens I.A., Joos F., Kaminski T., Keeling C.D., Keeling R.F., Kicklighter D.W., Kohfeld K.E., Knorr W., Law R., Lenton T., Lindsay K., Maier-Reimer E., Manning A.C., Matear R.J., McGuire A.D., Melillo J.M., Meyer R., Mund M., Orr J.C., Piper S., Plattner K., Rayner P.J., Sitch S., Slater R., Taguchi S., Tans P.P., Tian H.Q., Weirig M.F., Whorf T., Yool A. (2001). The carbon cycle and atmospheric carbon dioxide. In: J.T. Houghton, Y. Ding, D.J. Griggs, M. Noguer, P.J. Van der Linden, X. Dai, K. Maskell, C.A. Johnson (eds.). *Climate change 2001: the scientific basis. Contribution of*

Working Group I to the third assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp. 185-237.

97. Ramming A., Fahse L., Bebi P., Bugmann H. (2007). Wind disturbance in mountain forests: Simulating the impact of management strategies, seed supply, and ungulate browsing on forest succession. *Forest Ecology and Management*, 242: 142–154.
98. Richter D.D., Markewitz D., Trumbore S.E., Wells C.G. (1999). Rapid accumulation and turnover of soil carbon in a re-establishing forest. *Nature*, 400(6739): 56-58.
99. Rivas-Martínez S., Penas A., Díaz T.E. (2004). Bioclimatic Map of Europe, Thermoclimatic Belts. 15 July 2004. University of León, E-24071, Spain. ISBN 84-9773-276-6 / Depósito Legal LE-1110/06. [skatits 28.07.2016.] Pieejams: http://www.globalbioclimatics.org/form/tb_med.htm
100. Röser C., Montagnani L., Schulze E.D., Mollicone D., Kolle O., Meroni M., Papale D., Marchesini L.B., Federici S., Valentini R. (2002). Net CO₂ exchange rates in three different successional stages of the “Dark Taiga” of central Siberia. *Tellus B*, 54(5): 642-654.
101. Ruess R.W., Cleve K.V., Yarie J., Viereck L.A. (1996). Contributions of fine root production and turnover to the carbon and nitrogen cycling in taiga forests of the Alaskan interior. *Canadian journal of forest research*, 26(8): 1326-1336.
102. Russell M.B., Fraver S., Aakala T., Gove J.H., Woodall C.W., D’Amato A.W., Ducey M.J. (2015). Quantifying carbon stores and decomposition in dead wood: A review. *Forest Ecology and Management*, 350:, 107-128.
103. Rustad L.E., Campbell J.L., Marion G.M., Norby R.J., Mitchell M.J., Hartley A.E., Cornelissen J.H.C., Gurevitch J. (2001). A meta-analysis of the response of soil respiration, net nitrogen mineralization, and aboveground plant growth to experimental ecosystem warming. *Oecologia*, 126: 543–562.
104. Ryan M.G., Binkley D., Fownes J.H. (1997). Age-related decline in forest productivity: pattern and process. *Advances in ecological research*, 27: 213-262.
105. Sandström F., Petersson H., Kruys N., Ståhl G. (2007). Biomass conversion factors (density and carbon concentration) by decay classes for dead wood of *Pinus sylvestris*, *Picea abies* and *Betula* spp. in boreal forests of Sweden. *Forest ecology and management*, 243(1): 19-27.
106. Schelhaas M.J., Nabuurs G.J., Schuck A. (2003). Natural disturbances in the European forests in the 19th and 20th centuries. *Global Change Biology*, 9(11): 1620-1633.
107. Schulze E.D., Valentini R., Sanz M.J. (2002). The long way from Kyoto to Marrakesh: implications of the Kyoto Protocol negotiations for global ecology. *Global Change Biology*, 8(6): 505-518.
108. Seedre M. (2013). Disturbance Effects on Boreal Forest Ecosystem Carbon Dynamics. PhD Thesis, 144 lpp.
109. Seedre M., Chen H.Y. (2010). Carbon dynamics of aboveground live vegetation of boreal mixedwoods after wildfire and clear-cutting. *Canadian journal of forest research*, 40(9): 1862-1869.

