LATVIJAS VALSTS MEŽZINĀTNES INSTITŪTS "SILAVA" LATVIAN STATE FOREST RESEARCH INSITUTE 'SILAVA'

LATVIJAS BIOZINĀTŅU UN TEHNOLOĢIJU UNIVERSITĀTE LATVIA UNIVERSITY OF LIFE SCIENCES AND TECHNOLOGIES

Mg.silv. LAURA KĒNINA

OGLEKĻA UZKRĀJUMS VECĀS MEŽAUDZĒS HEMIBOREĀLAJOS MEŽOS AR SAUSĀM MINERĀLAUGSNĒM

CARBON STOCK IN OLD-GROWTH STANDS ON MINERAL SOILS IN HEMIBOREAL FORESTS

PROMOCIJAS DARBA KOPSAVILKUMS

zinātnes doktora grāda zinātnes doktore (Ph.D.) lauksaimniecības, meža un veterinārās zinātnēs iegūšanai

SUMMARY

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

Promocijas darba vadītājs Vad. pētn., prof., Dr.silv. Ā. Jansons

Promocijas darba autore Mg.silv. L. Ķēniņa

Salaspils 2023

Promocijas darbs izstrādāts Latvijas Valsts mežzinātnes institūtā "Silava". Doktorantūras studiju laiks Latvijas Biozinātņu un tehnoloģiju universitātes Meža fakultātē no 2017. līdz 2020. gadam. Darbs izstrādāts pētījuma "Lēmumu pieņemšanas atbalsta rīka izstrāde, integrējot informāciju no vecām daļēji dabiskām mežaudzēm precīzākai oglekļa bilances novērtēšanai" (ERAF, 1.1.1.1/19/A/130) ietvaros, dati iegūti arī pētījumā "Siltumnīcefekta gāzu emisiju un CO₂ piesaistes novērtējums vecās mežaudzēs".



The PhD thesis was prepared in Latvia State Forest Research Institute 'Silava'. The PhD studies were carried out in Latvia University of Life Sciences and Technologies, Forestry Faculty in the period from 2017 to 2020. Preparation of the thesis was carried out in the project "Development of a decision support tool integrating information from old-growth semi-natural forest for more comprehensive estimates of carbon balance" (ERDF No. 1.1.1.1/19/A/130)". Data gathered also in research "Assessment of greenhouse gas emission and CO₂ sequestration in old forest stands".

Promocijas darba zinātniskais vadītājs / Supervisor:

Dr.silv. Āris JANSONS

Oficiālie recenzenti / Official reviewers:

- 1. Dr.silv. Andis LAZDIŅŠ, Latvijas Valsts mežzinātnes institūts "Silava" / Latvian State Forest Research Institute 'Silava'
- 2. PhD Veiko URI, Igaunijas Dzīvības zinātņu universitāte / Estonian University of Life Sciences
- 3. Dr.silv. Olga MIEZĪTE, Latvijas Biozinātņu un tehnoloģiju universitāte / Latvia University of Life Sciences and Technologies

Promocijas darba aizstāvēšana notiks Latvijas Biozinātņu un tehnoloģiju universitātes promocijas padomes "Lauksaimniecības un zivsaimniecības zinātnes, mežzinātne" ar specializāciju "Mežzinātne" atklātā sēdē Rīgas 111, Salaspils, Latvijas Valsts mežzinātnes institūta "Silava" bibliotēkā, 2023. gada 15. jūnijā plkst. 11:00. / The public defense of PhD thesis in open session of the Promotion Council of "Agricultural and fisheries sciences, forestry" with specialization in "Forestry" of Latvia Univesity of Life Sciences and Technologies will be held on 15 June at 11:00 in Salaspils, Rīga Street 111, Latvian State Forest Research Institute "Silava" library.

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

Atsauksmes sütīt promocijas padomes sekretārei Ingai Lapiņai uz adresi: Akadēmijas iela 11, Jelgava, LV-3001, Latvija vai e-pastā mfdek@lbtu.lv / References are welcome to be sent to Inga Lapiņa, the secretary of the Promotion Council, address: Akadēmijas street 11, Jelgava, LV-3001, Latvia or by email mfdek@lbtu.lv.

SATURS / CONTENTS

PUBLIKĀCIJU SARAKSTS / LIST OF PUBLICATIONS	5
AUTORA IEGULDĪJUMS / THE CONTRIBUTION OF THE AUTHOR	6
PROMOCIJAS DARBA REZULTĀTU APROBĀCIJA / APPROBATION (OF
RESEARCH RESULTS	7
1. IEVADS	9
1.1. Promocijas darba mērķis	. 15
1.2. Promocijas darba uzdevumi	. 15
1.3. Promocijas darba tēzes	. 15
1.4. Pētījuma novitāte	. 15
2. MATERIĀLS UN METODES	. 16
2.1. Datu ievākšanas metodika	. 18
2.2. Datu analīze	. 20
3. REZULTĀTI UN DISKUSIJA	. 21
3.1. Veco mežaudžu taksācijas rādītāji (I, II, IV, V un VI publikācija)	. 21
3.2. Oglekļa uzkrājums vecās mežaudzēs (II, III, IV, un VI publikācija)	. 24
3.3. Oglekļa uzkrājuma salīdzinājums kontroles un vecās mežaudzēs (V	
publikācija)	. 30
SECINĀJUMI	. 34
REKOMENDĀCIJAS	. 34
PATEICĪBAS	. 35
1. INTRODUCTION	. 36
1.1. Aim of the study	. 42
1.2. Study objectives	. 42
1.3. Thesis statements	. 42
1.4. Scientific novelty	. 43
2. MATERIALS AND METHODS	. 43
2.1. Field data collection	. 45
2.2. Data analysis	. 47
3. RESULTS AND DISCUSSION	. 48
3.1. Stand parameters of the old-growth stands (Papers 1, 2, 4–6)	. 48
3.2. Carbon storage in old-growth stands (Paper 2-4 and 6)	. 52
3.3. Comparison of the carbon storage in old-growth and younger stands	
(Paper 5)	. 57
CONCLUSIONS	. 62
RECOMMENDATIONS	. 63
ACKNOWLEDGMENTS	. 63
LITERATŪRAS SARAKSTS / REFERENCES	. 64

PUBLIKĀCIJU SARAKSTS / LIST OF PUBLICATIONS

Promocijas darbā iegūtie rezultāti apkopoti sešās publikācijās, uz kurām atsauces tekstā veidotas, izmantojot romiešu ciparus:

The thesis is based on six publications, refered in the text with Roman numerals:

- I Ķēniņa L., Elferts D., Bāders E., Jansons Ā. (2018) Carbon pools in a hemiboreal over-mature Norway spruce stands. Forests, 9, 435. https://doi.org/10.3390/f9070435
- II Ķēniņa L., Jaunslaviete I., Liepa L., Zute D., Jansons Ā. (2019) Carbon pools in old-growth Scots pine stands in hemiboreal Latvia. Forests, 10, 911. https://doi.org/10.3390/f10100911
- III Ķēniņa L., Mača S., Jaunslaviete I., Jansons Ā. (2019) Carbon pools in old-growth Scots pine stands on organic soils and its concentration in deadwood: cases study in Latvia. In: Proceedings of the 9th International Scientific Conference Rural Development 2019, Vytaitas Magnus University, Agriculture Academy, Lithuania, 284-288. http://doi.org/10.15544/RD.2019.054
- IV Ķēniņa L., Jaunslaviete I., Liepa L, Straupe I., Bickovskis K. (2020) Tree biomass in over-mature unmanaged coniferous forests in Latvia. In: Proceedings of the XXth International Multidisciplinary Scientific GeoConference Surveying, Geology and Mining, Ecology and Management - SGEM 2020, Albena, https://10.5593/sgem2020/3.1/s14.099
- V Ķēniņa L., Elferts D., Jaunslaviete I., Bāders E., Jansons Ā. (2022) Sustaining carbon storage: lessons from hemiboreal old-growth coniferous and deciduous forest stands. Forest Science, 2022, 1-9. http://doi.org/10.1093/forsci/fxac055
- VI Ķēniņa L., Elferts D., Jaunslaviete I., Bāders E., Šņepsts G., Jansons Ā. (2022) Tree biomass – a fragile carbon storage in old-growth birch and aspen stands in hemiboreal Latvia. Baltic Forestry, 28(2), id654. https://doi.org/10.46490/BF654

Autora ieguldījums	Ι	II	III	IV	V	VI
Ideja / Original idea	JĀ, ĶL	JĀ, ĶL , LL	JĀ, MS	ĶL , JĀ	ĶL	JĀ, ĶL
Pētījuma plāns / Study design	ĶL , JĀ	ĶL, ZD	ĶL , JĀ	ĶL , LL, SI	JĀ, ĶL	JĀ, ĶL
Datu ievākšana / Data collection	ĶL , BE	JI, ĶL	JI, MS	JI, ĶL , BK	JI, ĶL	JI, ŠG
Datu analīze / Data analysis	ED, ĶL , BE	ĶL	ĶL, JĀ	ĶL, JĀ	ED, ĶL	ED, BE, ĶL
Manuskripta sagatavošana / Manuscript preparation	ĶL, JĀ	ĶL , JĀ	ĶL, JĀ	ĶL, JĀ	ĶL , JĀ	ĶL , JĀ
Promocijas darba autora ieguldījums, % / Contribution of author, %	80	85	50	80	75	70

AUTORA IEGULDĪJUMS / THE CONTRIBUTION OF THE AUTHOR

BE – Endijs Bāders, BK – Kārlis Bičkovskis, ED – Didzis Elferts, J \overline{A} – \overline{A} ris Jansons, JI – Ieva Jaunslaviete, ŠG – Guntars Šņepsts, **ĶL – Laura Ķēniņa**, LL – Līga Liepa, MS – Santa Mača, SI – Inga Straupe, ZD – Daiga Zute

PROMOCIJAS DARBA REZULTĀTU APROBĀCIJA / APPROBATION OF RESEARCH RESULTS

Ziņojumi par pētījuma rezultātiem prezentēti deviņās starptautiskajās konferencēs:

Results of the study have been pressented in nine international scientific conferences:

- Zute D., Kēniņa L., Jaunslaviete I., Samariks V., Jansons Ā. (2021) Oldgrowth coniferous stands on fertile drained organic soils: first results of tree biomass and deadwood carbon stocks. 6th International conference "Sustainable management of natural resources – a basic condition for successful socio-economic development in the period of implementation of the new environmental policy of the European Union", 25 November 2021, Jelgava, Latvia, stenda referāts / poster.
- Kēniņa L. (2021) Carbon stock in old-growth Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) forests on wet peat soils in Latvia. 16th International Peatland Congress 2021- *IPC 2021*, 3–6 May 2021, Tallinn, Estonia, prezentācija / oral presentation.
- Ķēniņa L. (2020) Tree biomass and deadwood volume in old unmanaged coniferous hemiboreal forests in Latvia. XXth International Multidisciplinary Scientific GeoConference Surveying, Geology and Mining, Ecology and Management - SGEM 2020, 16–25 August 2020, Albena, Bulgaria, prezentācija / oral presentation.
- Kēniņa L. (2020) Biomass distribution in over-mature Scots pine and Norway spruce forest stands. International Scientific Events, Ecology & Safety, 26–29 Augusts 2020, Burgas, Bulgaria, prezentācija / oral presentation.
- Kēniņa L., Mača S., Jaunslaviete I., Jansons Ā. (2019) Carbon pools in old-growth Scots pine stands on organic soils and its concentration in deadwood: cases study in Latvia. 9th International Scientific Conference 'Rural Development 2019: Research and Innovation for Bioeconomy', 26–28 September 2019, Kaunas, Lithuania, prezentācija / oral presentation.
- Jansons Ä., Bārdulis A., Ķēniņa L., Lazdiņa D., Džeriņš E., Kāpostiņš R. (2018) Carbon content of below–ground biomass of young Scots pines in Latvia. Biosystems Engineering 2018, 9–11 May 2018, Tartu, Estonia, stenda referāts / poster.
- Ķēniņa L., Straupe I., Liepa L., Bigača Z., Jansons Ā. (2018) Carbon storage in tree biomass in old Norway spruce and Scots pine dominated hemiboreal forests, Latvia. Forestry Conference for Baltic PhD students, 26–27 April 2018, Sokka, Estonia, prezentācija / oral presentation.

- 8. Ķēniņa L., Donis J., Šņepsts G., Bigača Z., Krišāns O., Jansons J., Jansons Ā. (2017) Characteristics of over-mature Norway spruce stands in hemiboreal forests, Latvia. International scientific conference 'Environment and sustainable forest management in the Baltics. The Earth and human- in balanced interaction', 9 November 2017, Daugavpils, Latvia, stenda referāts / poster.
- Jansons Ä., Kēniņa L., Šēnhofa S., Bigača Z., Džeriņa B., Jansons J. (2017) Carbon in aboveground biomass of old Norway spruce stands in hemiboreal forests, Latvia. Natural Disturbance Dynamics Analysis for Forest Ecosystem Management FORDISMAN conference 2017, 12–13 October, 2017, Šķēde, Latvia, stenda referāts / poster.

1. IEVADS

Mežam ir būtiska loma bioloģiskās daudzveidības nodrošināšanā meža ainavā, kā arī klimata pārmainu mazināšanā un citu ekosistēmas pakalpojumu nodrošināšanā (Seedre et al. 2015; Bernáldez 2017; Badalamenti et al. 2019; Kulha et al. 2020). Eiropā veci meži ir reti sastopami, tomēr lielā daļā Eiropas, arī Latvijā, ir novērojama mežaudžu novecošanās tendence, kā rezultātā ir izveidojies nozīmīgs biomasas un līdz ar to oglekļa uzkrājums, kas tuvojas piesātinājuma līmenim (Vilén et al. 2012; Nabuurs et al. 2013; Senf et al. 2021). Līdztekus darbam Eiropas Savienības (ES) Klimata politikas ietvarā, vecu mežu loma bioloģiskās daudzveidības uzturēšanā uzsvērta arī ES Bioloģiskās daudzveidības stratēģijā 2030 (O'Brien et al. 2021). ES Bioloģiskās daudzveidības stratēģija paredz noteikt stingrus aizsardzības pasākumus aizsargāt 30% ES sauszemes teritorijas, stingri aizsargāt 10% ES sauszemes teritorijas, kā arī stingri aizsargāt visus pārējos ES pirmatnējos un senos mežus, kuros iekļauti arī veci meži (Eiropas Komisija 2020; O'Brien et al. 2021). Tāpēc, lai maksimāli efektīvi izmantotu ierobežoto meža platību dažādo mērķu sasniegšanā, svarīga ir zinātniskā informācija par veciem mežiem un par oglekļa uzkrājuma potenciālu vecās mežaudzēs, kas atrodas abu stratēģiju interešu lokā.

Latvija ir ratificējusi Kioto protokolu (2002. gads) un Parīzes nolīgumu (2017. gads), un - kā ANO un Eiropas Savienības dalībvalsts - ir uzņēmusies saistības ES Klimata politikas ietvarā samazināt ikgadējo siltumnīcefekta gāzu (SEG) emisiju apjomu, tādā veidā mazinot klimata pārmaiņas. Oglekļa uzkrājums mežā sniedz ievērojamu ieguldījumu ceļā uz ES līmeņa klimata mērķu sasniegšanu, kas katrai valstij noteikti Zemes lietošanas, zemes izmantošanas maiņas un mežsaimniecības (ZIZIMM) sektora regulas ietvaros (ES Regula 2018/841, 2018; ES Regula 2018/842, 2018). Jaunā ES ZIZIMM regula pirmo reizi paredz noteikt obligātas saistības samazināt SEG emisijas ZIZIMM sektorā, tajā skaitā aramzemēm un zālājiem, papildus izveidojot meža references līmeņa metodiku saistību noteikšanai. Jaunajā pieejā paredzēts, ka, aprēkinot meža sektora SEG samazināšanas saistības 2021.-2025. gados, noteikta CO2 piesaiste, kas veidotos koksnes krājas ikgadējā pieauguma rezultātā un citās oglekļa krātuvēs, no tās atņemot koksnes atmiruma un mežizstrādes radītos oglekļa zudumus, kā arī SEG emisijas no augsnes, meža ugunsgrēku un meža mēslošanas rezultātā, ja meža apsaimniekošana turpinātos kā references periodā (2000.-2009. gads). Nākošajam periodam (2026.-2030. gads) piedāvāta citāda metodika, nosakot kopīgu mērki visam ZIZIMM sektoram, kas Latvijā vairākkārt palielinātu emisiju samazināšanas mērķi. Papildus tam, ES ir noteikusi principu, ka ZIZIMM sektora devumu klimata politikā ir nepieciešams zinātniski pamatot, lai to akceptētu ANO klimata konvencijas pārstāvji, ikgadēji izvērtējot katras valsts progresu, kā arī atspoguļot ikgadējos ziņojumos. Tādēļ ir svarīgi iegūt zinātniski pamatotus oglekļa uzkrājuma un tā dinamikas datus hemiboreālajos mežos, kurus tālāk izmantot, sagatavojot zinojumus par valsts progresu dažādu ES mēroga stratēģiju mērķu īstenošanā, tā virzoties uz klimatneitralitāti un nenodarot ekonomiskus zaudējumus Latvijas tautsaimniecībai neprecīzu metožu pielietošanas radīto sankciju rezultātā. Turklāt, ES elastības mehānismu ietvaros, meža nozare var palīdzēt sasniegt citu tautsaimniecības nozaru (lauksaimniecība, transports) mērķus gadījumā, ja tā jau ir īstenojusi savu mērķi.

Informācija par oglekļa uzkrājumu vecās audzēs Eiropā ir fragmentāra, tomēr šādu audžu platība kā Latvijā, tā Eiropā kopumā pieaug (Vilén et al. 2012; EFE State and trends 2016; Badalamenti et al. 2019; Sabatini et al. 2020). Tajā pašā laikā pieejamais empīriskais datu materiāls par vecajās audzēs esošo oglekļa uzkrājumu, īpaši boreālajos un hemiboreālajos mežos, kuri ir būtisks Eiropas meža resurss, nav visaptverošs. Tas ir viens no iemesliem, kāpēc Eiropā šobrīd notiek tik spraigas diskusijas par veco audžu ietekmi klimata un ar to saistīto politiku balansa nodrošināšanā starp dažādiem ekosistēmas pakalpojumiem, radot iespējami lielāku ieguvumu sabiedrībai (Högbom et al. 2021; Molina-Valero et al. 2021). Lai iegūtu precīzus datus par oglekļa uzkrājumu vecās audzēs, nepieciešama zinātniski pamatotu datu ievākšana, tādējādi izvairoties no oglekļa uzkrājuma pārvērtēšanas un dodot iespēju pamatot veco audžu lomu ES mērķu sasniegšanā.

Mežā kopējo oglekla uzkrājumu nosaka dažādu oglekla krātuvju (carbon pools) lielums un to izmainu dinamika – koku biomasa, atmirums, augsne un zemsega, kā arī zemsedzes augi, kas ir dinamiska un maz pētīta daļa (1.1.att.). Oglekļa krātuve (carbon pool) ir dabas sistēma vai tās daļa, kurā ir uzkrāts ogleklis (carbon storage), jebkāds oglekli saturošas siltumnīcefekta gāzes prekursors vai jebkāda oglekli saturoša siltumnīcefekta gāze. Katra oglekļa krātuve vai krātuvju kopa (carbon pool) glabā noteiktu oglekla masu jeb oglekla uzkrājumu (carbon stock). Meža ekosistēmās nosaka oglekļa uzkrājumu, kā arī tā dinamiku/bilanci (carbon budget), ko novērtē, analizējot oglekla piesaisti (carbon sequestration) un oglekļa emisijas (carbon emissions). Neto primārajā ražošanā (net primary production) notiek oglekļa dioksīda (CO₂) piesaiste (carbon sequestration) no atmosfēras CO₂ piesaistītājos. Fotosintēzes procesā koki no atmosfēras piesaista (carbon sequestration) CO₂, akumulējot oglekli koksnes biomasā, un atbrīvo skābekli. Oglekļa piesaistītājs (carbon sink) ir jebkas, kas CO₂ no atmosfēras spēj absorbēt vairāk nekā atbrīvot (pozitīva ekosistēmas produktivitāte) - koku biomasa, augi, okeāns vai augsne. Un pretēji, oglekļa avots (carbon source) ir jebkas, kas atbrīvo/ emitē vairāk CO2 atmosfērā nekā to absorbē un tam ir negatīva ekosistēmas produktivitāte. Oglekļa bilance var būt gan pozitīva (carbon sink) (piesaista vairāk oglekli nekā emitē), gan negatīva (carbon source) (emisijas ir lielākas par oglekļa piesaisti), un šī bilance dinamiski mainās atkarībā no audzes produktivitātes un dabisko traucējumu ietekmes. Meža ekosistēmās pēc dabiskā traucējuma (piemēram, ugunsgrēka) vai koku ciršanas mežaudze noteiktu laika posmu var būt ar negatīvu ekosistēmas produktivitāti (carbon source), bet pēc laika, mežam aktīvi augot un ražojot biomasu, audze atkal uzrāda pozitīvu oglekļa bilanci (carbon sink) (Taylor et al. 2014).



1.1. att. Oglekļa krātuves un tā aprite meža ekosistēmā

Pētījumā vērtēts oglekļa uzkrājums (*carbon stock, carbon storage in carbon pools*) vecās mežaudzēs, bet ne tā piesaistes dinamika. Veci meži uzskatāmi nodrošina nozīmīgu oglekļa uzkrājumu un piesaisti koku biomasā un citos šīs ekosistēmas komponentos (Brockerhoff et al. 2017; Gundersen et al. 2021). Klimats, tā pārmaiņas, augšanas apstākļi, valdošā koku suga, audzes vecums, atmiruma veidošanās – gan dabiskā atmiršana, gan dabisko traucējumu izraisītā – ietekmē katras oglekļa krātuves lielumu (Jandl et al. 2007; Jacob et al. 2013; Kumpu et al. 2018; Clarke et al. 2021). Atkarībā no dažādiem ietekmējošajiem faktoriem un to mijiedarbības konkrētajā vietā, konkrēta mežaudze attiecīgā dzīves cikla posmā var būt gan oglekļa avots (*carbon source*), gan oglekļa piesaistītājs (*carbon sink*) un spēj saglabāt pozitīvu oglekļa bilanci ilgstošu laika periodu (Framstad et al. 2013).

Audzes vecums ir viens no faktoriem, kam ir nozīmīga ietekme uz kopējo oglekļa bilanci konkrētajā vietā, un to apliecina arī iepriekšējos pētījumos iegūtie secinājumi (Pregitzer & Euskirchen 2004; Wei et al. 2013; Yuan et al. 2016; Martin et al. 2018). Pieaugot audzes vecumam, oglekļa uzkrājums koku biomasā zināmu laika periodu pieaug, tomēr šis process ir cieši saistīts ar audzes taksācijas rādītājiem un dabisko traucējumu ietekmi (Pukkala 2017; Gundersen et al. 2021; Luyssaert et al. 2021). Igaunijā veiktā pētījumā secināts, ka uzkrātā oglekļa apjoms koku biomasā pieaug līdz 100 gadu vecumam, kad tas nostabilizējas (Uri et al. 2019; Uri et al. 2022). Arī Spānijā veiktā pētījumā konstatēts, ka oglekļa uzkrājums koku biomasā ir ļoti liels parastā dižskābarža (*Fagus sylvatica* L.) pieaugušās audzēs, bet vecākās audzēs tas variē atkarībā no dabisko traucējumu ietekmes, parādot, ka koksnes biomasa, līdz ar to oglekļa uzkrājums ne vienmēr ir nozīmīgi lielāks dabiskās, vecās mežaudzēs (Molina-Valero et al. 2021). Veca audze var saglabāt pozitīvu oglekļa piesaisti vairākus gadu simtus, ko apliecina arī Ziemeļamerikas boreālajos mežos pētītas *Pinus sp* audzes, kur konstatēts, ka audze sasniedza oglekļa piesaistes un emisiju neitralitāti vairāk nekā 400 – 600 gadu vecumā (Framstad et al. 2013). Tieši vecu audžu spēja glabāt lielu oglekļa uzkrājumu un darīt to ilgstošu laika periodu ir iemesls, kāpēc vecās audzes kļuvušas aktuālas klimata pārmaiņu politiku kontekstā, tomēr, tā kā šo politiku mērķis ir samazināt CO₂ atmosfērā, vecām audzēm nav pozitīvas ietekmes uz klimata pārmaiņu mazināšanu ilgtermiņā (Kun et al. 2020).

Valdošā koku suga ir viens no faktoriem, kas ietekmē ne tikai oglekļa uzkrājumu koku biomasā, jo sugām ir atšķirīga produktivitāte, bet arī atmirušās koksnes un nobiru veidošanos un sadalīšanās procesu, kā arī ietekmē augsni un uzsūcošo sakņu veidošanos un sadalīšanās dinamiku (Hansson et al. 2011; Laganière et al. 2015; Błońska et al. 2019).

Dabisko traucējumu kopējais un kumulatīvais risks var būtiski mainīt oglekļa uzkrājumu vecās audzēs, jo līdz ar vecumu pieaug arī vēja, dendrofāgo kukainu radītie riski (Seidl et al. 2020). Laika gaitā ne vien samazinās mežaudzes noturība pret dažādiem dabiskajiem traucējumiem, bet arī palielinās nopietna dabiska traucējuma (piemēram, vētras) iestāšanās varbūtība (Jõgiste et al. 2017). Konstatēts, ka trupe, it īpaši neapsaimniekotajās audzēs, ir viens no faktoriem, kas ietekmē koku noturību, līdz ar to var atstāt arī ietekmi uz oglekļa uzkrājumu, seviški apses audzēs, kur trupi konstatē biežāk nekā citām koku sugām (Latva-Karjanmaa et al. 2007). Tāpat prognozēts, ka dabisko traucējumu biežums un intensitāte klimata pārmaiņu ietekmē pieaugs, tādējādi nozīmīgi ietekmējot oglekļa uzkrāšanos un audzes noturību ilgā laika periodā (Seidl et al. 2020; Högbom et al. 2021). Vislielākās oglekļa uzkrājuma izmaiņas konstatē koksnes biomasā, kā rezultātā nozīmīgi tiek izmainīta dzīvo koku biomasas un atmiruma proporcija, samazinot kopējo ekosistēmas oglekla uzkrājumu pat par 39% (Thom & Seidl 2016). Vecās audzēs konstatēta ievērojama oglekļa uzkrājuma variācija atkarībā no dabiskā traucējuma intensitātes ilgstošā laika periodā (Palviainen et al. 2020). Arī dabiskās sukcesijas procesā vecās audzēs novēro individuālu koku atmiršanu, kā rezultātā pieaug CO2 emisijas, sadaloties atmirušajai koksnei (Kuuluvainen & Gauthier 2018; Jones et al. 2019; Šēnhofa et al. 2020). Tomēr kopumā audze var palikt pozitīva oglekļa krātuve (carbon sink) arī pēc dabiskā traucējuma, kaut arī oglekļa emisijas visās oglekļa krātuvēs pieaug. Tas pierāda, ka nepieciešams detalizēti pētīt oglekļa plūsmas (carbon fluxes) mežaudzēs, īpaši vecās audzēs, kur notiek nepārtrauktas strukturālās un ainaviskās izmainas dabiskās sukcesijas, dabisko traucējumu un citu faktoru ietekmē (Kuuluvainen & Gauthier 2018; Nord-Larsen et al. 2019; Palviainen et al. 2020).

Klimats nosaka ne tikai biomasas augšanu (tajā skaitā koku), bet arī organisko vielu sadalīšanās ātrumu, līdz ar to atstājot būtisku ietekmi uz oglekļa uzkrājuma

veidošanās dinamiku (Khan et al. 2019). Dažādi klimatiskie faktori – gaisa temperatūra un gaisa mitrums (Khan et al. 2019; Sullivan et al. 2020), augsnes temperatūra un mitruma režīms (Lim et al. 2019), kā arī nokrišņu daudzums (Hasper et al. 2016), ir faktori, kas analizēti, lai izvērtētu klimata ietekmi uz koku biomasas veidošanos. Saistībā ar klimatiskajiem faktoriem arī konkrētās vietas ģeogrāfiskajam platumam ir ietekme uz oglekļa uzkrājumu parastās priedes audzēs (66-178 gadi) – tas konstatēts, analizējot audzes teritorijā no Polijas dienvidiem līdz Somijas ziemeļiem (Vucetich et al. 2000). Papildus minētajiem t.s. "dabiskajiem faktoriem" liela nozīme ir arī audzes noturību sekmējošam meža apsaimniekošanas veidam, kas tādējādi nodrošina ilgtspējīgu ieguvumu klimata pārmaiņu mazināšanā, veicinot oglekļa piesaisti meža ekosistēmā.

Var secināt, ka meža ekosistēmas oglekļa uzkrājuma un piesaistes potenciāls ir atkarīgs no daudziem ietekmējošajiem faktoriem un šo faktoru mijiedarbībām, kas atšķiras ne tikai starp klimata zonām, bet pat viena klimatiskā reģiona ietvaros, līdz ar to nepieciešams ievākt plašu lokālu empīrisko materiālu, lai būtu pamats secinājumu izdarīšanai par veco audžu oglekļa uzkrājumu un tā dinamiku.

Veco audžu precīza definēšana ir noteicoša, lai nošķirtu vairākus atšķirīgus jēdzienus un lai tādējādi neveidotos dažādas interpretācijas, un salīdzinājums konkrētajā situācijā būtu korekts (O'Brien et al. 2021). Analizētās vecās audzes pētījumā atbilst Apvienoto Nāciju Organizācijas Pārtikas un lauksaimniecības organizācijas jeb FAO klasifikācijas n6 kategorijai - old-growth forest (Buchwald 2005). Šajos mežos raksturīgi veci, lieli koki un novērojami arī ar tiem saistītie ekosistēmas struktūras elementi, kas var būtiski atšķirties starp klimatiskajām joslām, kā arī pat starp specifiskiem augšanas apstākļiem, kas veidojušies konkrēta dabisko traucējumu režīma vai pagātnē notikušas cilvēku darbības ietekmē. Kā būtiskākos ekosistēmas struktūras elementus vecās audzēs min: 1) lielu dimensiju koki (atbilstoši konkrētajiem augšanas apstākliem un koku sugai); 2) lielu dimensiju un salīdzinoši liela apjoma atmiruma klātbūtne; 3) starp audzēm un audzes ietvaros liela koku dimensiju un audzes biezuma dažādība; 4) dabisko traucējumu ietekmes elementi – lauztas galotnes, stumbra un saknu bojājumi; 5) dažādstāvu audze; 6) atvērumi audzes vainagu klājā, mozaīkstruktūra (Buchwald 2005). Tātad, veca kokaudze var būt vecs mežs, bet ne vienmēr vecu mežu veido veca kokaudze. Eiropā aplēsts, ka tikai 0.7% no kopējās mežu platības ir veci meži, atbilstoši FAO klasifikācijai (n10-n5). Sākotnēji šajā pētījumā lietots termins 'pāraugusi audze', ko pētījuma gaitā ir papildinājis/nomainījis termins 'veca mežaudze'. Veca mežaudze ir mežaudze, kurā valdošās koku sugas koki ir pārsnieguši atjaunošanas cirtes vecuma robežvērtību par vismaz divām vecumklasēm. Šajā pētījumā analizēts konkrēts mežaudzes stāvoklis, kad vecā mežā (ilgstoši antropogēni maz traucēts mežs ar dabisko traucējumu ietekmi) dominējošais meža elements vēl joprojām ir veci koki, t.i., tā ir veca audze.

Eiropā līdz šim veikts maz pētījumu par kopējo oglekļa uzkrājumu vecās mežaudzēs, pārsvarā analizējot parasto dižskābardi (Nord-Larsen et al. 2019;

Molina-Valero et al. 2021), parasto egli (Picea abies (L.) Karst.) (Mund et al. 2002; Jacob et al. 2013; Seedre et al. 2015) vai ozolu (Quercus sp) (Badalamenti et al. 2019; Nord-Larsen et al. 2019), lielākoties Vidusjūras kalnu reģionos. Dānijā veiktā ilglaicīgā pētījumā par veciem (līdz 142 gadiem) platlapjiem (Fagus sylvatica, Quercus robur L.) mistraudzē, secināts, ka šīs audzes ir lielas oglekla krātuves (arī atmirusī koksne veido nozīmīgu un stabilu oglekla krātuvi, 35 t C ha⁻¹), bet oglekla piesaiste (ekosistēmas produktivitāte) ir loti zema (Nord-Larsen et al. 2019). Ziemeleiropas hemiboreālajā un boreālajā zonā nav pieejami visaptveroši pētījumi par oglekļa uzkrājumu vecās mežaudzēs, kaut arī tieši šajā reģionā koncentrēti nozīmīgi meža resursi. Pieejamās meta-analīzes, kurās salīdzināts oglekļa uzkrājums tropiskajos, mērenās joslas un boreālajos mežos, norāda, ka boreālajā reģionā audzes agrāk sasniedz oglekļa uzkrājuma maksimumu un tas ir salīdzinoši mazāks nekā mērenās joslas vai tropiskajos mežos (Pregitzer & Euskirchen 2004). Boreālajos mežos Somijas austrumdalā salīdzinoši nabadzīgā meža tipā (Vaccinium-Myrtillus) vecā (140 gadi) mistrotā audzē, kurā valdošā suga ir parastā egle, kopējais ekosistēmas oglekļa uzkrājums ir 175 t C ha⁻¹ (60% konstatēts koku biomasā) (Finér et al. 2003). Augsne kā ļoti liela oglekļa krātuve, īpaši boreālajā un hemiboreālajā reģionā (Bradshaw & Warkentin 2015; Deluca & Boisvenue 2012; Mayer et al. 2020), ir bieži pētīta, tomēr nav pētījumu par situāciju vecās mežaudzēs. Igaunijā, analizējot 70 līdz 139 gadus vecas audzes (parastā priede (Pinus sylvestris L.), parastā egle, bērzi, parastā apse (Populus tremula L.), parastais ozols (Quercus robur L.), melnalksnis (Alnus glutinosa (L.) Gaerth.), baltalksnis (Alnis incana (L.) Moench)), konstatēts, ka meža tipam un sugu sastāvam ir nozīmīga ietekme uz oglekla uzkrājumu, un tas būtiski variē starp objektiem no 10 līdz 152 t C ha⁻¹ (Lutter et al. 2019).

Latvija atrodas hemiboreālajā zonā, kas ir pāreja starp mērenās joslas un boreālajiem mežiem (Ahti et al. 1968). Hemiboreālā mežu zona nošķir tipisko skujkoku boreālo mežu zonu no mērenās joslas tipisko lapu koku mežu zonas. Hemiboreālajā zonā atrodamas skujkoku un lapu koku mistraudzes, kas nodrošina daudzveidīgu sugu sastāvu (Lõhmus & Kraut 2010). Eiropas hemiboreālo mežu zona ir unikāla Eiropā, jo šeit mežs klāj nozīmīgu daļu valstu teritoriju jau loti ilgi laiku – Latvijā un Igaunijā pusi teritorijas klāj meži, Lietuvā - trešdalu (Jõgiste et al. 2018). Turklāt potenciāli Latvijas teritoriju varētu klāt līdz pat 90% mežu, un tikai antropogēnās ietekmes (it īpaši - lauksaimniecības vajadzībām veiktās atmežošanas) rezultātā meža zemes īpatsvars ir mazāks (Jõgiste et al. 2018). Nemot vērā stipri variējošo dabisko traucējumu režīmu, kā arī tradicionālo cilvēka darbības ietekmi, augsnes dažādību un šo faktoru savstarpējās mijiedarbības, hemiboreālajā mežu zonā ir sarežģīti raksturot dabisku meža attīstību jeb sukcesijas procesu (Lõhmus & Kraut 2010; Nigul et al. 2015). Parastās priedes un parastās egles mistrojums ar lapu kokiem bērziem, parasto apsi un alkšņiem – ir bieži sastopams hemiboreālajā zonā, kur lapu koki lielākoties sastopami sākotnējās sukcesijas stadijās līdz sukcesijas vidusposmam (European Environmental Agency 2007). Kopumā Latvijā ir

3239,7 tūkst. ha meža, kas aizņem vairāk nekā 50% no Latvijas valsts sauszemes platības. Saskaņā ar Meža statistiskās inventarizācijas (MSI, 2016–2020) datiem, Latvijā četras galvenās koku sugas – priede, egle, bērzi un apse – aizņem 80,6% no kopējās mežaudžu platības un 85,7% no kopējās mežaudžu krājas.

Puse no mežiem Latvijā atrodas sausieņu meža tipos, galvenokārt damaksnī (*Hylocomniosa*) un vērī (*Oxalidosa*), kuru kopējais īpatsvars ir 39,5% no kopējās mežu platības (MSI, 2016-2020). Oglekļa uzkrājuma novērtēšana Latvijā tieši meža tipos ar augstāko īpatsvaru no kopējās meža platības un plašāk pārstāvētajām koku sugām ir īpaši nozīmīga, raksturojot veco mežaudžu potenciālo lomu klimatneitralitātes mērķu sasniegšanā.

1.1. Promocijas darba mērķis

Pētījuma mērķis ir novērtēt oglekļa uzkrājumu vecās, saimnieciskās darbības ilgstoši neietekmētās priedes, egles, bērzu un apses audzēs sausieņu mežos.

1.2. Promocijas darba uzdevumi

Lai sasniegtu pētījuma mērķi, izvirzīti šādi darba uzdevumi:

- 1. novērtēt vecu mežaudžu taksācijas rādītājus;
- 2. raksturot vecu audžu galveno oglekļa krātuvju (dzīvo koku biomasa, atmirums, augsne un zemsega) un kokaudžu parametru sakarības;
- 3. izpētīt audzes vecuma ietekmi uz oglekļa uzkrājumu.

1.3. Promocijas darba tēzes

Promocijas darbā izvirzītas divas tēzes:

- damaksnī un vērī kopējais ekosistēmas oglekļa uzkrājums, palielinoties audzes vecumam (priedei virs 97 gadiem, eglei virs 79 gadiem, bērziem virs 69 un apsei virs 58 gadiem), turpina pieaugt, savukārt oglekļa uzkrāšanās efektivitāte (oglekļa uzkrājums gadā) samazinās;
- dzīvo koku oglekļa krātuve vecās, saimnieciskās darbības ilgstoši neietekmētās priedes, egles, bērzu un apses mežaudzēs damaksnī un vērī veido lielāko daļu no kopējā oglekļa uzkrājuma.

1.4. Pētījuma novitāte

Pētījumā pirmo reizi Eiropā iegūti dati par oglekļa uzkrājumu vecās bērzu un apses mežaudzēs. Pirmo reizi Eiropas hemiboreālajos mežos raksturots oglekļa uzkrājums vecās skuju un lapu koku mežaudzēs un veikts tā atšķirību novērtējums (vecuma starpība lapu koku audzēs 58 gadi un skuju koku audzēs 93 gadi no kontroles līdz veco audžu vecumam) sausieņos.

2. MATERIĀLS UN METODES

Pētījuma īstenošanai ievākti un analizēti dati 84 vecās parastās priedes (*Pinus sylvestris*), parastās egles (*Picea abies*), bērzu (*Betula pendula* Roth un *Betula pubescens* Ehrh.) un parastās apses (*Populus tremula*) mežaudzēs damaksnī (Dm; *Hylocomiosa*) un vērī (Vr; *Oxalidosa*) visā Latvijas teritorijā (2.1. att.). Saskaņā ar Meža statistiskās inventarizācijas (MSI) datiem, gan parastās priedes, gan bērzu audzes aizņem 26% no kopējās mežu platības, kam seko parastās egles audzes ar 19% un parastās apses ar 8% no kopējās mežu platības.



2.1. att. Pētījuma objektu izvietojums vecās mežaudzēs pa valdošajām koku sugām

Damaksnis (Dm) un vēris (Vr) ir sausieņu meži, kur pirmā stāva valdošā koku suga ir priede, egle, kā arī šo sugu mistrojums ar bērzu un apses piejaukumu. Vērī bieži sastopamas arī bērzu un apses tīraudzes (Bušs1976). Saskaņā ar Meža statistiskās inventarizācijas (MSI) datiem, damaksnis un vēris kopā aizņem 40% no Latvijas meža kopējās platības, un tie ir piemēroti visu vērtēto koku sugu augšanai: priedes audzes tajos aizņem 37%, egles 22%, bērzu 26% un apses 7%. Pēc MSI datiem, mežaudzes, kas vecākas par 120 gadiem, aizņem 4% no Latvijas meža kopējās platības. Lielāko daļu (90%) no vecajām audzēm veido parastā priede. Sākotnēji saskaņā ar meža inventarizācijas informāciju (Meža valsts reģistra datu bāzē) tika atlasītas vecas audzes, kuras atbilda šādiem kritērijiem: 1) valdošā suga – priede, egle, bērzi, apse; 2) audzes vecums – priede >160 gadi, egle >160 gadi, bērzi > 120 gadi, apse >100 gadi; 3) meža tips – Dm, Vr; 4) valdošās sugas īpatsvars audzes sastāva formulā > 50% no pirmā stāva krājas; 5) nav pieejama dokumentāla informācija par saimniecisko darbību audzē vismaz pēdējos 30 gadus; 6) atrašanās vieta vismaz 5 km no apdzīvotām vietām un 1 km no autoceļiem); 7) nogabala platība vismaz 0,5 ha. Audzes vecuma ietekmes raksturošanai (salīdzinājumam) izmantoti MSI III cikla (laika periods no 2014. līdz 2018. gadam) dati no priedes (vecumā 80-120 gadi), egles (60-100 gadi), bērzu (60-90 gadi) un apses (40-80 gadi) audzēm (definējot tās kā "kontroles audzes"), kas iegūti no kopumā 447 parauglaukumiem (2.1. tab., 2.2.tab).