110. Seedre M., Kopáček J., Janda P., Bače R., Svoboda M. (2015). Carbon pools in a montane old-growth Norway spruce ecosystem in Bohemian Forest: Effects of stand age and elevation. *Forest Ecology and Management*, 346: 106-113.
111. Seedre M., Shrestha B.M., Chen H.Y., Colombo S., Jogiste K. (2011). Carbon dynamics of North American boreal forest after stand replacing wildfire and clearcut logging. *Journal of Forest Research*, 16(3): 168-183.
112. Seedre M., Taylor A.R., Chen H.Y., Jogiste K. (2013). Deadwood density of five boreal tree species in relation to field-assigned decay class. *Forest Science*, 59(3): 261-266.
113. Seibold S., Bässler C., Brandl R., Gossner M.M., Thorn S., Ulyshen M.D., Müller J. (2015). Experimental studies of dead-wood biodiversity—a review identifying global gaps in knowledge. *Biological Conservation*, 191: 139-149.
114. Seidl R., Schelhaas M.J., Rammer W., Verkerk P.J. (2014). Increasing forest disturbances in Europe and their impact on carbon storage. *Nature climate change*, 4(9): 806-810.
115. Shrestha B.M., Chen H.Y. (2010). Effects of stand age, wildfire and clearcut harvesting on forest floor in boreal mixedwood forests. *Plant and soil*, 336(1-2): 267-277.
116. Siitonen J. (2001). Forest management, coarse woody debris and saproxylic organisms: Fennoscandian boreal forests as an example. *Ecological bulletins*, 49: 11-41.
117. Siitonen J., Martikainen P., Punttila P., Rauh J. (2000). Coarse woody debris and stand characteristics in mature managed and old-growth boreal mesic forests in southern Finland. *Forest ecology and management*, 128(3): 211-225.
118. Sippola A.L. (2001). Forest structure and biodiversity in northern boreal forests: Effects of regeneration cutting on flying beetles and wood-decomposing fungi. *Arctic Centre Reports 35*. Helsinki: Hakapaino Oy. 62 lpp.
119. Sippola A.L., Siitonen J., Kallio R. (1998). Amount and quality of coarse woody debris in natural and managed coniferous forests near the timberline in Finnish Lapland. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 13(1-4): 204-214.
120. Strukelj M., Brais S., Quideau S.A., Angers V.A., Kebli H., Drapeau, P., Oh S.W. (2013). Chemical transformations in downed logs and snags of mixed boreal species during decomposition. *Canadian Journal of Forest Research*, 43(9): 785-798.
121. Sulzman E.W., Brant J.B., Bowden R.D., Lajtha K. (2005). Contribution of aboveground litter, belowground litter, and rhizosphere respiration to total soil CO₂ efflux in an old growth coniferous forest. *Biogeochemistry*, 73(1): 231-256.
122. Tarnocai C., Canadell J.G., Schuur E.A.G., Kuhry P., Mazhitova G., Zimov S. (2009). Soil organic carbon pools in the northern circumpolar permafrost region. *Global biogeochemical cycles*, 23, GB2023, 11 lpp.

123. Taylor A.R., Seedre M., Brassard B.W., Chen H.Y. (2014). Decline in net ecosystem productivity following canopy transition to late-succession forests. *Ecosystems*, 17(5): 778-791.
124. Tefs C., Gleixner G. (2012). Importance of root derived carbon for soil organic matter storage in a temperate old-growth beech forest—evidence from C, N and ^{14}C content. *Forest Ecology and Management*, 263: 131-137.
125. Tinker D.B., Knight D.H. (2001). Temporal and spatial dynamics of coarse woody debris in harvested and unharvested lodgepole pine forests. *Ecological Modelling*, 141: 125–149.
126. Trotsiuk V., Svoboda M., Weber P., Pederson N., Klesse S., Janda P., Martin-Benito D., Mikolas M., Seedre M., Bace R., Mateju L., Frank D. (2016). The legacy of disturbance on individual tree and stand-level aboveground biomass accumulation and stocks in primary mountain *Picea abies* forests. *Forest Ecology and Management*, 373: 108-115.
127. UNFCCC (United Nations Framework Convention on Climate Change). (2015). Adoption of the Paris Agreement. Proposal by the President. FCCC/CP/2015/L.9/Rev.1. 32 lpp.
128. Vesterdal L., Raulund-Rasmussen, K. (1998). Forest floor chemistry under seven tree species along a soil fertility gradient. *Canadian journal of forest research*, 28(11): 1636-1647.
129. Vesterdal L., Schmidt I.K., Callesen I., Nilsson L.O., Gundersen P. (2008). Carbon and nitrogen in forest floor and mineral soil under six common European tree species. *Forest Ecology and Management*, 255(1): 35-48.
130. Walker L.R., Wardle D.A., Bardgett R.D., Clarkson B.D. (2010). The use of chronosequences in studies of ecological succession and soil development. *Journal of Ecology*, 98(4): 725-736.
131. Wardle D.A., Jonsson M., Bansal S., Bardgett R.D., Gundale M.J., Metcalfe D.B. (2012). Linking vegetation change, carbon sequestration and biodiversity: insights from island ecosystems in a long-term natural experiment. *Journal of Ecology*, 100(1): 16-30.
132. Weedon J.T., Cornwell W.K., Cornelissen J.H., Zanne A.E., Wirth C., Coomes D.A. (2009). Global meta-analysis of wood decomposition rates: a role for trait variation among tree species? *Ecology Letters*, 12(1): 45-56.
133. Weggler K., Dobbertin M., Jüngling E., Kaufmann E., Thürig E. (2012). Dead wood volume to dead wood carbon: the issue of conversion factors. *European Journal of Forest Research*, 131(5): 1423-1438.
134. Wieder W.R., Bonan G.B., Allison S.D. (2013). Global soil carbon projections are improved by modelling microbial processes. *Nature Climate Change*, 3(10): 909-912.
135. Zabel R.A., Morrell J.J. (1992). *Wood microbiology: decay and its prevention*. Academic press. 475 lpp.