2.1. tabula.

Valdošā	Vec	ās audzes	Kontroles audzes		zes Kontroles audzes Vidējā vec		Vidējā vecuma
koku	PL*	Vecums	PL	Vecums	starpība starp		
suga	skaits	(amplitūda)	skaits	(amplitūda)	audžu grupām		
Apse	146	112 ± 3 (104 - 135)	86	58 ± 3 (39 - 80)	54 ± 4		
Bērzi	67	(104 - 133) 131 ± 4 (123 - 148)	114	69 ± 1 (61 - 80)	62 ± 4		
Egle	102	(123 ± 110) 182 ± 2 (170 - 205)	117	79 ± 2 (61 - 100)	103 ± 6		
Priede	148	179 ± 6 (163 - 218)	130	97 ± 2 (81 - 120)	82 ± 6		

Veco un kontroles audžu vecuma raksturojums

 \pm 95 % ticamības intervāls;

*izmantoti tikai tie parauglaukumi un parauglaukumu sektori, kuru platība ir > 400 m².

Atlasītās potenciālās audzes, izvēloties nejaušā secībā, tika apsekotas dabā, lai pārliecinātos par faktiskās situācijas sakritību ar taksācijas datos norādīto un to, ka nav konstatējamas saimnieciskās darbības pazīmes (nav celmu un pievešanas ceļu, nav pazīmju, ka būtu izvākta atmirusī koksne). Atbilstošās audzēs ierīkoti parauglaukumi, līdz sasniegts katrai sugai izvēlētais kopējais audžu skaits. Kopumā uzmērīti 463 apļveida parauglaukumi.

2.2. tabula.

Kontroles audžu I stāva raksturojums

Taksācijas rādītāji	Apse	Bērzs	Egle	Priede
Vidējais caurmērs D*, cm	$37 \pm 2,3$	$30 \pm 1,0$	$32 \pm 1,3$	$36 \pm 0,9$
Vidējais augstums H*, cm	$30\pm1,1$	$29 \pm 0,\! 6$	$26 \pm 0,7$	$29 \pm 0,5$
Vidējais šķērslaukums, m ² ha ⁻¹	$24 \pm 2,2$	$23 \pm 1,4$	$26 \pm 1,8$	$30 \pm 1,9$
Vidējā krāja, m ³ ha ⁻¹	$343 \pm 36{,}1$	$296 \pm 20{,}2$	$326 \pm 26{,}7$	$396 \pm 27{,}1$

Vidējais audzes biezums, koki ha⁻¹ 358 ± 50 352 ± 27 381 ± 40 326 ± 25

* D – vidējais kvadrātiskais caurmērs, cm;

H - vidējā kvadrātiskā caurmēra kokam atbilstošais augstums pēc augstumlīknes, m.

2.1. Datu ievākšanas metodika

Datu ievākšana organizēta pa posmiem. Laikā no 2016. līdz 2017. gadam uzmērītas vecās skujkoku audzes, novērtējot 19 egles audzes vecumā no 167 līdz 213 gadiem (Ķēniņa et al. 2018 / I publikācija) un 25 priedes audzes vecumā no 163 līdz 218 gadiem (Ķēniņa et al. 2019a / II publikācija). Datu ievākšana vecās lapu koku audzēs organizēta no 2018. līdz 2019. gadam. Šajā laika periodā ievākti dati par 15 bērzu audzēm vecumā no 123 līdz 148 gadiem un 25 apses audzēm vecumā no 104 līdz 135 gadiem (Ķēniņa et al. 2022 / VI publikācija).

Katrā atlasītajā audzē ierīkoti 6-8 parauglaukumi regulārā tīklā atbilstoši audzes konfigurācijai, izvairoties no netipiskām ieplakām, paaugstinājumiem, kā arī vismaz 10 m attālumā no audzes malas. Katrā parauglaukumā (R=12,62 m; S=500 m²) uzmērīta kokaudze, kā arī atmirusī koksne (sausokņi, stumbeņi, kritalas). Parauglaukuma platībā fiksē koka krūšaugstuma caurmēru (caurmērs ≥ 6,1 cm, parauglaukuma sektorā (R=5,64 m; 0°-90° sektorā) fiksē kokus ar caurmēru $\geq 2,1$ cm). Katram kokam fiksē arī atrašanās vietu (attālumu, virzienu), sugu, piederību audzes stāvam, kā arī piešķir numuru. Pirmajā stāvā apvieno visus audzes augstākos kokus, kuru augstuma atšķirības nepārsniedz 20%. Pārējie koki veido otro stāvu, ja to augstums nav mazāks par vienu ceturtdaļu no pirmā stāva koku augstuma. Katram meža elementam (valdošajam elementam pieciem kokiem, pārējiem meža elementiem diviem dažādu dimensiju kokiem) uzmēra koku augstumu un vainaga sākuma augstumu, kā arī ievāc pieauguma urbumu krūšu augstumā. Augstumu un caurmēru uzmēra arī nedzīvajiem sausstāvošajiem kokiem – stumbeņiem (st) un sausokņiem (sa) (caurmērs $\geq 6,1$ cm; parauglaukuma sektorā caurmērs $\geq 2,1$ cm). Parauglaukumā nosaka kritalas atrašanās vietu, caurmēru tievgalī un resgalī kritalām, kuru resgaļa caurmērs ir lielāks par 14,0 cm (parauglaukuma sektorā caurmērs > 6 cm). Visiem nedzīvajiem kokiem nosaka sadalīšanās pakāpi piecās kategorijās (saskaņā ar Sandström et al. 2007).

Katram kokam aprēķināts augstums pēc Naslunda augstumlīknes:

$$H = 1,3 + \left(\frac{D}{k \times D \times c}\right)^3,\tag{1}$$

kur:

- H vidējā kvadrātiskā caurmēra kokam atbilstošais augstums pēc augstumlīknes, m;
- D koku caurmērs, cm;

k, c – koeficienti.

Pētījuma objektā atsevišķa augstumlīkne aprēķināta katram meža elementam, bet, ja augstums mērīts mazāk kā 5 kokiem, tad meža elementa augstums aprēķināts, izmantojot Gafreja vispārīgo augstumlīkni (Šņepsts 2020).

Vidējais audzes caurmērs 1,3 m augstumā aprēķināts kā vidējais kvadrātiskais caurmērs (MSI metodika, 2013):

$$D = \sqrt{\frac{40000 \times G}{\pi \times N}},\tag{2}$$

kur:

D – vidējais kvadrātiskais caurmērs, cm;

 $G - \check{s}k\bar{e}rslaukums, m^2 ha^{-1};$

N – koku skaits, gab ha⁻¹.

Dzīvo koku un sausstāvošo koku krāja aprēķināta pēc L. Liepas (1996) formulas:

$$v = \varphi \times L^{\alpha} d^{\beta lgL + \varphi} , \qquad (3)$$

kur:

v – koka tilpums, m³; L – stumbra garums, m; d_m – koku krūšaugstuma caurmērs, cm; $\psi, \alpha, \beta, \phi$ – koku sugas atkarīgi koeficienti.

Stumbeņu un kritalu krāja aprēķināta, izmantojot Hubert formulu (MSI metodika 2013):

$$V = \frac{L\pi d_m^2}{4},\tag{4}$$

kur:

 $V - krāja, m^3;$ L - kritalas garums / stumbeņa augstums, cm; $d_m - vidējais nogriežņa diametrs, cm.$

Atmirušās koksnes paraugi oglekļa satura koeficientu vērtību noteikšanai ievākti 4 nejauši izvēlētās veco bērzu mežaudzēs (Ķēniņa et al. 2019b / III publikācija). Katrā audzē ierīkoti 6 līdz 8 parauglaukumi. Kopā ierīkoti 26 parauglaukumi, kuros pētījumā analizētajām valdošajām koku sugām katrā no piecām sadalīšanās pakāpēm ievākti 5 koksnes paraugi (kopā 76 koksne paraugi). Pirmās un otrās sadalīšanās pakāpes atmirušās koksnes paraugi iegūti ar zondi (diametrs = 13 mm), bet trešās līdz piektās sadalīšanās pakāpes atmirušās koksnes paraugi iegūti ar lielāku zondi (diametrs = 50 mm). Koksnes paraugi nogādāti pēc ISO 17025:2017 standarta akreditētajā LVMI Silava Meža vides

laboratorijā, kur noteikts oglekļa saturs pa koku sugām un sadalīšanās pakāpēm. Augsnes (100 cm³) un zemsegas paraugi ievākti daļā no veco un kontroles audžu kopas (pavisam 157 audzēs) trijos punktos ārpus parauglaukuma ārējās robežas atbilstoši meža augšņu monitoringa metodikai. Augsnes paraugus ievāca četros dziļumos (0-10 cm, 10-20 cm, 20-40 cm, 40-80 cm). Ievāktie augsnes un zemsegas paraugi nogādāti analīžu veikšanai LVMI Silava Meža vides laboratorijā, kur noteikts augsnes blīvums un oglekļa saturs augsnes un zemsegas paraugos.

2.2. Datu analīze

Oglekļa uzkrājums aprēķināts galvenajām oglekļa krātuvēm (kokaudze, augsne, atmirusī koksne un zemsega). Oglekļa uzkrājums koku biomasā aprēķināts, izmantojot individuālus koku biomasas modeļus galvenajām koku sugām (Liepiņš et al. 2017) un standartizētu oglekļa satura koeficienta (0,5) vērtību koksnē, ko noteikusi Klimata pārmaiņu starpvaldības padome (IPCC) (Eggleston et al. 2006).

Oglekļa uzkrājums atmirušajā koksnē individuāliem kokiem aprēķināts, izmantojot koksnes blīvuma vērtības un oglekļa satura koeficienta vērtības pa koksnes sadalīšanās pakāpēm un koku sugām. Veicot novērtējumu Latvijā ierobežotam paraugu skaitam galvenajām koku sugām (Ķēniņa et al. 2019 / III publikācija), Igaunijā un Latvijā iegūtajām oglekļa satura koeficientu vērtībām būtiskas atšķirības netika konstatētas, kas ļāva pētījumā izmantot Igaunijā Köster et al. (2015) izstrādātas parametru vērtības. Ņemot vērā, ka MSI dati par atmirušo koksni iegūti trijās sadalīšanās pakāpēs, pētījuma ietvaros noteiktās sadalīšanās pakāpes attiecinātas šādi: svaiga koksne – iekļauj 1. un 2. sadalīšanās pakāpi veco mežaudžu datos un aprēķinus veic pēc 2. sadalīšanās pakāpes; vidēji sadalījusies koksne – iekļauj 3. sadalīšanās pakāpi veco mežaudžu datos un aprēķinus veic pēc 3. sadalīšanās pakāpes; stipri sadalījusies koksne – iekļauj 4. un 5. sadalīšanās pakāpi veco mežaudžu datos un aprēķinus veic pēc 4. sadalīšanās pakāpes.

Valdošās koku sugas, audzes biezuma, krājas un šo parametru mijiedarbības ietekme uz oglekļa uzkrājumu koku biomasā un atmirušajā koksnē vecās mežaudzēs novērtēta ar lineāru jaukta efekta modeli (LMER). Parametri, kas ietverti t.s. noslēdzošajos modeļos oglekļa uzkrājuma visprecīzākajai raksturošanai, izvēlēti pēc statistiski nebūtisko (pie 95% ticamības līmeņa) mainīgo parametru un parametru mijiedarbību izslēgšanas no modeļa un salīdzinot modeļus pēc Akaike informācijas kritērija vērtības (AIC). Visos modeļos objekts definēts kā nejaušais (*random*) parametrs, jo vienā audzē bija vairāki parauglaukumi. Lai novērtētu saistības starp analizētajiem faktoriem un oglekļa uzkrājumu augsnē un zemsegā, izmantota dispersijas analīze (ANOVA). Lai salīdzinātu veco audžu kokaudzes parametrus – šķērslaukumu (I un II stāvs), biezumu (I un II stāvs), krāju (I un II stāvs), caurmēru (I un II stāvs), atmirušās

koksnes krāju pa atmiruma veidiem – starp valdošajām koku sugām, kā arī, lai noteiktu kokaudžu parametru atšķirības starp veco audžu un kontroles audžu grupām, izmantota dispersijas analīze (ANOVA). Lai samazinātu atkarīgo mainīgo heterogenitāti, oglekļa uzkrājuma vērtības atmirušajā koksnē, augsnē un zemsegā tika logaritmizētas pirms modeļu veidošanas. Ja konstatēta būtiska faktoru vai to mijiedarbības ietekme, tad grupu jeb parametru gradācijas klašu savstarpējai salīdzināšanai izmantots PostHoc tests. Visi aprēķini veikti R programmā (v. 4.1.0., R Core Team 2021), izmantotas paketes *lme4* (Bates et al. 2015), *lmerTest* (Kuznetsova et al. 2017), *emmeans* (Lenth 2021).

3. REZULTĀTI UN DISKUSIJA

3.1. Veco mežaudžu taksācijas rādītāji (I, II, IV, V un VI publikācija)

Valdošā koku suga statistiski būtiski ietekmē audzes vidējo I un II stāva caurmēru, šķērslaukumu un krāju, koku skaitu I un II stāvā, kā arī atmirušās koksnes apjomu vecajās mežaudzēs (3.1. tab.). Veco audžu kopā netika konstatēta statistiski būtiska vecuma ietekme uz kokaudzi raksturojošajiem rādītājiem, liecinot, ka gadījumos, kad veci koki ir saglabājušies kā dominējošais meža elements, līdzīga maksimālā krāja iespējama plašā vecuma diapazonā (pētījumā iekļautas skujkoku audzes no 163 līdz 218 gadiem, lapu koku audzes no 104 līdz 148 gadiem). Citos pētījumos, vērtējot valdošā meža elementa vecuma ietekmi audzēs, kas jaunākas nekā šajā pētījumā ietvertās vecās mežaudzēs, secināts, ka tas ir ļoti nozīmīgs kokaudzes parametrus, kā arī oglekļa uzkrājumu ietekmējošs faktors (Carey et al. 2001; Pregitzer & Euskirchen 2004; Lee et al. 2016; Martin et al. 2018). Tomēr manā pētījumā analizēta konkrēta audzes attīstības stadija, un šajā stadijā vecuma ietekme nav izteikta. Līdzīgi rezultāti iegūti arī, analizējot ekosistēmas produktivitāti vecās audzēs pēc ugunsgrēka (Taylor et al. 2014).

3.1. tabula.

Taksācijas rādītāji	Apse	Bērzs	Egle	Priede
Vidējais caurmērs, cm	$49 \pm 1,1$	$38 \pm 1,5$	$37 \pm 1,6$	$48 \pm 1,1$
Vidējais augstums, m	$37 \pm 0,4$	$30 \pm 0,7$	$29 \pm 0,7$	$31 \pm 0,4$
Vidējais šķērslaukums, m ² ha ⁻¹	$39 \pm 2,4$	$30 \pm 2,\!9$	$24 \pm 3,1$	$36 \pm 2,8$
Vidējā krāja, m ³ ha ⁻¹	$666 \pm 48,0$	$411 \pm 53,0$	$319 \pm 53,0$	$495 \pm 41{,}0$
Vidējais audzes biezums, koki ha-1	242 ± 22	301 ± 27	235 ± 32	268 ± 28
Vidējais valdošās koku sugas	$9\pm0,2$	$7 \pm 0,4$	$7 \pm 0,7$	$7 \pm 0,1$
īpatsvars (amplitūda)	(5 - 10)	(5 - 10)	5 - 10	(5 - 10)
Valdošās koku sugas caurmērs, cm	49	38	35	47
Valdošās koku sugas augstums, m	37	30	28	31
	21			

Veco audžu I stāva raksturojums

Atmirusī koksne, m ³ ha ⁻¹	$103 \pm 11,0$	$65 \pm 10,5$	$90 \pm 14,2$	$97 \pm 14,0$
*Valdošās koku sugas īpatsvars – v	aldošās koku sug	gas sastāva	vienības pēc	I stāva krājas

Vidējais caurmērs ir būtiski atšķirīgs (p < 0.001) dažādu valdošo koku sugu vecajās audzēs gan I stāva, gan II stāva kokiem. I stāva caurmērs vecās apses $(49 \pm 1.1 \text{ cm})$ un priedes $(48 \pm 1.1 \text{ cm})$ audzēs ir būtiski lielāks nekā bērzu $(38 \pm 1.5 \text{ cm})$, un egles $(37 \pm 1.6 \text{ cm})$ audzēs (3.1. att.). Arī audzes biezums (I stāva, II stāva, kopējais) dažādu valdošo koku sugu vecās audzēs ir būtiski (p < 0,001) atšķirīgs (3.1. att.). Vecās bērzu audzēs I stāva biezums (301 ± \pm 27 koki ha⁻¹) ir būtiski lielāks nekā apses (242 \pm 22 koki ha⁻¹) un egles (235 \pm \pm 32 koki ha⁻¹) audzēs un līdzīgs kā priedes (268 \pm 28 koki ha⁻¹) audzēs. Visu valdošo koku sugu vecās mežaudzēs gan I stāva, gan II stāva biezums ir būtiski (p < 0.001) mazāks nekā kontroles audzēs (kuru vecums priedei ir 97 ± 2 gadi, eglei 79 ± 2 , bērziem 69 ± 1 un apsei 58 ± 3 gadi). Dati liecina par zemu oglekļa uzkrājuma stabilitāti vecās mežaudzēs: atsevišķu I stāva koku bojāeja dabisko traucējumu un/vai vecuma ietekmē var nozīmīgi samazināt kopējo oglekļa uzkrājumu. Iegūtie rezultāti apliecina iepriekšējos pētījumos secināto, ka reti, bet lieli koki I stāvā veido galveno dzīvo koku krāju vecās mežaudzēs (Nilsson et al. 2002).



3.1. att. Audzes I stāva biezuma (stabiņi) un I stāva vidējā kvadrātiskā caurmēra (punkti) salīdzinājums apses, bērzu, egles un priedes vecās un kontroles mežaudzēs (± 95 % ticamības intervāls)

Analizējot mežaudžu krājas datus, secināts, ka valdošā koku suga būtiski (p<0,001) ietekmē audzes I stāva krāju, II stāva krāju, kā arī kopējo audzes krāju. Vecās apses audzēs ir būtiski (p < 0,001) lielāka I un II stāva krāja, salīdzinot ar pārējo valdošo koku sugu audzēm. I stāva krāja vecās bērzu un priedes audzēs ir līdzīga, bet egles audzēs tā ir būtiski mazāka nekā vecās priedes audzēs. Savukārt II stāvā vecās egles audzēs krāja ir būtiski (p < 0,01) mazāka nekā pārējo valdošo koku sugu audzēs (3.2. att.). Analizējot II stāva krāju pa koku sugām, secināts, ka egle ir dominējošā koku suga veco mežaudžu II stāvā, aizņemot 77-89% no kopējās II stāva krājas visās vecajās mežaudzēs.



3.2. att. Pirmā (I st) un otrā (II st) stāva krāja vecās apses, bērzu, egles un priedes mežaudzēs pa koku sugām (± 95 % ticamības intervāls)

Krāju ietekmē arī veco audžu sugu sastāvs: vecās priedes un bērzu audzēs konstatēts relatīvi augsts egles īpatsvars I stāvā. Visu valdošo koku sugu vecās audzēs novērotā egles dominance II stāvā liecina par notiekošu sukcesiju veco audžu grupā – gan skuju koku audzēs (vecumā no 163 līdz 218 gadiem), gan lapu koku audzēs (vecumā no 104 līdz 148 gadiem). Rezultāti atbilst klasiskajai izpratnei par sukcesijas norisi audzēs, kuras ilgstoši nav skāruši nozīmīgi dabiskie traucējumi: notiek pakāpeniska atjaunošanās ar ēncietīgu koku sugu – egli (Drobyshev et al. 1999).

Kopējā un I stāva krāja priedes, bērzu un apses vecajās mežaudzēs ir ievērojami (I stāva – par 99-323 m³ ha⁻¹) un būtiski lielāka, bet vecajās egles audzēs – līdzīga kā attiecīgo sugu kontroles audzēm (vecuma starpība 54 ± 4 gadi apsei, 62 ± 4 bērziem, 82 ± 6 priedei un 103 ± 6 gadi eglei).

Atmirušās koksnes krāja ir līdzīga (64-103 m³ ha⁻¹) dažādu valdošo koku sugu vecajās audzēs. Audzes krājai un biezumam ir būtiska (p < 0,01) ietekme uz atmirušās koksnes apjomu šajā vecuma posmā. Lai gan kopējais atmiruma apjoms ir liels, tas ir 13-24 % no dzīvo koku krājas. Kontekstā ar krājas sadalījumu (neliels biezums lielu dimensiju koku) iegūtie rezultāti liecina, ka šī audžu kopa ir vairāk pakļauta dabiskā traucējuma riskam nākotnē (Jõgiste et al. 2017; Seidl et al. 2020; Öder et al. 2021). Atmiruma apjoms atsevišķos veco audžu parauglaukumos, kā arī starp audzēm ievērojami atšķiras (3.2.tab.). Līdzīgas sakarības, ka atmirušas koksnes apjomu ietekmē koku sugu sastāvs, kā

arī audzes krāja, audzes biezums un tas stipri variē starp parauglaukumiem, konstatētas arī citos veco audžu pētījumos (Öder et al. 2021). Vērtējot atmirušās koksnes krāju pa atmiruma veidiem, konstatēts, ka sausokņu krāja vecās audzēs ir atkarīga no valdošās koku sugas (p < 0,001), savukārt audzes krāja, šķērslaukums un biezums būtiski (p < 0,001) ietekmē kritalu krāju vecās audzēs (3.2. tab.). Vecās priedes audzēs sausokņu krāja (42 m³ ha⁻¹) ir būtiski lielāka nekā pārējo valdošo koku sugu audzēs (12-18 m³ ha⁻¹). Kritalas veido lielu daļu no kopējā nedzīvās koksnes apjoma vecās mežaudzēs. Atšķirības atmirušās koksnes apjomā pa atmiruma veidiem apstiprina audzes sugu sastāva ietekmi – egle ātrāk veido kritalas, bet priede ilgāku laiku ir sausoknis/ stumbenis, pirms nokrīt (Šēnhofa et al. 2020). Lielāko daļu no atmirušās koksnes vecās mežaudzēs (3.2. tab.) veido vidēji sadalījušies koki (2. un 3. sadalīšanās pakāpes), ko ietekmē arī atšķirības starp koku sugu koksnes īpašībām (Šēnhofa et al. 2020).

3.2. tabula.

	Apse	Bērzi	Egle	Priede			
Atmirušās koksnes krāja pa atmiruma veidiem, m ³ ha ⁻¹ (amplitūda)							
Kritalas	$73 \pm 9,4$	$45 \pm 8,4$	$61 \pm 10,\!4$	$43 \pm 10,6$			
	(0-302,4)	(1, 5 - 167, 4)	(0 - 226, 2)	(0 - 405, 0)			
Sausokņi	$18 \pm 4,2$	$12 \pm 4,2$	$18 \pm 7,3$	$42 \pm 6,5$			
	(0 – 145,8)	(0 - 95, 3)	0-246,1)	(0 - 210, 5)			
Stumbeņi	$12 \pm 2,6$	$8 \pm 2,8$	$10 \pm 4,6$	$11 \pm 2,7$			
	(0 - 90, 4)	(0-55,4)	(0 – 132,6)	(0 - 77, 7)			
Atmirusī koksne	$103 \pm 11,0$	$64 \pm 10,5$	$89 \pm 14,2$	$97 \pm 14,0$			
kopā	(2,0-363,1)	(3, 2 - 222, 8)	(1, 6 - 437, 1)	(0 - 483, 2)			
Atmirušās koksnes krāja pa sadalīšanās pakāpēm, m ³ ha ⁻¹							
(p)	roporcija no k	opējās atmirušās	koksnes krājas)				
1. sadalīšanās pakāpe	$17 \pm 4,2$	$15 \pm 6,3$	$3 \pm 1,8$	$3 \pm 2,6$			
	(16%)	(3%)	(3%)	(3%)			
2. sadalīšanās pakāpe	$38 \pm 6,1$	$24 \pm 6,1$	$39 \pm 10,4$	$64 \pm 8,9$			
	(37%)	(38%)	(44%)	(66%)			
3. sadalīšanās pakāpe	$23 \pm 4,1$	$14 \pm 3,9$	$20 \pm 4,8$	$19 \pm 5,4$			
	(22%)	(22%)	(22%)	(19%)			
4. sadalīšanās pakāpe	$16 \pm 3,7$	$8 \pm 1,8$	$16 \pm 4,2$	$9 \pm 5,0$			
	(15%)	(12%)	(18%)	(9%)			
5. sadalīšanās pakāpe	$10 \pm 2,6$	$3 \pm 1,7$	$12 \pm 3,6$	$3 \pm 1,5$			
	(10%)	(5%)	(13%)	(3%)			

Atmirušās koksnes vidējā krāja (m³ ha⁻¹) pa atmiruma veidiem un sadalīšanās pakāpēm (± 95 % ticamības intervāls)

3.2. Oglekļa uzkrājums vecās mežaudzēs (II, III, IV, un VI publikācija)

Koku biomasa ir nozīmīgākā oglekļa krātuve vecās mežaudzēs, kas tieši ietekmē arī oglekļa uzkrājumu atmirušajā koksnē un zemsegā. Tā veido vidēji

59% no kopējā oglekļa uzkrājuma, un augsne sastāda vidēji 31% no kopējā oglekļa uzkrājuma. Arī citos pētījumos Somijā un Eiropas centrālajā daļā konstatēts, ka koku biomasa ir lielākā oglekļa krātuve vecās mežaudzēs (Finér et al. 2003; Seedre et al. 2015). Kaut arī pētījumam atlasīta specifiska veco mežu daļa – situācija, kur vecie koki vēl joprojām ir dominējošais meža elements (t.i., vecās mežaudzes), – arī šo audžu atsevišķos punktos (parauglaukumos) novērojamas izteiktas oglekļa uzkrājuma atšķirības: apses audzēs no 70 līdz 318 t C ha⁻¹, priedes audzēs no 73 līdz 245 t C ha⁻¹ un bērza audzēs – no 88 līdz 272 t C ha⁻¹, egles audzēs – no 60 līdz 292 t C ha⁻¹. Šo heterogenitāti visticamāk ietekmē dažādu audžu vēsturisko attīstību nosakošo faktoru mijiedarbības – augsnes īpašības, mitruma režīma svārstības, atšķirības sukcesijas procesā (Hansson et al. 2011; Uri et al. 2012; Jandl et al. 2007; Lutter et al. 2019).

Vecās audzēs valdošās koku sugas vecumam ir būtiska, sugai specifiska ietekme (p < 0,01) uz oglekļa uzkrājumu koku biomasā un atmirušajā koksnē (3.3. att.). Vecuma ietekme uz oglekļa uzkrājumu koku biomasā būtiski (p < 0,01) atšķiras starp egles un apses mežaudzēm. Iespējams, ka pētījumā vērtētais vecuma posms egles audzēs ietver arī stadiju, kurā dabiski notiek paaudžu nomaiņa, kamēr apses audzēm pētījuma ietvaros ir izdevies atrast ekstrēmus to saglabāšanās ilglaicības gadījumus.



3.3. att. Oglekļa uzkrājuma izmaiņas koku biomasā (A) un atmirušajā koksnē (B) atkarībā no audzes vecuma (± 95 % ticamības intervāls)

Vērtējot kokaudzes parametru ietekmi uz oglekļa uzkrājumu, secināts, ka vecās audzēs valdošā koku suga (p<0,01), audzes I stāva krāja (p<0,001), I stāva biezums (p<0,001) būtiski ietekmē oglekļa uzkrājumu dzīvo koku biomasā. Oglekļa uzkrājumu koku biomasā būtiski ietekmē arī mijiedarbības starp faktoriem: gan I stāva krājas, gan I stāva biezuma ietekme uz oglekļa uzkrājumu ir statistiski būtiski atšķirīga atkarībā no valdošās koku sugas (abos gadījumos p<0,001) (3.4. att.). Kā parāda iepriekšējie pētījumi, līdz ar audzes vecumu

oglekļa uzkrājums koku biomasā turpina pieaugt, līdz tas sasniedz maksimumu (piesātinājumu) un turpmāk saglabājas relatīvi stabils noteiktu laiku (Pregitzer & Euskirchen 2004; Jones et al. 2019). Šī stabilā posma ilgums atkarīgs no dabisko traucējumu ietekmes, pašizretināšanās un sukcesijas procesa ātruma dažādu koku sugu vecās mežaudzēs (Pregitzer & Euskirchen 2004; Taylor et al. 2014; Jones et al. 2019).



3.4. att. Oglekļa uzkrājuma izmaiņas koku biomasā dažādu valdošo koku sugu vecajās mežaudzēs atkarībā no I stāva krājas (A), I stāva biezuma (B) (± 95 % ticamības intervāls)

Vecās apses audzēs konstatēts vislielākais oglekļa uzkrājums koku biomasā (vidēji 205 \pm 7,0 t C ha⁻¹). Tāpat salīdzinoši augsts (un savstarpēji līdzīgs) vidējais oglekļa uzkrājums koku biomasā novērots vecās bērzu un priedes audzēs, attiecīgi 175 \pm 10,0 t C ha⁻¹ un 172 \pm 7,0 t C ha⁻¹. Nozīmīgi mazāks oglekļa uzkrājums dzīvo koku biomasā konstatēts vecās egles audzēs (140 \pm 9,0 t C ha⁻¹).

Oglekļa uzkrājums koku biomasā I stāva krājas ietekmē būtiski atšķiras starp vecām apses un bērzu audzēm, bet I stāva biezuma ietekmē būtiskas atšķirības ir starp apses un bērzu, kā arī starp apses un egles audzēm.

Vērtējot oglekļa uzkrājumu koku biomasas frakcijās, konstatēts, ka lielākā oglekļa krātuve ir stumbrs (47–73% no kopējā oglekļa apjoma koku biomasā), bet pazemes biomasa, kuru veido balstsaknes, uzsūcošās un sīkās saknes, kā arī celms, veido 16–25% no kopējā oglekļa apjoma koku biomasā.

Atmirusī koksne pakāpeniski sadalās, tādēļ tā ir relatīvi neliela oglekļa krātuve vecajās mežaudzēs, kam var būt nozīmīga loma citu meža ekosistēmas pakalpojumu nodrošināšanā (Nord-Larsen et al. 2019; Ruel & Gardiner 2019; Stakėnas et al. 2020), kā arī oglekļa dzīves cikla paildzināšanā (Johnston & Radeloff 2019). Oglekļa uzkrājums atmirušajā koksnē ir līdzīgs visu valdošo

koku sugu vecajās audzēs (10–15 t C ha⁻¹), tomēr tas variē plašā amplitūdā starp parauglaukumiem (no 0,3 līdz 75 t C ha⁻¹).

Oglekļa uzkrājumu atmirušajā koksnē būtiski ietekmē audzes kopējās krājas un valdošās koku sugas mijiedarbība (p < 0,05) (3.5. att.). Tāpat audzes I stāva biezums būtiski (p < 0,001) ietekmē oglekļa uzkrājumu atmirušajā koksnē (3.5. att.). Tātad, vecās mežaudzēs, kurās ir lielāka krāja – lielāki koki (lielāks caurmērs) un vairāk koku audzē (lielāks audzes biezums) – ir lielāks koksnes apjoms, kas var pāriet atmirušajā koksnē. Tas saskan ar iepriekšējiem pētījumiem, kur vecās audzēs atmirušās koksnes oglekļa krātuves lielumu nosaka tas, cik daudz dzīvo koku un cik ilgi tie papildina šo oglekļa krātuvi (Pregitzer & Euskirchen 2004). Līdz ar to, jo vairāk būs koku audzē (lielāks audzes biezums), jo stabilāka atmirušās koksnes oglekļa krātuve būs ilgtermiņā.



3.5. att. Oglekļa uzkrājuma izmaiņas atmirušajā koksnē atkarībā no kopējās kokaudzes krājas (A) un I stāva biezuma (B) (± 95 % ticamības intervāls)

Nelielais oglekļa uzkrājums atmirušajā koksnē, kā arī ļoti vājā korelācija starp oglekļa uzkrājumu koku biomasā un atmirušajā koksnē liecina, ka analizētajā audžu kopā dabisko traucējumu ietekme ilgstoši ir bijusi neliela. Tātad iegūtie dati raksturo oglekļa uzkrājuma potenciālu (maksimumu) vecās audzēs. Iegūtās atziņas sakrīt ar iepriekšējos pētījumos izvirzītajiem apgalvojumiem, ka veco audžu stadijā, kur oglekļa uzkrājums ir sasniedzis savu maksimumu, atmirušās koksnes apjoma izmaiņas galvenokārt ietekmē laiks, kad noticis pēdējais dabiskais traucējums, kā arī tā intensitāte un biežums konkrētajā punktā (Martin et al. 2021).

Oglekļa uzkrājumu atmirušajā koksnē ietekmē atmiruma veids un koksnes sadalīšanās pakāpes, ko nosaka/ietekmē dažādi abiotiskie faktori gaisa temperatūra un gaisa mitrums, augsnes īpašības un mitruma režīms, tāpat biotiskie faktori sēnes un kukaiņi, kā arī koksnes īpašības dažādām koku sugām, koku dimensijas un novietojums (stāvošs, nokritis koks) (Yatskov et al. 2003; Ruel & Gardiner 2019). Lielākais atmirušās koksnes oglekļa uzkrājums ir kritalās vecās apses (vidēji $9 \pm 1,2$ t C ha⁻¹), bērzu (vidēji $6 \pm 1,3$ t C ha⁻¹) un egles (vidēji $7 \pm 1,2$ t C ha⁻¹) audzēs un tas ir līdzīgs starp šīm sugām (3.6.att.). Sausokņos lielākais oglekļa uzkrājums ir vecās priedes audzēs (vidēji $7 \pm 1,5$ t C ha⁻¹) un tas ir būtiski lielāks nekā pārējo valdošo koku sugu vecajās audzēs (vidēji $3 \pm 0,5$ t C ha⁻¹). Tas saistīts ar priedes koksnes sadalīšanās īpašībām un sausokņu noturību pret vēju pēc koka bojāejas (Kuuluvainen et al. 2017). Stumbeņos uzkrātais oglekļa apjoms ir līdzīgs visu valdošo koku sugu vecās mežaudzēs (vidēji $2 \pm 1,0$ t C ha⁻¹).



3.6. att. Oglekļa uzkrājums atmirušajā koksnē vecās mežaudzēs pa atmiruma veidiem – (A) kritalas, (B) stumbeņi, (C) sausokņi (logaritmizētas vērtības ± 95 % ticamības intervāls)

Augsne ir otra lielākā oglekla krātuve aiz koku biomasas vecās mežaudzēs sausieņos (21-37% atkarībā no valdošās koku sugas, vidēji 31% no kopējā ekosistēmas uzkrājuma). Vecās lapu koku audzēs konstatēts būtiski (p < 0.001) augstāks oglekļa uzkrājums augsnē (apses audzēs vidēji $101 \pm 17,6$ t C ha⁻¹ un bērzu audzēs 117 ± 26.3 t C ha⁻¹) nekā vecās skuju koku audzēs (priedes audzēs vidēji 72 ± 30.6 t C ha⁻¹ un egles audzēs 58 ± 21.2 t C ha⁻¹). Augsnes oglekļa uzkrājuma datiem novērota loti augsta variācija, īpaši bērzu un egles audzēs, ko iespējams skaidrot ar lielāku sugu daudzveidību un audzes struktūras atškirībām (Hansson et al. 2013; Laganière et al. 2015). Turklāt, daļa no ievāktajiem augsnes paraugiem priedes audzēs nebija analīzei derīgi, bet iegūtie rezultāti atšķīrās pat simtkārtīgi, līdz ar to iegūtās vērtības sniedz tikai aptuvenu priekšstatu par oglekla uzkrājumu augsnē. Arī Cindy & Vesterdal (2013) konstatēja lielu oglekla uzkrājumu augsnē variāciju neatkarīgi no valdošās koku sugas, kas norāda uz citu faktoru – augsnes sastāva, augsnes mitruma, kā arī audzes vēsturiskās attīstības ietekmi uz oglekļa uzkrājumu (Jandl et al. 2007; Hansson et al. 2011; Lutter et al. 2019). Analizējot oglekļa uzkrājumu pa augsnes slāņu dziļumiem, secināts, ka virsējā augsnes slānī (0-10 cm) koncentrējas vairāk kā 30% no kopējā tā apjoma šajā krātuvē. Līdzīgi rezultāti iegūti arī analizējot 60 gadus vecas bērza audzes mežos ar auglīgu minerālaugsni, kur virsējā augsnes slānī (0– 30 cm) konstatēts 38% no kopējā augsnes oglekļa uzkrājuma (Uri et al. 2012). Kā parāda iepriekšējie pētījumi, oglekļa uzkrājumu virsējā augsnes slānī, salīdzinot ar dziļākajiem slāņiem, nozīmīgi ietekmē ūdens iztvaikošana no augsnes, gaisa temperatūras svārstības, kam savukārt ir ietekme arī uz mikroorganismu aktivitāti šajā slānī (Hansson et al. 2011). Zemsega ir procentuāli neliela oglekļa krātuve no kopējā oglekļa uzkrājuma, tomēr tai ir galvenā loma oglekļa pārnesē no virszemes oglekļa krātuvēm uz augsni (Jandl et al. 2007).

Oglekļa uzkrājums zemsegā arī būtiski atšķiras starp bērzu un priedes audzēm (p < 0,05). Vidējais oglekļa uzkrājums zemsegā vecās priedes audzēs ir $21 \pm 5,3$ t C ha⁻¹ un egles audzēs $25 \pm 12,0$ t C ha⁻¹, bet lapu koku audzēs tas ir zemāks – apses audzēs $17 \pm 4,8$ t C ha⁻¹ un bērzu audzēs $14 \pm 5,2$ t C ha⁻¹. Šīs tendences apliecina arī citās analīzēs konstatēto, ka valdošā koku suga, audzes sastāvs, kā arī citi šajā pētījumā nevērtēti parametri, piemēram, zemsedzes veģetācija, būtiski ietekmē zemsegas oglekļa krātuvi (Hansson et al. 2011; Cindy & Vesterdal 2013; Lutter et al. 2019). Oglekļa uzkrājums skuju koku audzēs ir lielāks, jo skujas sadalās lēnāk nekā lapas, kā arī atšķirības starp priedes un egles audzēm, visticamāk, ietekmē atšķirīgie nobiru ikgadējie apjomi un sadalīšanās ātrums – priedēm skujas sadalās divu gadu laikā, bet eglēm – pat sešu gadu periodā (Hansson et al. 2011).

Kopējais oglekļa uzkrājums audzē ir četru galveno oglekļa krātuvju vidējo vērtību summa, jo novērojumu skaits dažādās oglekļa krātuvēs ievāktajiem datiem ir atšķirīgs. Koku biomasa iekļauj virszemes (stumbrs, zari) un pazemes (sīkās saknes, balstsaknes, uzsūcošās saknes un celms) biomasu. Tā ir lielākā oglekļa krātuve visu analizēto valdošo koku sugu audzēs (55-61%). Augsne ir otra lielākā un visplašāk variējošā oglekļa krātuve vecās mežaudzēs, kas veido 25-37% no kopējā oglekļa uzkrājuma atkarībā no valdošās koku sugas. Atmirusī koksne (3-5% atkarībā no valdošās koku sugas) un zemsega (4-11% atkarībā no valdošās koku sugas) veido nelielu daļu no kopējā oglekļa uzkrājuma. Vidēji koku biomasa veido 59%, augsne 30%, bet atmirusī koksne un zemsega attiecīgi 4% un 7% no kopējā ekosistēmas oglekļa uzkrājuma. Arī citos pētījumos dažādās Eiropas vietās ir iegūti līdzīgi rezultāti par oglekļa uzkrājumu mežā galvenajās oglekla krātuvēs (Krankina & Harmon 1995; Finér et al. 2003; Seedre et al. 2015; Nord-Larsen et al. 2019). Tomēr kopējais oglekļa uzkrājums vecās mežaudzēs sausieņos ievērojami atšķiras pat starp vienas valdošās sugas audzēm, liecinot par lielu oglekļa uzkrājuma variāciju un dažādu audzes vēsturisko attīstību ietekmējošajiem faktoriem (Lutter et al. 2019; Krasnova et al. 2019).

3.3. Oglekļa uzkrājuma salīdzinājums kontroles un vecās mežaudzēs (V publikācija)

Oglekļa uzkrājums koku biomasā un atmirušajā koksnē vecās audzēs visām koku sugām ir būtiski lielāks nekā par 54-103 gadiem jaunākās (kontroles) audzēs (3.3.tab.). Vecās audzēs, kur vecie koki ir dominējošais meža elements, oglekļa uzkrājums koku biomasā ir par 19% (priedes un egles audzēs) līdz 42% (apses audzēs) lielāks nekā kontroles audzēs.

3.3. tabula.