136. Zhou G., Liu S., Li Z., Zhang D., Tang X., Zhou C., Yan Y., Mo J. (2006). Old-growth forests can accumulate carbon in soils. *Science*, 314(5804): 1417-1417.
137. Zielonka T (2006) When does dead wood turn into a substrate for spruce replacement. *Journal of Vegetation Science*, 17: 739–746.

1. Pielikums: pētījuma objektu detalizēts apraksts

Objekts	Vecums	I stāvs						II stāvs						Atmirums, m ³ ha ⁻¹				Oglekļa uzkrājums, t ha ⁻¹			
		Sastāvs	D*	H*	G	M	N	S	D	H	G	M	N	Sa	St	K	Kopā	Dz	Sa+St	K	Kopā
103-245-9	204	7E1P2B+M;A	29.6	26.8	27.6	354.1	367	E	12.9	13.7	5.0	36.9	400	14.1	1.0	6.3	21.4	79.1	2.3	0.9	82.3
104-252-17	185	7E2P1B+M;Oz	26.0	23.2	17.8	200.9	333	E	12.4	13.0	3.6	26.7	295	5.4	1.1	6.0	12.4	45.6	1.0	0.9	47.5
105-147-13	187	5E4P1B	33.4	29.6	36.0	519.1	336	E	16.2	18.0	2.6	25.7	128	22.2	0.5	6.6	29.3	109.6	2.9	1.0	113.4
105-169-16	174	9E1A+P;B;M	27.1	24.8	18.2	223.7	295	E	13.5	15.9	4.4	38.8	313	16.3	0.6	5.3	22.3	51.6	2.6	0.8	55.0
106-523-12	183	7E3P	41.2	31.3	25.2	354.3	177	E	18.0	17.2	3.8	34.1	147	13.1	0.7	3.0	16.9	77.0	1.8	0.5	79.3
106-76-1	173	6E3B1A+Ba;G	28.3	23.8	17.1	200.4	237	E	14.5	14.1	4.2	31.6	283	21.5	0.9	10.9	33.3	49.4	3.0	1.6	54.1
108-164-3	213	7E2P1B	32.9	28.5	28.8	379.0	345	E	19.2	17.9	3.3	30.1	118	10.4	0.9	8.1	19.4	80.5	1.5	1.2	83.3
109-495-1	172	7E1P2M+B	30.9	25.8	26.0	303.4	367	E	13.7	13.1	3.1	21.9	220	10.1	0.9	3.1	14.1	64.5	1.7	0.5	66.7
110-24-9	172	6E2A1B1M	34.0	28.4	23.8	323.2	227	E	16.1	16.5	3.5	30.0	183	5.1	0.2	13.6	18.9	72.5	0.8	2.0	75.3
110-407-30	171	5E4P1B+L	30.9	25.9	23.2	293.8	263	E	17.2	16.8	3.5	30.7	168	6.6	0.4	3.4	10.3	66.1	1.0	0.5	67.6
206-362-22	187	7E2P1B+M;A	28.9	24.4	19.6	236.8	260	E	15.7	16.6	5.7	50.3	300	5.8	1.5	12.7	19.9	58.4	1.1	1.9	61.4
210-36-21	171	5E2P1B1Oz1B1+Ba;K	43.9	29.4	23.9	301.2	157	E	18.4	16.0	2.0	15.7	77	1.8	0.6	4.1	6.5	71.0	0.4	0.6	72.0
303-280-2	175	8E2P+B	46.3	37.1	30.8	531.1	175	E	21.8	20.9	2.3	23.9	68	33.6	1.4	9.6	44.6	109.7	5.4	1.4	116.6
409-204-1	136	5B4E1P+A	31.0	28.9	24.6	328.9	313	E	17.2	17.1	5.8	51.5	250	7.1	0.8	6.2	14.1	81.8	1.1	0.9	83.8