Audzes	Koku biomasa	Atmirusī koksne	Augsne *	Zemsega *	Kopējais oglekļa uzkrājums
Apse					
Vecās audzes	$205 \pm 7,0$	$14 \pm 1,5$	$101 \pm 17,6$	$17 \pm 4,8$	337
Kontroles	$119\pm10{,}0$	$5 \pm 1,5$	$104 \pm 16,4$	$24 \pm 8,4$	252
audzes					
Bērzs					
Vecās audzes	$175\pm10,0$	$10 \pm 1,\!8$	$117\pm26{,}3$	$14 \pm 5,2$	316
Kontroles	$124 \pm 7,2$	$3 \pm 0,6$	89 ±13,5	$15 \pm 11,3$	231
audzes					
Egle					
Vecās audzes	$140 \pm 9,0$	$12 \pm 2,0$	$58 \pm 21,2$	$25 \pm 12,0$	235
Kontroles	$113 \pm 8,1$	$5 \pm 1,0$	$96 \pm 23,4$	$30 \pm 5,3$	244
audzes					
Priede					
Vecās audzes	$172 \pm 7,0$	$15 \pm 2,1$	$72 \pm 30,6$	$21 \pm 5,3$	280
Kontroles	$139\pm8,8$	$3\pm0,9$	$91 \pm 23,\! 6$	$21 \pm 2,1$	254
audzes					

Oglekļa uzkrājums (vidējais ± 95% ticamības intervāls) oglekļa krātuvēs vecās un kontroles audzēs

* vidējās vērtības aprēķinātas tikai tiem objektiem, kuros iegūti kvalitatīvi rezultāti kopējā uzkrājuma aprēķināšanai. Statistiskajā analīzē parametru ietekmes vērtēšana un salīdzināšana veikta logaritmizētām vērtībām atmirušās koksnes, augsnes, zemsegas oglekļa uzkrājumu vērtēšanā.

Vecās apses audzēs, kur koku dimensijas ir nozīmīgi lielākas nekā pārējo koku sugu audzēs, oglekļa uzkrājums ir būtiski (p < 0,001) lielāks nekā egles un priedes audzēs (3.7.att.). Turpretī kontroles audzēs lielākais oglekļa uzkrājums ir priedes audzēs (139 ± 8,8 t C ha⁻¹) un tas ir būtiski (p < 0,001) lielāks nekā apses (119 ± 10,0 t C ha⁻¹) un egles (113 ± 8,1 t C ha⁻¹) audzēs, bet līdzīgs kā bērzu audzēs (124 ± 7,3 t C ha⁻¹) (3.7.att.). Secināts, ka oglekļa uzkrājuma atšķirības starp kontroles un vecām audzēm nosaka valdošā koku suga (p < 0,001), vecuma grupa (p < 0,001), kā arī valdošās koku sugas un vecuma grupas mijiedarbība (p

< 0,001). Kontroles audzēs oglekļa uzkrājums atmirušajā koksnē atkarībā no valdošās koku sugas ir par 58-80% mazāks nekā vecās audzēs. Tāpat kontroles audzēs novēro būtiskas oglekļa uzkrājuma atšķirības atmirušajā koksnē starp egles (5 ± 1,0 t C ha⁻¹) un priedes (3 ± 0,6 t C ha⁻¹) audzēm (3.7.att.). Kopumā damaksnī un vērī oglekļa uzkrājums koku biomasā un atmirušajā koksnē, palielinoties audzes vecumam virs kontroles audžu vecuma vērtībām, turpina pieaugt. Šī tendence turpinās tik ilgi, kamēr tiek sasniegts uzkrājuma maksimums. Līdzīgi secinājumi iegūti arī analizējot audžu ilgtermiņa attīstību pēc dabiskā traucējuma (ugunsgrēka) boreālajos mežos Kanādā un konstatējot, ka pēc stabilā maksimuma posma kopējais uzkrājums samazinās neatkarīgi no valdošās sugas (Gao et al. 2018). Iespējams, ka vērtētajā vecuma intervālā egles mežaudzēs maksimālā uzkrājuma posms noslēdzas.



3.7. att. Oglekļa uzkrājums koku biomasā (A) un atmirušajā koksnē (B) vecās un kontroles audzēs (± 95 % ticamības intervāls)

Izvērtējot pieejamos datus par oglekļa uzkrājumu augsnē un zemsegā, secināts, ka kontroles audzēs oglekļa uzkrājums augsnē visām koku sugām ir līdzīgs. Kontroles audzēs oglekļa uzkrājums zemsegā būtiski atšķiras starp bērzu un egles audzēm (p < 0,01). Vecās audzēs oglekļa uzkrājums augsnē ir līdzīgs apses un bērzu audzēs, bet tas būtiski (p < 0,01) atšķiras no uzkrājuma skujkoku – vecās priedes un egles audzēs. Veco audžu grupā, skuju koku audzēm oglekļa uzkrājums zemsegā ir lielāks nekā lapu koku audzēm – būtiskas atšķirības (p < 0,05) novērotas starp vecām bērzu un vecām priedes audzēm. Salīdzinot oglekļa uzkrājumu augsnē pa valdošajām koku sugām starp vecām un kontroles audzēm apses un bērzu audzēs, bet skujkokiem novēro būtiskas atšķirības (p < 0,01). Egles audzēs oglekļa uzkrājums zemsegā būtiski (p < 0,01) atšķiras starp vecām un kontroles audzēm un kontroles audzēm. Kopumā kontroles audzēs zemsegas oglekļa krātuve ir lielāka nekā vecās audzēs, kas apliecina, ka audzes pēc 58-97 gadiem

(atkarībā no koku sugas) jau ir sasniegušas savu augšanas potenciālu (maksimumu) un tāpēc vairs neveidojas tik liela nobiru masa kā jaunākās audzēs (Hansson et al. 2011).

Pētījumā par parastā dižskābarža un parastā ozola audzēm vecumā no 30 līdz 142 gadiem, secināts, ka oglekļa uzkrājums augsnē nav atkarīgs no audzes vecuma (Nord-Larsen et al. 2019). Izmaiņas augsnes oglekļa krātuvē var notikt, augsnes virskārtā zemsegas sadalīšanās rezultātā ieskalojoties organiskajām daļām (Angst et al. 2018), kamēr augsnes dziļākos slāņos oglekļa noturības laiks ir nozīmīgi lielāks, līdz ar to augsne tiek uzskatīta par stabilu ilgtermiņa oglekļa krātuvi (Deluca & Boisvenue 2012; Angst et al. 2018). To apliecina arī pētījumā iegūtie augsnes oglekļa uzkrājuma dati dziļākajos augsnes slāņos vecajās un kontroles audzēs.

Pētījumā iegūtie rezultāti apliecina, ka jau kontroles audžu vecumā zemsega atrodas oglekļa piesātinājuma punktā un augsne tam tuvojas, tāpēc vecajās mežaudzēs nav sagaidāms oglekļa apjoma kāpums šajā krātuvē. Turklāt nozīmīgāku dabisko traucējumu ietekmē ne tikai virszemes biomasā, bet arī augsnes virskārtā un zemsegā oglekļa uzkrājums noteiktu laika posmu var sarukt pat par 50-100% (Palviainen et al. 2020). Tāpat, neviennozīmīgie zemsegas oglekļa uzkrājuma dati kontroles un veco audžu grupā norāda arī uz citu nobiru sadalīšanos ietekmējošiem faktoriem, kas saistīti ar lapu, skuju, čiekuru un citiem nobiru sadalīšanās procesa atšķirībām (Hansson et al. 2011; Lutter et al. 2019), audzes mistrojumu (Laganière et al. 2015), kā arī atmirušās koksnes apjomu (Błońska et al. 2019) un dabisko traucējumu ietekmi konkrētajā audzē (Palviainen et al. 2020).

Novērtēta oglekla uzkrāšanās efektivitāte starp kontroles un vecām audzēm, aprēkinot oglekla uzkrājumu gadā koku biomasā un atmirušajā koksnē. Oglekla uzkrājumu gadā būtiski ietekmē valdošā koku suga (p < 0,001) un vecuma grupa (p < 0,001). Kontroles audžu grupā būtiskas atšķirības oglekļa uzkrājumam gadā nav konstatētas tikai starp priedes (vidēji 1.5 ± 0.10 t C ha⁻¹ gadā⁻¹) un egles (vidēji 1.5 ± 0.11 t C ha⁻¹ gadā⁻¹) audzēm (3.8.att.). Kontroles vecuma grupā lielākais oglekla uzkrājums gadā konstatēts apses audzēs (vidēji 2,2 ± $\pm 0,16$ t C ha⁻¹ gadā⁻¹) un bērzu audzēs (vidēji 1,9 $\pm 0,10$ t C ha⁻¹ gadā⁻¹). Veco mežaudžu grupā apses audzēm ir būtiski lielāks oglekļa uzkrājums gadā (vidēji $2,0 \pm 0,14$ t C ha⁻¹ gadā⁻¹), salīdzinot ar pārējām koku sugām, kur līdzīgs uzkrājums gadā ir bērzu (vidēji 1.4 ± 0.16 t C ha⁻¹ gadā⁻¹) un priedes (vidēji $1,1\pm0,08$ t C ha⁻¹ gadā⁻¹), kā arī priedes un egles (vidēji $0.8\pm0,10$ t C ha⁻¹ gadā⁻¹) audzēm (3.8.att.). Audzes vecumam palielinoties 1,9-2,3 reizes (apsei par 54 ± 4 gadiem, bērziem par 62 ± 4 , priedei par 82 ± 6 un eglei par 103 ± 6 gadiem), oglekļa uzkrājums gadā koku biomasā un atmirušajā koksnē vecās audzēs ir ievērojami un būtiski (bērziem, priedei, eglei p < 0.001; apsei p = 0.06) mazāks nekā kontroles audzēs: par 10% mazāks apses audzēs, par 27% - priedes un bērzu, par 47% egles audzēs. Gan kontroles, gan veco audžu grupā oglekļa uzkrājums gadā koku biomasā un atmirušajā koksnē lielāks ir lapu koku sugu audzēs (3.8.att.). Jāatzīmē, ka kontroles audzes vecumi izvēlēti subjektīvi - tātad kontroles vecums neatbilst kādai specifiskai situācijai, piemēram, kad konkrētā koku suga sasniedz maksimālo tekošo vai vidējo krājas pieaugumu.



3.8. att. Oglekļa uzkrājums gadā koku biomasā un atmirušajā koksnē vecās un kontroles audzēs (± 95 % ticamības intervāls)

Iegūtie rezultāti kopumā saskan ar Gundersen et al. (2021) pētījumu, kur secināts, ka oglekļa uzkrājums laika vienībā vecās, saimnieciskās darbības neietekmētās audzēs ir mazāks nekā apsaimniekotās mežaudzēs. Turklāt jāņem vērā, ka liela daļa kontroles audžu atrodas saimnieciskajos mežos, un koksne, kas no tām iegūta kopšanas cirtēs, jau ir izmantota koksnes produktu ražošanā: tātad to faktiskā ietekme uz klimata pārmaiņu mazināšanu ir lielāka nekā konstatējams šajā pētījumā (Pukkala 2017; Holmgren 2021). Kopumā var secināt – kaut arī oglekļa uzkrājums turpina pieaugt līdz ar audzes vecumu (Luyssaert et al. 2021), tomēr šī pieauguma temps ievērojami palēninās, un tādēļ vecas audzes nenodrošina efektīvu klimata pārmaiņu mazināšanu.

SECINĀJUMI

- 1. Veco audžu kopējā un pirmā stāva krāja priedes, bērzu un apses audzēs ir būtiski lielāka (I stāva – par 99-323 m³ ha⁻¹), bet egles audzēs – līdzīga kā kontroles audzēm. Pirmā stāva biezums ir atšķirīgs (p < 0,001) dažādu valdošo koku sugu vecajās audzēs (vidēji no 235 ± 32 koki ha⁻¹ egles līdz 301 ± 27 koki ha⁻¹ bērzu audzēs), un tas ir zemāks (p < 0,001) nekā kontroles audzēs, liecinot par zemu oglekļa uzkrājuma stabilitāti: atsevišķu pirmā stāva koku bojāeja dabisko traucējumu un/vai vecuma ietekmē var nozīmīgi samazināt kopējo oglekļa uzkrājumu.
- 2. Oglekļa uzkrājumu analizētajās audzēs būtiski ietekmē valdošā koku suga. Oglekļa uzkrājumu vecās priedes un bērzu mežaudzēs palielina relatīvi liels egles īpatsvars pirmajā stāvā un tās dominance otrajā stāvā, liecinot par jau šajā vecumā (163-218 gadi skuju koku audzēs, 104-148 gadi lapu koku audzēs) notiekošu sukcesiju.
- Nozīmīgākās oglekļa krātuves vecās mežaudzēs ir koku biomasa (55-61%, vidēji 59% no kopējā ekosistēmas uzkrājuma) un augsne (25-37%, vidēji 30% no kopējā ekosistēmas uzkrājuma).
- 4. Saimnieciskās darbības ilgstoši neietekmētās vecās mežaudzēs (104-218 gadi), kur vecie koki ir dominējošais meža elements, kopējais oglekļa uzkrājums ir vidēji par 20% lielāks nekā par 54-103 gadiem jaunākās (kontroles) audzēs: atšķirības atkarīgas no valdošās koku sugas.
- 5. Oglekļa uzkrāšanās efektivitāte (oglekļa uzkrājums gadā) koku biomasā un atmirušajā koksnē vecās priedes, bērzu un egles mežaudzēs ir būtiski (par 27% līdz 47%, atkarībā no koku sugas) mazāka nekā vidēji divas reizes jaunākās kontroles audzēs.
- 6. Nelielais oglekļa uzkrājums atmirušajā koksnē, kā arī ļoti vājā korelācija starp oglekļa uzkrājumu koku biomasā un atmirušajā koksnē liecina, ka analizētajā audžu kopā dabisko traucējumu ietekme ilgstoši ir bijusi neliela. Tātad iegūtie dati raksturo oglekļa uzkrājuma potenciālu (maksimumu) vecās audzēs.

REKOMENDĀCIJAS

- Apzinoties, ka dzīvo koku biomasa ir lielākā dinamiskā oglekļa krātuve, rekomendējams meža platībās, kurās ietekme uz klimata pārmaiņu mazināšanu ir galvenais mērķis, pielietot tādu mežsaimniecības modeli, lai veidotu iespējami ražīgas un pret dabiskajiem traucējumiem noturīgas audzes, tādējādi veicinot arī oglekļa uzkrājuma palielināšanās efektivitāti.
- Meža platībās, kurās primārais mērķis ir dabas aizsardzība, jāņem vērā, ka oglekļa uzkrāšanās efektivitāte (oglekļa uzkrājums gadā) koku biomasā un atmirušajā koksnē laika periodā starp jaunākām kontroles

audzēm un veco audžu stadiju būtiski samazinās. Vecās mežaudzes (vecas kokaudzes) turpina lēni uzkrāt oglekli koku biomasā tik ilgi, kamēr koku vecuma un / vai dabisko traucējumu ietekmē nemainās dominējošais meža elements. Tādēļ, plānojot šādu teritoriju izvietojumu, ieteicams rīkoties tā, lai atstātu iespējami mazāku negatīvo ietekmi uz ES līmeņa klimata politikas realizāciju.

- Rekomendējams turpināt pētījumus, iegūstot datus par veco audžu struktūru un tās elementiem, nosakot bioloģiskās vērtības indikatorus, izstrādājot zinātniski pamatotas pieejas bioloģiskās daudzveidības saglabāšanai kombinācijā ar bioekonomikas mērķiem platībās, kur tas ir iespējams.
- 4. Nepieciešams turpināt pētījumus, raksturojot dabisko traucējumu un sukcesijas ietekmi uz oglekļa uzkrājumu vecās mežaudzēs (vecā mežā), veicot ciklisku objektu pārmērīšanu. Tāpat nozīmīgi vērtēt oglekļa uzkrājumu un siltumnīcefekta gāzu bilanci vecās audzēs oligotrofos purvaiņos un kūdreņos, kā arī turpināt papildināt datus par oglekļa uzkrājumu un tā dinamiku (īpaši: uzsūcošo sakņu apjoma dinamiku) augsnē.

PATEICĪBAS

Autore pateicas darba vadītājam Ārim Jansonam par pētījuma ideju, kā arī sniegto atbalstu un iedrošinājumu promocijas darba izstrādes gaitā. Izsaku pateicību tuvākajiem LVMI Silava kolēģiem par iedrošinājumu un uzmundrinājumu promocijas darba tapšanas gaitā. Vēlos izteikt pateicību Didzim Elfertam par palīdzību datu statistiskajā apstrādē un Endijam Bāderam par kartogrāfiskā materiāla vizualizācijām. Izsaku pateicību kolēģiem, īpaši Ievai Jaunslavietei, par lielo darbu datu ievākšanā mežā. Paldies, ģimenei par atbalstu un iedrošinājumu visa studiju procesa laikā.

1. INTRODUCTION

Forest ecosystems provide habitats for a diverse range of species and play an important role in climate-change mitigation, as well as providing essential provisioning, cultural, and supporting ecosystem services (Seedre et al. 2015; Bernáldez 2017; Badalamenti et al. 2019; Kulha et al. 2020). In Europe, oldgrowth forests are rare. However, in the last few decades, areas of old-growth forest stands have continued to grow, reaching biomass and carbon-stock maxima, as forest management intensity has decreased and forest protection has increased (Vilén et al. 2012; Nabuurs et al. 2013; Senf et al. 2021). Along with European Union (EU) climate policy, the role of old-growth forests has also been emphasized in the EU Biodiversity Strategy for 2030 (O'Brien et al. 2021), which has set the targets of protecting 30% of the EU's land and sea, 10% of which will be under strict protection, including all primary and old-growth forests (European Commission 2020; O'Brien et al. 2021). Therefore, contributions to the knowledge base that will allow the most efficient use of the limited forest area in serving various purposes are very valuable, including data on the carbon storage potential of old-growth forests.

Latvia has ratified the Kyoto Protocol (2002) and the Paris Agreement (2017) and, as a member of the United Nations (UN) and the EU, has committed itself to reducing greenhouse gas (GHG) emissions within the framework of the EU Climate Policy in order to reach its climate-change mitigation targets. The high carbon storage potential in forest ecosystems can make a significant contribution towards achieving climate neutrality in Europe in accordance with the activities set for each EU Member State under the Land Use, Land-Use Change and Forestry (LULUCF) regulation (EU Regulation 2018/841, 2018; EU Regulation 2018/841, 2018). This new LULUCF regulation sets a binding commitment for each Member State to ensure that accounted emissions from land use are entirely compensated for by an equivalent accounted removal of carbon dioxide (CO₂) from the atmosphere through action in that sector. This is known as the 'no debit' rule. Moreover, regulations have set forest reference levels for accounting net emissions from the existing forests in each EU country (divided into two compliance periods—2021–2025 and 2026–2030). Based on this new approach, GHG emissions reduction targets in Latvia will increase by several times. In this context, the contribution of the LULUCF sector needs to be scientifically justified in order to ensure that annual inventories and review reports would be approved under the UN Framework Convention on Climate Change secretariat. Therefore, it is crucial to obtain local scientific data on carbon stocks and sequestration rates in hemiboreal forests that can serve as a reference in reports on national progress towards defined targets within different EU policy frameworks in a way that ensures climate neutrality, as well as making sure there were no losses to the Latvian economy as a result of sanctions that would be levied if inaccurate methods or measures were applied. In addition, proposed
flexibility mechanisms allow the forest sector to support other sectors in order to achieve set climate targets.

Only a few studies have assessed the carbon stock in old-growth stands in Europe. However, areas of old-growth forests will now be allowed to continue to grow because of increased forest protections under the EU Biodiversity Strategy for 2030 and changing management priorities towards closer-to-nature and more-continuous-cover forestry in Europe (Vilén et al. 2012; EFE State and trends 2016; Badalamenti et al. 2019; Sabatini et al. 2020). Consequently, research interest in old-growth European (especially boreal and hemiboreal) forests is increasing, given that these are an essential forest resource in Europe and are now being viewed as having large carbon storage potential while also being sensitive to the balance of tree growth and mortality (Högbom et al. 2021; Molina-Valera et al. 2021). This potential is one of the reasons why the role of old-growth stands in carbon sequestration and carbon storage in Europe have been discussed so intensely during the development of the EU policy framework for biodiversity protection and climate-change mitigation, with them also providing the greatest possible benefit to society. To obtain accurate information on carbon storage in old-growth stands, and thus avoid overestimation of the carbon stocks, and to evaluate possible management practices aimed at climatechange mitigation versus biodiversity targets, the collection of science-based empirical data is required.

There are four major forest carbon pools-tree biomass, soil, deadwood, and litter (Fig. 1.1). Each carbon pool has its own dynamics, which can be highly variable depending on certain factors. Therefore, their share of the total ecosystem carbon differs during different stages of forest development (Seedre et al. 2015). The carbon pool is a natural system, or part of such, in which carbon, any precursor to a GHG containing carbon, or any GHG containing carbon, is stored. Each carbon pool or pools of carbon store a certain amount of carbon or carbon stock. Data on carbon stocks have been assessed for forest ecosystems, while carbon budgets and carbon sequestration rates have been estimated, and carbon fluxes measured. Net primary production represents the flux of carbon sequestration and emissions) into the ecosystem. Through (carbon photosynthesis, trees sequester CO_2 from the atmosphere and store it as biomass. A carbon sink is anything that absorbs CO₂ from the atmosphere—tree biomass, vegetation, oceans, or soil. A carbon source refers to any organic or inorganic source that releases CO_2 into the atmosphere. The carbon balance is the difference between the CO₂ uptake and loss by a forest ecosystem, and depends on the stand productivity and the impact of natural disturbances. A forest stand may have negative ecosystem productivity resulting from a decline in the carbon stock after a forest fire or cutting for a certain period of time, but over time this changes (Taylor et al. 2014).



Fig. 1.1. Carbon pools in a forest ecosystem

In this study, the carbon stocks were assessed in old-growth forest stands instead of the carbon sequestration rates. Old-growth forests are of particular interest because they can represent a reference level of carbon-carrying capacity (tree biomass being the largest contributor to the total carbon). This information can be used in decision-support tools for evaluating the influence of an increased share of unmanaged areas and for possible management practices that can make progress towards climate-change mitigation versus biodiversity targets (Brockerhoff et al. 2017; Gundersen et al. 2021). Such information is even more topical, given that climate-change mitigation depends on carbon stocks not sequestration rates (Kun et al. 2020). Particular factors, such as climate, tree species, site type, stand age, stand tree-growth dynamics, and tree replacement patterns in response to natural disturbances, have the strongest impact on carbon pools in old-growth stands (Jandl et al. 2007; Jacob et al. 2013; Kumpu et al. 2018; Martin et al. 2018; Ruel and Gardiner 2019; Clarke et al. 2021). Specific forest stands may act as carbon sinks or carbon sources for a certain period during stand development, depending on particular factors affecting a specific place (Framstad et al. 2013).

Stand age is one of the main factors influencing the dynamics of carbon in old-growth stands, but the age used to describe the old-growth stage differs between regions (Pregitzer and Euskirchen 2004; Wei et al. 2013; Yuan et al. 2016; Martin et al. 2018; Molina-Valero et al. 2020). The total ecosystem carbon storage results from the cumulative increase in tree biomass with stand age, thus

it is closely related to the impact of natural disturbances and the stand structure (Pukkala et al. 2017; Gundersen et al. 2021; Luyssaert et al. 2021). Studies have shown the carbon stock of tree biomass peaking till 100 years old, at which point the carbon budget is almost balanced (Uri et al. 2019; Uri et al. 2022). A carbon stock maximum has been reported in the tree biomass of mature European beech (Fagus sylvatica L.) stands, suggesting that the maximum live carbon stock can be reached in stages earlier than the old-growth stage, where it depends on the occurrence of past natural disturbances (Molina-Valero et al. 2021). Thus, oldgrowth stands may maintain positive carbon uptake due to an increase in biomass stock, even in stands older than 400 years, according to previous studies on Pinus sp. old-growth stands in North America (Framstad et al. 2013). Due to the ability of old-growth to store large amounts of tree biomass for the long term while continuing to grow, old-growth stands have become one of the key elements in meeting climate-change mitigation goals (Kun et al. 2020). As climate policy aims to reduce CO₂ emissions into the atmosphere, then old-growth stands do not contribute to climate-change mitigation over the long term due to carbon sequestration rates and the effects of natural disturbances on such stands.

Dominant tree species is one of the factors that affects carbon storage in tree biomass because different species exhibit different productivity, produce different amounts of deadwood, and differ in their litter formation and its decomposition. They also have an impact on the soil and turnover rates in their fine roots (Hansson et al. 2011; Laganière et al. 2015; Błońska et al. 2019).

Natural disturbance regimes can significantly change the carbon stock in oldgrowth stands, especially with climate change as the risk from wind and insect outbreaks increases (Seidl et al. 2020). The susceptibility to natural disturbances increases in older stands due to tree aging. Therefore, the damage sustained in serious disturbance events (such as storms) also increases in older stands (Jõgiste et al. 2017). Stem rot, especially in unmanaged stands, is one of the factors affecting large-tree resistance to disturbances, and it also has an impact on carbon storage in old-growth stands due to the decomposition of stem parts and hollows (Latva-Karjanmaa et al. 2007). Overall, in the context of the increasing influence of natural disturbances due to climate change (primarily storms), both the formation of deadwood and the decrease in the period during which old trees are healthy and dominate the stand strongly influence carbon storage in the long term (Gregow et al. 2017; Seidl et al. 2020; Högbom et al. 2021). Tree biomass is the carbon pool in which the greatest changes have been observed during disturbance events, which can reduce the total carbon stock by up to 39% of the carbon in the forest ecosystem (Thom and Seidl 2016). Old-growth stands may have larger deadwood volumes than younger stands (Šenhofa et al. 2020), and this plays an important role in both biodiversity and carbon cycling (Nord-Larsen et al. 2019). The persistence of the deadwood carbon pool depends on tree species, time since the last disturbance, and the characteristics of the disturbance, as well as microhabitat activity, tree size, and site type (Mäkinen et al. 2006; Kuuluvainen and Gauthier 2018; Šēnhofa et al. 2020). Even so, the stand can remain a positive

carbon sink after the natural disturbance. However, carbon emissions from all carbon pools are still increasing. This demonstrates the need for more research on carbon fluxes, especially those in old-growth stands where continuous structural and landscape changes are taking place due to natural succession, natural disturbance, and other factors (Kuuluvainen and Gauthier 2018; Nord-Larsen et al. 2019; Palviainen et al. 2020).

Climate not only determines tree growth, but also impacts the decomposition rates of deadwood and organic matter (litterfall, etc.), thus exerting a significant effect on the carbon dynamics (Khan et al. 2019). Various climatic factors, such as air temperature and humidity (Khan et al. 2019; Sullivan et al. 2020), soil temperature and moisture regime (Lim et al. 2019), and precipitation (Hasper et al. 2016), have been analyzed in order to assess the effects of climate on tree biomass production. In addition, latitudinal gradient is one of the factors that has been linked to nutrient cycling and soil richness, and it has been found to impact the carbon stock in Scots pine stands (aged 66–178 years) from southern Poland to northern Finland (Vucetich et al. 2000). Applied forest management strategies have also contributed significantly to stand resilience, providing long-term stand persistence and carbon storage in forest ecosystems that benefits climate-change mitigation.

Forest ecosystems' carbon storage potential and sequestration rates depend on many factors and their interactions, which differ between both climatic zones and within regions. Therefore, local data are more reliable for modeling carbon storage and its changes.

The absence of a generally accepted definition for 'old-growth' makes it challenging to compare the available knowledge from different European countries and organizations (O'Brien et al. 2021). There is no consistent system of stand age class or naturalness level, or different tree-species life spans that represent the oldgrowth stage, which makes it difficult to even make comparisons between studies from one region (O'Brien et al. 2021). For this study, old-growth forests were defined based on the Buchwald (2005) classification: "An old-growth forest is a stand-scale ecosystem distinguished by old trees and related structural attributes – late stages of stand development, great amount of large-size deadwood, multiple canopy layers, rich species composition with vide variation in tree size and spacing". Accordingly, old trees can form old-growth stands, but old-growth stands do not always contain old trees because the old-growth stage may have developed following anthropogenic disturbance in the past, while the ages of the trees in such forest stands can vary widely due to climate, forest type, site conditions, and the severity and frequency of natural disturbances (Buchwald 2005). The known primary forests of Europe (Classes n10 to n5, according to Buchwald (2005)) cover only 0.7% of Europe's forested area. In our study, specific subgroups of old-growth forest stands, in which old target-species trees still formed the dominant cohort and which had reached the old-growth stage, were analyzed.

There have only been a few case studies on baseline main carbon pool sizes for different forest ecosystems in Europe, and these have primarily examined European-beech-dominated (Nord-Larsen et al. 2019; Molina-Valero et al. 2021), Norway spruce (Picea abies (L.) Karst.) (Mund et al. 2002; Jacob et al. 2013; Seedre et al. 2015), or oak (Badalamenti et al. 2019; Nord-Larsen et al. 2019) stands in Mediterranean mountainous regions. The long-term study of semi-natural deciduous tree stands (Fagus sylvatica, Quercus robur L.) has confirmed that old-growth stands represent large and persistent carbon storage (with the deadwood carbon pool also being 35 t C ha⁻¹), with carbon sequestration (ecosystem productivity) being low (Nord-Larsen et al. 2019). There is an important knowledge gap in our understanding of how carbon pools vary in later forest successional stages and old-growth forest stands, where great heterogeneity has been observed between stands, and this is one of the greatest shortcomings in current data analysis (Seedre et al. 2015; Yuan et al. 2016), especially in the European boreal and hemiboreal regions, which represent some of the most important forest resources. A meta-analysis of the main carbon pools for the boreal, temperate, and tropical biomes of both managed and unmanaged forests by age class showed that the living-biomass carbon peaked at an early age in the boreal forests and was relatively lower than in the temperate and tropical forests (Pregitzer and Euskirchen 2004). In eastern Finland, the total ecosystem carbon pool in old-growth (140 years) Norway-spruce-dominated stands was around 175 t C ha⁻¹, of which 60% was stored in tree biomass (Finér et al. 2003). Soil also accounts for a high amount of the carbon pool in boreal ecosystems (Deluca and Boisvenue 2012; Bradshaw and Warkentin 2015; Mayer et al. 2020). However, the estimates are highly uncertain and there is lack of research on oldgrowth stands that would allow a comprehensive assessment of the carbon storage potential (Uri et al. 2012; Seedre et al. 2015). For example, a nationwide study in hemiboreal Estonia found that forest site type and tree species, as well as humus layer, soil trophic conditions, and moisture regime, had a significant effect on the ecosystem carbon stocks, especially on the soil carbon (Lutter et al. 2019).

The forests in Latvia belong to the European hemiboreal forest zone, which represents the transition from temperate deciduous to boreal coniferous forests, and host a mixture of coniferous and deciduous trees at various scales, and a diverse biota (Lõhmus and Kraut 2010). The hemiboreal countries, including Latvia, Estonia, and Lithuania, are unique in Europe, with large areas of their landscapes having remained under forest cover for a long time–half of Estonia and Latvia and one-third of Lithuania are covered by forest (Jõgiste et al. 2018). Furthermore, potentially, up to 90% of the region could be covered by forest, anthropogenic deforestation (mainly extensive agrarian slash-and-burn agriculture) being the reason for the proportion of open land (Jõgiste et al. 2018). Due to diverse disturbance regimes, soils, and land-use by humans, it has been difficult to describe and analyze the successional dynamics in the hemiboreal forest landscapes (Lõhmus and Kraut 2010; Nigul et al. 2015). Mixtures of Scots pine and Norway spruce with deciduous tree species, such as birch, European aspen, and alder, are common in hemiboreal forests. The deciduous trees

generally characterize the early- to mid-successional stages (European Environment Agency 2007). According to Latvian National Forest Inventory (NFI) data, more than half of Latvia is covered by forest (53% of the land, 3.21 M ha). The most abundant tree species are Scots pine, Norway spruce, birch, and European aspen, which make up 80.6% of the total forest area and 85.7% of the total forest growing stock (NFI 2016–2020). The forest growing conditions are highly variable–51% of the total forest area grows on dry mineral soils, 9% on wet mineral soils, 11% on peat soils, and 29% is drained. Our study focused on the most prevalent conditions–fertile mineral soils with a normal moisture regime (forest types *Hylocomniosa* and *Oxalidosa*, based on Bušs (1976)), which are found in 40% of the total forest area (NFI 2016–2020). Comprehensive carbon-stock data from the forest stands with the most abandoned tree species in common forest types were especially important to study in order to provide a more accurate understanding of their actual and potential roles in climate-change mitigation towards achieving the climate neutrality goals.

1.1. Aim of the study

The aim of the study was to evaluate the carbon stocks in old-growth Scots pine, Norway spruce, birch, and European aspen stands in which old trees still formed the dominant cohort, and which were growing on dry mineral soils.

1.2. Study objectives

The specific objectives of the study were to:

- 1. describe forest inventory data for the analyzed old-growth stands;
- 2. characterize the relationships between the main carbon pools (live tree biomass, deadwood, soil, and litter) and stand parameters; and
- 3. assess the age effect on carbon storage in forest stands.

1.3. Thesis statements

- The total ecosystem carbon stock is increasing with stand age, but the mean annual difference in carbon is gradually decreasing over time, from two-times-younger (pine 80–120 years, spruce 60–100 years, birch 60– 90 years, aspen 40–70 years) to old-growth stands.
- 2. The largest carbon pool in all the dominant-tree-species old-growth stands, where old trees still formed the dominant cohort, was tree biomass.

1.4. Scientific novelty

For the first time in European hemiboreal forests, the carbon pools of oldgrowth European aspen and birch stands have been characterized, and the carbon stocks of old-growth coniferous and deciduous stands have been described and compared with younger (age difference 58 years in deciduous stands and 93 years in coniferous stands) control stands.

2. MATERIALS AND METHODS

Data for this study were collected from 84 old-growth Scots pine (*Pinus sylvestris* L.), Norway spruce (*Picea abies*), birch (*Betula pendula* Roth and *Betula pubescens* Ehrh.), and European aspen (*Populus tremula* L.) stands situated on fertile mineral soils (*Hylocomiosa* and *Oxalidosa* forest types, based on Bušs (1976)) occurring throughout the territory of Latvia (Fig. 2.1.).



Fig. 2.1. Distribution of old-growth stands in Latvia

Hylocomniosa and *Oxalidosa* are dry forest types on mineral soil, where the herbaceous layer is dominated by common wood sorrel (*Oxalis acetosella* L.) and European blueberry (*Vaccinium myrtillus* L.), with the moss layer occupied by glittering woodmoss (*Hylocomium splendens* Hedw.) and wind-blown mosses (*Dicranum* spp.) (Bušs 1976). According to Latvian NFI data, *Hylocomniosa* and *Oxalidosa* forest types occupy 40% of the total forest area. Both forest types include stands dominated by Scots pine (16%), Norway spruce (24%), birch

(25%), and European aspen (12%), with the common share of these tree species being 78% of the total Hylocomniosa and Oxalidosa forest areas. According to the NFI data, forest stands older than 120 years cover 4% of the total forest area in Latvia, the majority (90%) forming old Scots pine stands. The forest stands had to meet the following criteria in order to be included in this study: target tree species (Scots pine, Norway spruce, birch, European aspen); stand age group (for pine, >160 years, spruce >160 years, birch >120 years, aspen >100 years); forest type (Hylocomniosa, Oxalidosa); dominance of target tree species (>50% of the volume); no documented information on forest management activities for the last 30 years; no signs of former logging; remote location (>5 km from any villages and >1 km from any roads) on state-owned forest property; and stand area at least 0.5 ha. Control data, characterizing younger mature stands, were selected from the NFI (2014–2018) database, based on the criteria: overstory dominated by target species; stand age (pine 80-120 years, spruce 60-100 years, birch 60-90 years, aspen 40-80 years; and Hylocomniosa and Oxalidosa forest types. Altogether, data from 447 NFI sampling plots were selected for the study (Tables 2.1., 2.2.).

Table 2.1.

Target	Old-g	Old-growth stand		trol stand	1 00	
tree species	No. SP ^a	Age ^b (amplitude)	No. SP*	Age (amplitude)	difference ^c	
Aspen	146	112 ± 3 (104–135)	86	58 ± 3 (39–80)	54 ± 4	
Birch	67	131 ± 4 (123–148)	114	69 ± 1 (61-80)	62 ± 4	
Spruce	102	182 ± 2 (170-205)	117	79 ± 2 (61–100)	103 ± 6	
Pine	148	179 ± 6 (163–218)	130	97 ± 2 (81–120)	82 ± 6	

Age characteristics of control and old-growth stands

^a sampling plots,

^b mean stand age \pm 95% confidence interval,

^c mean age difference between control and old-growth stands

The potential sample stands were checked in the field in order to determine the actual occurrence of forest type, dominance of the chosen tree species, and low human intervention (no signs of former logging, such as remains of strip roads, stumps) so as to ensure the most accurate deadwood records. Random samples from the stands that met all the eligibility criteria were selected and included in the study. Altogether, 463 sampling plots were systematically established in these stands.

D (D ! 1	a	DI
Parameters	Aspen	Birch	Spruce	Pine
Mean tree DBH, cm	37 ± 2.3	30 ± 1.0	32 ± 1.3	36 ± 0.9
Mean tree height, m	30 ± 1.1	29 ± 0.6	26 ± 0.7	29 ± 0.5
Mean basal area, m ² ha ⁻¹	24 ± 2.2	23 ± 1.4	26 ± 1.8	30 ± 1.9
Mean volume, m ³ ha ⁻¹	343 ± 36.1	296 ± 20.2	326 ± 26.7	396 ± 27.1
Mean stand density, trees ha ⁻¹	358 ± 50	352 ± 27	381 ± 40	326 ± 25

Characteristics of the first-layer trees of the control stands by dominant tree species. (mean ± 95% confidence interval)

2.1. Field data collection

The data collection was organized from 2016 to 2019. In total, 19 spruce stands (167–213 years old: Ķēniņa et al. 2018 / Paper I), 25 pine stands (163–218 years old: Ķēniņa et al. 2019a / Paper II), 15 birch stands (123–148 years old: Ķēniņa et al. 2022 / Paper VI), and 25 aspen stands (104–135 years old: Ķēniņa et al. 2022 / Paper VI) were included.

In each stand, there were six to eight sampling plots of 500 m² (R = 12.62 m). In each of these, the tree species were recorded and the diameter at breast height $(DBH \ge 6.1 \text{ cm})$ of all the live trees was measured. The heights of five live trees in the upper layer of the dominant tree species, and three live trees from each of the tree species in the second layer, were recorded. For the deadwood, the decay stage (five classes—fresh to almost complete decay), based on Sandström et al. (2007), was noted and the tree species (if identifiable) was recorded. The heights of all the standing dead trees (≥ 6.1 cm) were measured. For the standing deadwood (snags), the height and DBH were measured. For the lying deadwood, the diameters of both ends (\geq 14.1 cm at the thicker end) and the lengths were measured. At the center of the large sampling plots (500 m²), smaller subplots (25 m²) were placed where live trees and deadwood with smaller diameters were recorded (2.1-6.0 cm for the standing trees and 6.1-14.0 cm for the lying deadwood). The locations of all live and dead trees were determined. Three dominant trees in each sample plot were cored using a Pressler increment corer in order to determine stand age. The tree heights of all the trees were estimated based on the measured trees by correlating the height to the quadratic mean diameter using Näslund's model:

$$H = 1.3 + \left(\frac{D}{k \times D \times c}\right)^3,\tag{1}$$

where:

H – tree height; D – tree DBH, cm; k, c – coefficients.

A separate height curve was calculated for each forest element, although in cases where fewer than five trees were measured, tree height was estimated according to the Gaffrey model (Šņepsts 2020). The DBH was estimated as the quadratic mean diameter, based on NFI (2013) methodology:

$$D = \sqrt{\frac{40000 \times G}{\pi \times N}},\tag{2}$$

where:

D – mean quadratic diameter, cm;

G – basal area, m² ha⁻¹;

N – number of trees per ha.

The volume of the live trees and dead standing trees was calculated, based on DBH and tree species, in accordance with Liepa (1996):

$$V = \psi \times L^{\alpha} d^{\beta l g L + \varphi}, \tag{3}$$

where:

V – the stem volume, m³; L – stem length, m; d – tree DBH, cm; $\psi, \alpha, \beta, and \varphi$ – coefficients for tree species.

The volume of the snags and the lying dead wood was calculated using Huber's formula:

$$V = \frac{L\pi d_m^2}{4},\tag{4}$$

where:

V - snag, lying dead wood volume, m³;

L – snag height / log lenght, cm;

 d_m – mid-diameter of the snag/lying deadwood, cm.

To test the carbon content in the deadwood, samples were taken from each of the five decay stages in all analyzed tree species (pine, spruce, birch, aspen) in four randomly selected old-growth birch stands (26 sampling plots in total) (Kēniņa et al. 2019b / Paper III). Five samples were collected from each tree

species (76 cores in total). Samples from wood exhibiting Class 1 and 2 decay were obtained using a 13-mm-inner-diameter sample corer, whereas samples of more degraded wood (Classes 3-5) were taken using 50-mm-inner-diameter) corer. These samples were transported to the LVS EN ISO/IEC 17025:2017accredited Laboratory of the Forest Environment of the Latvian State Forest Research Institute Silava, where they were prepared and analyzed in accordance with the corresponding ISO standard, and the carbon content was determined. Soil and litter samples were collected together from 157 control and old-growth stands at three systematically located points. At these three points, soil samples and litter samples were taken at least 2 m from any large trees in the first layer. At each point, single soil samples were taken at fixed depths (0-10, 10-20, 20-40, 40–80 cm) using a 100-cm³ metal cylinder. Litter samples (10 x 10 cm) were taken at each point from the soil organic horizon, and included all litter and decomposed wood. These samples were prepared and analyzed at the same laboratory as above, according to the LVS ISO 10694:2005 standard. The physicochemical parameters of the soil samples, including soil bulk density, coarse fragment fraction, total carbon content, and inorganic-carbon content, were determined according to the corresponding ISO standard. The organiccarbon content in the soil was calculated as the difference between the total carbon and the inorganic-carbon content.