409-73-9	196	7E1P2B	37.6	29.7	23.9	331.5	220	E	17.9	17.7	6.0	54.1	233	25.5	0.2	4.0	29.7	78.8	3.7	0.6	83.2
411-281-35	196	10E+B;A;L;G	43.2	29.8	28.0	366.9	214	E	19.1	17.1	3.7	30.2	143	14.0	0.8	9.3	24.1	82.6	2.2	1.4	86.2
502-225-13	167	8E1B1M+A;Os	32.4	26.7	24.0	298.9	293	E	15.7	16.4	4.6	40.0	243	5.9	0.7	11.3	18.0	68.7	1.0	1.7	71.4
502-226-12	169	7E3P+B;A	29.2	25.2	28.4	361.7	348	E	14.0	15.0	4.9	40.3	340	36.8	0.7	7.1	44.7	83.1	5.1	1.1	89.3
502-60-21	177	6E2M1B1Os+A	37.3	27.5	15.6	195.0	133	E	16.5	14.1	3.5	25.3	173	15.1	1.2	20.8	37.1	46.5	2.4	3.1	52.0
602-427-11	180	5E4P1Ba+B;B1	30.0	23.9	13.8	168.8	158	E	13.4	12.0	3.4	23.4	263	6.9	1.0	13.9	21.9	43.4	1.0	2.2	46.6
702-131-17	170	5E3P2B	36.7	30.4	37.5	525.1	305	E	18.2	17.4	7.0	62.6	273	16.2	0.8	5.3	22.3	120.9	2.2	0.8	123.8
702-48-28	170	6E1P2B1M	24.9	19.5	20.0	187.0	377	E	11.1	11.8	4.6	31.3	477	6.5	0.8	4.1	11.4	46.8	1.1	0.6	48.5
703-218-24	176	6M4E+P;Ba	40.3	25.4	29.6	355.8	237	E	18.2	15.0	4.9	36.5	233	17.7	2.0	10.7	30.4	85.1	3.0	1.7	89.8
706-410-5	180	6E3B1M+P	26.1	20.9	24.1	234.2	463	E	12.2	11.5	4.9	32.2	453	12.0	1.0	5.2	18.2	56.8	2.0	0.8	59.6
708-240-2	178	6E4P+B	34.4	26.4	26.7	328.9	227	E	16.0	16.9	5.1	45.5	263	10.5	1.7	7.9	20.1	76.1	1.6	1.2	78.8
804-311-10	177	8E1B1A+M;L	39.2	31.1	15.6	225.8	128	E	14.6	15.9	6.0	51.9	345	32.3	0.7	7.6	40.6	59.5	5.1	1.2	65.8
804-485-9	176	6E2B1M1A+P;L	28.1	25.1	19.5	233.6	315	E	14.1	15.6	5.7	47.2	505	35.4	0.7	6.1	42.2	58.9	4.9	0.9	64.8
804-486-8	177	6E2B2A1M	30.3	24.7	16.2	188.5	263	E	12.9	13.5	8.0	58.4	765	9.6	0.4	5.7	15.7	54.1	1.4	0.9	56.4
804-52-32	186	8E1M1A+P;B	31.7	27.0	22.6	282.0	293	E	14.1	14.7	4.6	36.4	320	18.5	0.5	5.7	24.7	64.7	2.9	0.9	68.5
804-84-29	178	8E2B+P	30.0	25.5	16.8	198.0	250	E	14.7	14.1	3.9	29.1	248	4.5	0.2	6.4	11.1	46.3	0.7	0.9	48.0
805-38-9	177	6E1P2B1A+Oz	33.9	29.6	31.4	438.8	310	E	17.2	16.3	2.5	20.9	115	11.2	0.2	2.3	13.7	92.7	1.8	0.3	94.9

Vecums – valdošās sugas vecums; * - norādīts valdošajai sugai; S – II stāva valdošā suga