2.2. Data analysis

The carbon stocks of the main carbon pools (tree biomass, deadwood, soil, litter) were calculated. The individual tree biomass was estimated for the aboveand belowground components using DBH and calculated tree height as input data. For the calculations, local biomass models for the main tree species in Latvia, developed by Liepiņš et al. (2017), were used. A carbon content of 50% was used to convert tree biomass into carbon to estimate the tree biomass carbon stock (Eggleston et al. 2006).

The individual deadwood mass and carbon stock were estimated from the volume, decay-class-specific density, and carbon content of the main tree species in hemiboreal forests, following Köster et al. (2015) and tested in Latvia (Ķēniņa et al. 2019b / Paper III). To compare the control- and old-growth-stand deadwood carbon pools, we used adjusted decay stages: 1) recently dead (Classes 1 and 2); 2) weakly decayed (Class 3); and 3) moderately to almost completely decomposed (Classes 4 and 5).

Linear mixed-effects models (LMERs) were used to test the effect of species, stand density, standing volume, species unit, and all two-way interactions between species (independent variables) on the dependent variables—the carbon stocks in the tree biomass (including separate models for the above- and belowground biomass) and deadwood. To reduce the heterogeneity of the dependent variables, the carbon stocks of the deadwood, soil, and litter were log-

transformed before inputting them into the models. After removing the nonsignificant interaction terms or main variables (at a significance level of 0.05), the final models were chosen using the Akaike information criterion. In all the models. the stand identification was used as a random factor, as there were multiple plots per stand. If there was a significant effect of factor, or interaction with more than two levels, a Post Hoc test was used to compare the estimated marginal means. Analysis of variance (ANOVA) was used to test the effect of dominant tree species, stand age group, and interaction between those variables on the dependent variable-the carbon stocks of the tree biomass, deadwood, soil, and litter and the mean annual difference between tree biomass and deadwood carbon. Prior to the ANOVA, all dependent variables were averaged for each stand for the old-growth stands so as to have the data at the same level as the NFI data. All data analyses were performed using R 4.1.0. software (R Core Team 2021). The R libraries *lme4* (Bates et al. 2015) and *lmerTest* (Kuznetsova et al. 2017) were used to implement the LMER. The R library emmeans (Lenth 2021) was used to calculate and compare the estimated marginal means.

3. RESULTS AND DISCUSSION

3.1. Stand parameters of the old-growth stands (Papers 1, 2, 4–6)

In the old-growth stands, the dominant tree species had a significant impact on DBH, basal area, volume, stand density of the first and second layers, and deadwood volume (Table 3.1.). Stand age had no impact on the analyzed stand parameters, indicating that, in cases where old trees still formed the dominant cohort, across a wide age range (including coniferous stands from 163 to 218 years and deciduous stands from 104 to 148 years), a similar volume could be observed. Previous studies on younger stands have shown that stand age is an important factor in influencing stand growth and, therefore, carbon storage (Carey et al. 2001; Pregitzer and Euskirchen 2004; Lee et al. 2016; Martin et al. 2018). Thus, as only one specific age group was analyzed in this study, the effect of stand age was not strongly expressed. Similar results were obtained when analyzing ecosystem productivity in the old stands after fire (Taylor et al. 2014).

Table 3.1.

Characteristics of the first-layer trees of the old-growth stands by dominant tree species (mean ± 95% confidence interval)

Parameters	Aspen	Birch	Spruce	Pine
Mean tree DBH, cm	49 ± 1.1	38 ± 1.5	37 ± 1.6	48 ± 1.1
Mean tree height, m	37 ± 0.4	30 ± 0.7	29 ± 0.7	31 ± 0.4
Mean basal area, m ² ha ⁻¹	39 ± 2.4	30 ± 2.9	24 ± 3.1	36 ± 2.8

Continuation of Table 3.1.

Parameters	Aspen	Birch	Spruce	Pine
Mean volume, m ³ ha ⁻¹	666 ± 48.0	411 ± 53.0	319 ± 53.0	495 ± 41.0
Mean stand density, trees ha ⁻¹	242 ± 22	301 ± 27	235 ± 32	268 ± 28
Mean proportion of dominant tree	9 ± 0.2	7 ± 0.4	7 ± 0.7	7 ± 0.1
species (amplitude) ^a	(5–10)	(5–10)	5-10	(5–10)
Mean dominant tree species DBH,	40	38	35	17
cm	47	50	55	47
Mean dominant tree species	37	30	28	31
height, m	57	50	20	51
Deadwood volume, m ³ ha ⁻¹	103 ± 11.0	65 ± 10.5	90 ± 14.2	97 ± 14.0

^a based on first-layer volume

The mean DBH and stand density (both in the first and second layers) were significantly (p < 0.001) different among all analyzed old-growth stands for each dominant tree species. The mean first-layer DBH was 49 ± 1.1 cm in the oldgrowth aspen stands, 48 ± 1.1 cm in the old-growth pine stands, 38 ± 1.5 cm in the old-growth birch stands, and 37 ± 1.6 cm in the old-growth spruce stands (Fig. 3.1.). The old-growth birch and spruce stands first layer had significantly thinner mean DBH than the aspen and pine stands. The mean stand density of the first-layer trees in the old-growth birch stands $(301 \pm 27 \text{ trees ha}^{-1})$ was significantly greater than in the old-growth aspen $(242 \pm 22 \text{ trees ha}^{-1})$ and spruce $(235 \pm 32 \text{ trees ha}^{-1})$ stands, but similar to the old-growth pine stands $(268 \pm$ ± 28 trees ha⁻¹). In the old-growth stands, stand density in both the first and second layers for all analyzed tree species was significantly lower (p < 0.001) than in the control stands, which were 1.9-2.3 times younger, depending on tree species (in absolute values, 97 ± 2 years for pine, 79 ± 6 years for spruce, 69 ± 1 years for birch, and 58 ± 3 years for aspen). The results suggest that only a few tree losses from the first layer, due to natural disturbances and/or aging, can significantly reduce the total carbon storage in old-growth stands, indicating the low stability of long-term carbon storage. Also, previous studies have reported that the majority of the carbon stock in tree biomass in old-growth stands forms rare, but large, first-layer trees (Nilsson et al. 2002).



Fig. 3.1. Mean stand density (columns) and DBH (dots) of the first-layer trees by dominant tree species and age group (control and old-growth stands) (error bars show ± 95% confidence intervals)

Dominant tree species (p < 0.001) had a significant impact on the volume of the first and second layer and the total stand volume. The old-growth aspen stands had significantly (p < 0.001) larger stand volumes and first- and second-layer volumes compared to the other species. The old-growth birch and pine stand first layers had similar volumes, but in the spruce stands, this was significantly smaller than in pine stands. However, the volume of the second layer in the old-growth spruce stands was significantly (p < 0.01) smaller than in the other old-growth stands (Fig. 3.2.). Thus, the analysis showed that spruce was the dominant tree species in the second layer in all the old-growth stands, forming 77–89% of the total volume of the second layer.



Fig. 3.2. Mean stand volume of first (1st) and second (2nd) layers by dominant tree species of old-growth stands (error bars show ± 95% confidence intervals)

Stand composition also had an impact on stand volume, with a relatively high proportion of spruce being found in both the old-growth pine and birch stands. Spruce dominance in the second layer in all the analyzed old-growth stands indicates ongoing succession in both the old-growth coniferous (aged 163 to 218 years) and deciduous (aged 104 to 148 years) stands. This finding is supported by knowledge of the forest succession process, in which stands that have not experienced natural disturbances in a long time regrow through natural regeneration, mostly occurring with shade-tolerant spruce (Drobyshev et al. 1999).

The total and first-layer volumes of the old-growth pine, birch, and aspen stands were significantly larger (by 99 to 323 m³ ha⁻¹) than in the control stands (mean age differences: aspen 54 ± 4 years, birch 62 ± 4 years, pine 82 ± 6 years), whereas the old-growth spruce and control stands were similar (mean age difference 103 ± 6 years).

The mean deadwood volume was similar (64–103 m³ ha⁻¹) in all the oldgrowth stands, constituting 13–24% of the live tree volume. Stand volume and density had a significant (p < 0.01) impact on deadwood volume in the oldgrowth stands, suggesting that there will be a high impact from natural disturbances on these old-growth stands in the future (Jõgiste et al. 2017; Seidl et al. 2020; Öder et al. 2021). A huge heterogeneity was apparent between deadwood volume within and between the stands (Table 3.2.). Similarly, a large heterogeneity was found between stand volume, stand density, and tree species composition, and their impact on deadwood volume has been reported in previous old-growth studies (Öder et al. 2021). The quantity of dead standing trees in the old-growth stands was determined by the dominant tree species (p < 0.001), while stand volume, basal area, and density significantly (p < 0.001) impacted the volume of lying deadwood (Table 3.2.). The dead standing trees in the old-growth pine stands (42 m³ ha⁻¹) constituted a significantly higher deadwood volume than that in the other dominant-tree-species old-growth stands (12–18 m³ ha⁻¹). A large part of the deadwood volume in the old-growth stands was from lying deadwood (Table 3.2.). Differences in the amount of deadwood by deadwood type confirmed the effect of species composition on the stand, with spruce become a lying deadwood more rapidly and pine persisting as dead standing trees for a longer time before falling (Šēnhofa et al. 2020). Most of the deadwood was in decay-stage Classes 2–3 (moderately decomposed trees), which was also affected by the differences between the wood properties of specific species (Šēnhofa et al. 2020).

Table 3.2.

	Aspen	Birch	Spruce	Pine	
Deadwood according to deadwood type, $m^3 ha^{-1}$ (amplitude)					
Lying	73 ± 9.4	45 ± 8.4	61 ± 10.4	43 ± 10.6	
deadwood	(0 - 302.4)	(1.5 – 167.4)	(0 - 226.2)	(0 - 405.0)	
Dead standing	18 ± 4.2	12 ± 4.2	18 ± 7.3	42 ± 6.5	
trees	(0 - 145.8)	(0 - 95.3)	0 - 246.1)	(0 - 210.5)	
Snags	12 ± 2.6	8 ± 2.8	10 ± 4.6	11 ± 2.7	
	(0 - 90.4)	(0 - 55.4)	(0 - 132.6)	(0 - 77.7)	
Total deadwood	103 ± 11.0	64 ± 10.5	89 ± 14.2	97 ± 14.0	
	(2.0 – 363.1)	(3.2 - 222.8)	(1.6 - 437.1)	(0 - 483.2)	
Deadwood acc	ording to decay s	stage, m ³ ha ⁻¹ (pr	oportion of the to	tal deadwood	
		volume)			
Decay stage 1	17 ± 4.2	15 ± 6.3	3 ± 1.8	3 ± 2.6	
	(16%)	(3%)	(3%)	(3%)	
Decay stage 2	38 ± 6.1	24 ± 6.1	39 ± 10.4	64 ± 8.9	
	(37%)	(38%)	(44%)	(66%)	
Decay stage 3	23 ± 4.1	14 ± 3.9	20 ± 4.8	19 ± 5.4	
	(22%)	(22%)	(22%)	(19%)	
Decay stage 4	16 ± 3.7	8 ± 1.8	16 ± 4.2	9 ± 5.0	
	(15%)	(12%)	(18%)	(9%)	
Decay stage 5	10 ± 2.6	3 ± 1.7	12 ± 3.6	3 ± 1.5	
	(10%)	(5%)	(13%)	(3%)	

Characteristics of deadwood volume (m³ ha⁻¹) according to deadwood type and decay stages (mean ± 95% confidence interval)

3.2. Carbon storage in old-growth stands (Paper 2–4 and 6)

Tree biomass formed the greatest percentage of the total carbon stocks in the old-growth stands, which also directly impacted the carbon stocks in the deadwood and litter. Tree biomass constituted 59%, while soil accounted for

31% of the total carbon stock. Other European studies have also shown that tree biomass is the dominant carbon pool in old-growth stands (Finér et al. 2003; Seedre et al. 2015). However, specific subgroups of old-growth forest stands, in which old target-species trees still formed the dominant cohort and which had reached the old-growth stage, indicated that there were also significant differences in carbon stocks between the sampling plots–in the aspen stands, from 70 to 318 t C ha⁻¹, 73 to 245 t C ha⁻¹ in the pine stands, 88 to 272 t C ha⁻¹ in the birch stands, and 60 to 292 t C ha⁻¹ in the spruce stands. This heterogeneity was most likely influenced by interactions between the factors that determined the historical development of the differences in the succession process (Jandl et al. 2007; Hansson et al. 2011; Uri et al. 2012; Lutter et al. 2019).

Stand age had a species-specific significant (p < 0.01) impact on carbon storage in live tree biomass and deadwood (Fig. 3.3.). The significant (p < 0.01) impact of the age effect on tree biomass carbon stock was observed between spruce and aspen old-growth stands. It appears that the assessed age group of the old-growth spruce stands may also include stands in which natural regeneration has already started, whereas extreme cases of longevity were found in the aspen stands.



Fig. 3.3. Model predicted carbon stock changes according to stand age (years) in tree biomass (A) and deadwood (B) (± 95% confidence band)

According to the LMERs, the tree biomass carbon was determined by dominant tree species (p < 0.01), standing volume of the first layer (p < 0.001), and stand density of the first layer (p < 0.001). Moreover, dominant tree species interactions with stand density and stand volume were significant for tree biomass carbon (both p < 0.001) (Fig. 3.4.). As previous studies have shown, the carbon stock in tree biomass continues to increase with stand age until it reaches a maximum, and then it remains relatively stable for some time (Pregitzer and Euskirchen 2004; Jones et al. 2019). This time period is mostly determined by

the effect of natural disturbances and self-thinning of different tree species in the succession process (Pregitzer and Euskirchen 2004; Taylor et al. 2014; Jones et al. 2019).



Fig. 3.4. Model of predicted change in the tree biomass carbon stock by species in response to: (A) standing volume; (B) stand density (± 95% confidence band)

The significantly highest tree biomass carbon stock was found in the oldgrowth aspen stands (mean 205 ± 7.0 t C ha⁻¹). Relatively high and similar mean tree biomass carbon stocks were observed in the birch and pine old-growth stands $(175 \pm 10.0$ t C ha⁻¹ and 172 ± 7.0 t C ha⁻¹, respectively). Significantly lower tree biomass carbon stocks were found in the old-growth spruce stands (140 ± 9.0 t C ha⁻¹). The size of the tree biomass carbon stock differed significantly between the old-growth aspen and birch stands under the influence of stand volume of the first layer, although stand density of the first layer caused significant differences in tree biomass carbon storage between the aspen and birch old-growth stands. The largest share of the mean tree biomass carbon stock for all tree species in the old-growth stands was stored in the stem (47-73% of the total tree carbon), whereas only 16-25% of the total tree biomass carbon accounted for the belowground biomass, which consisted of small roots, course roots, and stump biomass.

According to the results of this study, deadwood contributed only in a minor way to the total carbon pool in the old-growth stands, but it is an important component of forests in terms of biodiversity and providing other crucial ecosystem services (Nord-Larsen et al. 2019; Ruel and Gardiner 2019; Stakėnas et al. 2020), such as extending the life cycle of carbon in forest ecosystems (Johnston and Radeloff 2019). The carbon storage in deadwood was similar among all analyzed tree species $(10-15 \text{ t C ha}^{-1})$, although it was highly variable $(0.3-75 \text{ t C ha}^{-1})$ across the sampling plots.

The size of the deadwood carbon stock in the old-growth stands was determined using the stand density (p < 0.001), interactions between the dominant tree species in the stand, and total stand volume (p < 0.05) (Fig. 3.5.). Consequently, old-growth stands with larger stand volumes—that is, larger trees and more trees (i.e., higher stand density)—had greater amounts of wood that could be transformed into deadwood. Similar observations were made by Pregitzer and Euskirchen (2004), who also noted that the deadwood carbon stock in old-growth stands could be determined by the number of live trees and the length of time they complemented this carbon pool for. Consequently, the more trees growing in a stand (i.e., higher stand density), the more stable the deadwood carbon pool would be in the long term.



Fig. 3.5. Model of predicted change in the deadwood carbon stock by species in response to: (A) standing volume; and (B) stand density (± 95% confidence band)

The small amount of carbon stored in the deadwood, as well as the very weak correlation between the tree biomass and deadwood carbon stocks, suggests that the impact of natural disturbances on the old-growth stands has been limited for a long time. Thus, the results obtained from these stands represent the potential maximum carbon storage for old-growth stands. The estimates provided herein support the previous understanding that changes in deadwood carbon stock in old-growth stands, where old trees still form the dominant cohort, are mainly influenced by the tree replacement pattern based on the intensity and frequency of natural disturbances in the specific stand (Martin et al. 2021).

Abiotic factors (air temperature, humidity, and soil properties), biotic factors (fungi and insects), and wood properties (tree species, tree dimensions, and dead tree position (downed/standing) in the stand) are the main aspects affecting deadwood type and the decomposition of dead trees in a stand (Yatskov et al. 2003; Ruel and Gardiner 2019). The mean deadwood carbon stock was 49 ± 1.1 cm in the old-growth aspen stands, 48 ± 1.1 cm in the old-growth pine

stands, 38 ± 1.5 cm in the old-growth birch stands, and 37 ± 1.6 cm in the old-growth spruce stands (Fig. 3.1.). Lying deadwood constituted the greater part of the total deadwood in the old-growth aspen (mean 9 ± 1.2 t C ha⁻¹), birch (mean 6 ± 1.3 t C ha⁻¹), and spruce (mean 7 ± 1.2 t C ha⁻¹) stands, and these values were similar among these species (Fig. 3.6.). In the old-growth pine stands, dead standing trees had the highest share of the total deadwood carbon pool (mean 7 ± 1.5 t C ha⁻¹), and this was significantly higher than in the other old-growth stands (mean 3 ± 0.5 t C ha⁻¹). It is assumed that resistance to wind and the wood properties of pine could be the main reasons for the larger carbon stock being in dead standing trees compared to the other tree species (Kuuluvainen et al. 2017). The smallest mean carbon pool in the deadwood was in the snags subgroup $(2 \pm 1.0$ t C ha⁻¹), and this was similar among all the old-growth stands.



Fig. 3.6. Deadwood carbon stock in old-growth stands according to deadwood types: (A) lying deadwood; (B) snags; (C) dead standing trees (logarithmic values; error bars show ±95% confidence intervals)

Mineral soil (0-80 cm deep) is the second largest repository for carbon after tree biomass in old-growth stands, varying between 21 and 37% depending on the dominant tree species (mean 31% of the total carbon storage). In the oldgrowth stands, the soil carbon stock was similar between the aspen (mean 101 ± 17.6 t C ha⁻¹) and birch (117 ± 26.3 t C ha⁻¹) stands, but was significantly (p < 0.001) lower in the pine (mean 72 ± 30.6 t C ha⁻¹) and spruce (mean 58 ± ± 21.2 t C ha⁻¹) stands. The obtained data showed high variability among the stands, which may be a result of species structure and site differences (Hansson et al. 2013; Laganière et al. 2015). In addition, some of the soil samples from the old-growth pine stands were not suitable for further analysis, and variability in the other data was characteristic of the soil carbon pool size in the old-growth stands. Similarly, high carbon-stock variability has been reported in Cindy and Vesterdal (2013) who suggested that soil properties (moisture regime, soil composition, and site history) could be factors responsible for differences in the carbon storage (Jandl et al. 2007; Hansson et al. 2011; Lutter et al. 2019). The upper 0–10-cm soil layer stored more than 30% of the total soil carbon, supporting the findings of a previous study on 60-year-old birch stands, in which

the upper 30 cm accumulated 38% of the total forest carbon pool (Uri et al. 2012). Also, Hansson et al. (2011) reported that the upper soil layer was more affected by different natural processes, such as high microbial activity and soil respiration, which affected the carbon stock (Hansson et al. 2011). The litter carbon pool, although numerically small, is considered to be an important transfer point between the surface and soil carbon pools (Jandl et al. 2007). The forest-litter carbon stocks were significantly higher (p < 0.05) in the old-growth pine stands (mean 21 ± 5.3 t C ha⁻¹) than in the old-growth birch stands (mean 14 ± 5.2 t C ha⁻¹). The old-growth pine and spruce stands (25 ± 1.0 t C ha⁻¹) had similar litter carbon stocks, and these were higher than in the deciduous oldgrowth aspen (mean 17 ± 4.8 t C ha⁻¹) and birch stands. In most cases, the litter carbon stock in coniferous stands is higher than in deciduous stands due to slower needle decomposition compared to leaf decomposition, although the differences between pine and spruce litter carbon storage are likely to be affected by different annual litter rates and needle decomposition rates-pines decompose in two years, spruce in six years (Hansson et al. 2011). Therefore, the effect of dominant tree species, together with other missing factors (such as ground vegetation and fauna), has a significant impact on litter carbon stocks, as has been suggested in previous studies (Hansson et al. 2011; Cindy and Vesterdal 2013; Lutter et al. 2019).

The total carbon stock was taken as the sum of the mean values of the carbon pools of the live tree biomass, deadwood, soil, and litter from the data obtained. The tree biomass carbon stock included the above- and belowground biomass. The tree biomass represented the largest carbon pool in all the analyzed oldgrowth stands, comprising 55 to 61% of the total carbon stock. The mineral soil was the second-largest, and most variable, carbon pool (25-37% of the total carbon stock, depending on tree species). Both the litter and deadwood were marginal carbon pools, contributing 4–11% and 3–5% of the total carbon stock, respectively. The tree biomass formed the greatest percentage of the mean total carbon stock (mean 59%), followed by the mineral-soil carbon pool (mean 30%), litter (mean 7%), and deadwood (mean 4%). Other studies on Europe have also shown that tree biomass is the dominant carbon pool (Krankina and Harmon 1995; Finér et al. 2003; Seedre et al. 2015; Nord-Larsen et al. 2019). Nevertheless, the total carbon stocks differed notably among stands with the same dominant tree species and between species, indicating a wide variation in the carbon storage in old-growth stands, and reflecting great diversity in the historical development of the stands (Krasnova et al. 2019; Lutter et al. 2019)

3.3. Comparison of the carbon storage in old-growth and younger stands (Paper 5)

In the old-growth stands, in which old trees still formed the dominant cohort, the tree biomass carbon stock for all analyzed species was significantly higher (from 19% in the pine and spruce stands to 42% in the aspen stands) than in the younger than 54–103 years (1.9 to 2.3 times younger) control stands (Table 3.3.).

Table 3.3.

	Tree biomass	Deadwood	Soil *	Litter *	Total carbon
Aspen					
Old-growth stands	205 ± 7.0	14 ± 1.5	101 ± 17.6	17 ± 4.8	337
Control stands	119 ± 10.0	5 ± 1.5	104 ± 16.4	24 ± 8.4	252
Birch					
Old-growth stands	175 ± 10.0	10 ± 1.8	117 ± 26.3	14 ± 5.2	316
Control stands	124 ± 7.2	3 ± 0.6	$89 \pm \! 13.5$	15 ± 11.3	231
Spruce					
Old-growth stands	140 ± 9.0	12 ± 2.0	58 ± 21.2	25 ± 12.0	235
Control stands	113 ± 8.1	5 ± 1.0	96 ± 23.4	30 ± 5.3	244
Pine					
Old-growth stands	172 ± 7.0	15 ± 2.1	72 ± 30.6	21±5.3	280
Control stands	139 ± 8.8	3 ± 0.9	91 ± 23.6	21 ± 2.1	254

Carbon pool size of control and old-growth aspen, birch, pine, and spruce stands (mean, t C ha⁻¹ ± 95% confidence interval)

* Mean values calculated only for those forest stands, from which reliable results were observed.

In the old-growth aspen stands, where individual tree height was significantly (p < 0.001) greater compared to the other tree species (Table 3.1.), the tree biomass carbon stock (mean 205 ± 7.0 t C ha⁻¹) was significantly higher than that of the spruce and pine stands (Fig. 3.7.). In the control stands, the highest tree biomass carbon stock was detected in the pine stands (mean 139 ± 8.8 t C ha⁻¹), where it was significantly (p < 0.001) larger than the aspen (mean 119 ± 10.0 t C ha⁻¹) and spruce (mean 113 ± 8.1 t C ha⁻¹) stands, but similar to the control birch stands (mean 124 ± 7.3 t C ha⁻¹) (Fig. 3.7.). The tree biomass carbon stocks differed significantly between the dominant tree species and age groups (both p < 0.001). The effect of the interaction between the dominant tree species and age groups also had a significant impact on the carbon storage in the live-tree biomass (p < 0.001). The deadwood carbon pool, depending on the dominant tree species, was 58-80% smaller in the control stands than in the old-growth stands. The deadwood carbon pool size differed significantly between the control stands than in the control stands than the control stands than the stands that in the control stands than the stands.

stands, with the pine stands $(3 \pm 0.6 \text{ t C ha}^{-1})$ having significantly smaller carbon stocks than the spruce stands $(5 \pm 1.0 \text{ t C ha}^{-1})$ (Fig. 3.7.).

The carbon stock in the tree biomass and deadwood continued to increase with increasing stand age, from the control to the old-growth stage, on mineral soils. It is assumed that this trend will continue until the carbon stocks reach their maximum. A similar observation has been reported from a Canadian fire study, in which an analysis of long-term stand development following a natural disturbance revealed that, after reaching a stable carbon-stock maximum, the total carbon storage decreased in all analyzed tree-species stands (Gao et al. 2018). Moreover, in this study, it is more than likely that the peak carbon-storage period in the analyzed spruce stands had already ended.



Fig. 3.7. Mean carbon stocks in control and old-growth (old) aspen, birch, spruce, and pine stands on mineral soil in hemiboreal Latvia from: (A) tree biomass; and (B) deadwood (error bars show ±95% confidence intervals)

The soil carbon stock was significantly affected by dominant tree species (p < 0.001) and the interaction between dominant tree species and age group (p < 0.05), whereas the litter carbon stock was affected by dominant tree species (p < 0.001) and age group (p < 0.05). In the control stands, the carbon stock in the soil was similar among all tree species, whereas the carbon storage in the litter was significantly different (p < 0.01) between the birch and spruce stands, it being twice as large in the spruce stands. In the old-growth stands, the soil carbon stock was significantly different (p < 0.001) between the birch stands, but was significantly (p < 0.01) lower in the pine and spruce stands. The litter carbon stock was significantly different (p < 0.001) between the birch (mean 14 ± \pm 5.2 t C ha⁻¹) and pine (mean 21 ± 5.3 t C ha⁻¹) stands in the old-growth stands. Based on dominant tree species, the soil carbon stocks significantly differed between the control and old-growth stands in the pine (p < 0.05) and spruce (p < 0.001) stands, while the litter carbon stock differed between the spruce (p < 0.05) control and old-growth stands. The obtained results showed that, in

the younger (control) stands, the litter carbon had already reached its maximum. Therefore, in the old-growth stage (after 58–97 years, depending on the dominant tree species), the litter production rates and carbon stocks did not increase, which is in line with the findings of previous studies (Hansson et al. 2011). Similar results have been reported on soil carbon stocks, with stands between the ages of 30 and 142 years showing no increases in carbon stocks with increasing age (Nord-Larsen et al. 2019). Most of the changes in the carbon stocks were observed in the upper layers of the soils of both the control and old-growth stands, as a result of organic-matter decomposition and leaching into the soil (Angst et al. 2018), while the carbon stock in the deeper soil layers are considered to represent a stable long-term carbon pool, albeit with a significantly smaller carbon store (Deluca and Boisvenue 2012; Angst et al. 2018).

The data presented herein confirm the hypothesis that, in the younger (control) stands, the litter carbon pool has already reached it maximum and the soil carbon pool is approaching it. Therefore, no significant increase in the carbon stocks in either pool can be expected in the old-growth stands. In addition, in the upper soil layer and litter, the carbon stocks after severe natural disturbance (fire) may decline from 50 to 100%, primarily a result of the decline in the litter carbon pool (Palviainen et al. 2020). Also, high variability in the litter carbon stock data from both the control and old-growth stands indicates a significant impact from the effect of dominant tree species (Hansson et al. 2011; Lutter et al. 2019), together with other overlooked factors, such as stand structure, ground vegetation (Laganière et al. 2015), the amount of deadwood (Błońska et al. 2019), and the natural disturbance regime, all of which have a significant impact on litter production and decomposition (Palviainen et al. 2020).

In order to assess the efficiency of the intensity of carbon storage in the oldgrowth stands, the mean annual difference between the sums of the tree biomass and deadwood carbon was calculated. Dominant tree species (p < 0.001) and age group (p < 0.001) had a significant impact on this value. In the control stands, the mean annual difference between the sums of the tree biomass and deadwood carbon was similar in pine and spruce $(1.5 \pm 0.10 \text{ and } 1.5 \pm 0.11 \text{ t C ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$, respectively) (Fig. 3.8.). Large mean annual differences in carbon in the control stands were found in the aspen (2.2 \pm 0.16 t C ha⁻¹ yr⁻¹) and birch (1.9 \pm \pm 0.10 t C ha⁻¹ yr⁻¹) stands (Fig. 3.8.). In the old-growth stage, the aspen stands had significantly higher $(2.0 \pm 0.14 \text{ t C ha}^{-1} \text{ yr}^{-1})$ than the mean annual differences in carbon compared to the other tree species, with the values being similar between the birch $(1.4 \pm 0.16 \text{ t C ha}^{-1} \text{ yr}^{-1})$ and pine $(1.1 \pm 0.08 \text{ t C ha}^{-1} \text{ yr}^{-1})$, and the pine and spruce $(0.8 \pm 0.10 \text{ t C ha}^{-1} \text{ yr}^{-1})$ stands (Fig. 3.8). The mean annual difference in carbon gradually significantly (p < 0.001) decreased (except for in the spruce stands (p = 0.06)) over time (82 \pm 6 years for pine, 103 \pm 6 years for spruce, 62 ± 4 years for birch, and 58 ± 3 years for aspen), from the control to the old-growth stage. A major decrease (47%) in carbon was detected from the mature to old-growth stage in the spruce stands, followed by pine (27%), birch (27%), and aspen (10%). Overall, both in the control and old-growth stands, the mean annual difference in the sum of the tree biomass and deadwood carbon was higher in the deciduous tree stands (Fig. 3.8.). It should be noted that the age of the control stand was chosen subjectively, and thus the age did not correspond to a specific situation—for example, when a particular tree species reached the maximum growing stock.



Fig. 3.8. Mean annual difference in the sum of tree biomass and deadwood carbon in the control and old-growth (old) pine, spruce, birch, and aspen stands (error bars show ± 95% confidence intervals)

The annual difference values from the younger control to the old-growth stands indicate that forests continue to accumulate carbon into old age, as suggested by Luyssaert et al. (2021). However, according to Gundersen et al. (2021), carbon uptake decreases over time in old-growth stands, with unmanaged forests having lower carbon-sequestration rates than managed forests. Additionally, most of the control stands have come from commercial forests, where commercial thinning has been performed, and part of this timber has already been used in wood-based products in order to avoid carbon emissions (Pukkala 2017; Holmgren 2021). Thus, the actual impact of younger stands on climate-change mitigation could be greater than that found in this study. Nevertheless, the mean annual difference in carbon gradually decreased over time, from the two-times-younger control to the old-growth stage, in all analyzed tree species. Therefore, old-growth stands do not provide an effective use of forestland for climate-change mitigation purposes in the long term.

CONCLUSIONS

- 1. The total stand and first-layer volumes of the pine, birch, and aspen oldgrowth stands were significantly larger ((by 99 to 323 m³ ha⁻¹ in firstlayer) than in the control stands, but there was similarity between the oldgrowth and control spruce stands. The mean stand density of the firstlayer trees was significantly different (p<0.001) among the old-growth stand species (from 235 ± 32 trees ha⁻¹ in spruce to 301 ± 27 trees ha⁻¹ in spruce stands), and was significantly lower (p < 0.001) than in the control stands for all analyzed tree species. The obtained results showed that only a few tree losses in the first layer, due to natural disturbance and/or aging, could significantly reduce the total carbon storage in the old-growth stand, indicating low stability of the carbon storage for the long term.
- 2. Dominant tree species (p < 0.001) had a significant impact on the carbon stock. A relatively high proportion of spruce had an impact on carbon storage in the tree biomass both in the old-growth pine and birch stands. Moreover, spruce dominance in the second layer in all the analyzed old-growth stands, indicated ongoing succession both in the old-growth coniferous (aged 163 to 218 years) and deciduous (aged 104 to 148 years) stands.
- 3. Tree biomass (51–61% depending on the dominant tree species, and mean 59% of the total carbon stock) and the mineral soils (2537%, mean 30% of the total carbon stock) together accounted for the largest carbon stock in the old-growth stands on mineral soils.
- 4. In the old-growth stands (104–218 years), in which old target-species trees still formed the dominant cohort, the total carbon stock was, on average, 20% larger than in the younger (than 54–103 years) control stands, the difference depending on the dominant tree species.
- 5. The carbon storage efficiency (i.e., mean annual difference in the carbon stock) of tree biomass and deadwood carbon in the old-growth pine, birch and spruce stands was significantly (by 27 to 47% depending on dominant tree species) lower than in the two-times-younger control stands.
- 6. The small amount of carbon stored in the deadwood, as well as the very weak correlation between the tree biomass and deadwood carbon stocks, suggests that there had been limited impact from natural disturbances on the old-growth stands for a long time. Thus, the results obtained from these stands represent the potential maximum carbon storage in old-growth stands.

RECOMMENDATIONS

- 1. In recognizing that tree biomass is the largest and most dynamic carbon pool in old-growth stands, it is recommended that in forest areas where climate change mitigation is the main management objective, a forest model be used that ensures stands that are the most productive and highly resistant to natural disturbances. This would also result in contributing to increased carbon storage efficiency.
- 2. In forest areas where the primary management objective is the protection of nature, it should be taken into consideration that the carbon storage efficiency (mean annual difference in carbon stock) in tree biomass and deadwood decreases significantly between the younger (control) and old-growth stands. Old-growth forests continue to accumulate carbon in old age, but their uptake decreases over time, until the dominant forest element changes due to tree aging and/or the impact of the natural disturbance. Therefore, when planning the locations of such forest areas, it is recommended that the impact on EU-level climate change mitigation initiatives be minimized in long the term.
- 3. In order to develop science-based approaches to the conservation of biological diversity in combination with achieving bioeconomic objectives in forest areas, where possible, obtaining data on the stand structure and elements of old-growth stands, and determining indicators of biological values, should be continued.
- 4. More research is needed to describe the effect of natural disturbance and succession on carbon stocks in old-growth stands by performing periodic re-measurements of the studied stands. It is also important to assess the carbon storage and carbon balance on old-growth stands in oligotrophic peat soils, as well as to further supplement the data-set on the soil carbon stock and it dynamics (including the fine roots).

ACKNOWLEDGMENTS

First of all, I thank my supervisor, Āris Jansons, for the idea of the main research as well as his support and guidance throughout the entire period of my doctoral studies. I express my gratitude to all my LSFRI Silava colleagues for their encouragement and support during my doctoral studies. Special gratitude tis due to Didzis Elferts, for his invaluable help with the data statistics and analysis, and to Endijs Bāders, who helped with the visualizations of the cartographic material. My special thanks go to Ieva Jaunslaviete and my other colleagues who helped with the data collection. I would like to thank my closest family for their moral support and encouragement.

LITERATŪRAS SARAKSTS / REFERENCES

- 1. Ahti T., Hämet-Ahti L., Jalas J. (1968). Vegetation zones and their sections in northwestern Europe. Annales Botanici Fennici 5(3):169-211.
- Angst G., Messinger J., Greiner M., Häusler W., Hertel D., Kirfel K., Kögel-Knabner I., Leuschner C., Rethemeyer J., Mueller C.W. (2018). Soil organic carbon stocks in topsoil and subsoil controlled by parent material, carbon input in the rhizosphere, and microbial-derived compounds. Soil Biology and Biochemistry 122: 19-30. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2018.03.026
- Badalamenti E., Battipaglia G., Gristina L., Novara A., Ruhl J., Sala G., Sapienza L., Valentini R., La Mantia T. (2019). Carbon stock increases up to old growth forest along a secondary succession in Mediterranean island ecosystems. PLosONE 14(7): e0220194. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0220194
- Bates D., Maechler M., Bolker B., Walker S. (2015). Fitting linear mixed-effects models using lme4. Journal of Statistical Software 67(1): 1-48. https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01
- 5. Bernáldez F. (2017). Old-growth forests: characteristics and conservation value. LIFE RED BOSQUES. 52 pp.
- Błońska E., Lasota J., Tullus A., Lutter R., Ostonen I. (2019). Impact of deadwood decomposition on soil organic carbon sequestration in Estonian and Polish forests. Annals of Forest Science 76: 102. https://doi.org/10.1007/s13595-019-0889-9
- Bradshaw C.J.A., & I.G. Warkentin (2015). Global estimates of boreal forest carbon stocks and flux. Global and Planetary Change 128: 24-30. https://doi:10.1016/j.gloplacha.2015.02.004
- Brockerhoff E., Barboro L., Castagneyrol B., Forrester D.I., Gardiner B., González-Olabarria J.R., Lyver P.O.B., Meurisse N., Oxbrough A., Taki H., Thompson I.D., Plas F., Jactel H. (2017). Forest biodiversity, ecosystem functioning and the provision of ecosystem services. Biodiversity and Conservation 26: 3005-3035. https://doi.org/10.1007/s10531-017-1453-2
- Buchwald E. (2005). A hierarchical terminology for more or less natural forests in relation to sustainable management and biodiversity conservation. In: Proceedings, Third Expert Meeting on Harmonizing Forest-related Definitions. FAO, Rome, pp 17-19.
- 10. Bušs K. (1976). Latvijas PSR meža tipoloģijas pamati. Rīga, Latvija. 24 lpp.
- 11. 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. http://dx.doi.org/10.1046/j.1365-2486.2001.00418.x

- Cindy E.P. & Vesterdal L. (2013). Tree species effects on soils in temperate and boreal forests: Emerging themes and research needs. Forest Ecology and Management 309: 1-3. http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2013.06.042
- Clarke N., Kiær L.P., Kjønaas O.J., Bárcena T.G., Vesterdal L., Stupak I., Finér L., Jacobson S., Armolaitis K., Lazdina D., Stefánsdóttir H.M., Sigurdsson B.D. (2021). Effects of intensive biomass harvesting on forest soils in the Nordic countries and the UK: A meta-analysis Forest Ecology and Management 482: 118877. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118877
- 14. Deluca T.H. & Boisvenue C. (2012). Boreal forest soil carbon: distribution, function and modelling. Forestry 85(2): 161-184. https://doi.org/10.1093/forestry/cps003
- 15. Drobyshev I.V. (1999). Regeneration of Norway spruce in canopy gaps in Sphagnum-Myrtillus old-growth forests. Forest Ecology and Management 115(1): 71-83. https://doi.org/10.1016/S0378-1127(98)00437-X
- Eggleston S., Buendia L., Miwa K., Ngara T., Kiyoto T. (2006). IPCC Guidelines for National Greenhouse Gas Inventories. Agriculture, Forestry and Other Land Use. In: 2006 IPCC Guidelines for National Greenhouse Gas Inventories (Vol. 4). Institute for Global Environmental Strategies (IGES). http://www.ipccnggip.iges.or.jp/public/2006gl/vol4.html.
- 17. Eiropas Komisija / European Commission (2020). Komisijas paziņojums Eiropas Parlamentam, Padomei, Eiropas Ekonomikas un sociālo lietu komitejai un reģionu komitejai. ES Biodaudzveidības stratēģija 2030. gadam. Atgriezīsim savā dzīvē dabu. Briselē, 20.5.2020. COM (2020) 380 final. Pieejams: https://eur-lex.europa.eu/legal-content/LV/LSU/?uri=CELEX:52020DC0380.
- 18. Eiropas Parlamenta un Padomes 2018. gada 30. maija Regula (ES) 2018/841 par zemes izmantošanā, zemes izmantošanas maiņā un mežsaimniecībā radušos siltumnīcefekta gāzu emisiju un piesaistes iekļaušanu klimata un enerģētikas politikas satvarā laikposmam līdz 2030. gadam, un ar tās pieņemšanu tiek grozīta Regulu (ES) Nr. 525/2013 un Lēmums Nr. 529/2013/ES. ES Oficiālais Vēstnesis 156/1, 25 lpp. https://eur-lex.europa.eu/legalcontent/LV/TXT/PDF/?uri=CELEX:32018R0841&from=LV
- 19. Eiropas Parlamenta un Padomes 2018. gada 30. maija Regula (ES) 2018/842 par saistošiem ikgadējiem siltumnīcefekta gāzu emisiju samazinājumiem, kas dalībvalstīm jāpanāk no 2021. gada līdz 2030. gadam un kas dod ieguldījumu rīcībā klimata politikas jomā, lai izpildītu Parīzes nolīgumā paredzētās saistības, un ar ko groza Regulu (ES) Nr. 525/2013. ES Oficiālais Vēstnesis 156/26, 17 lpp. https://eur-lex.europa.eu/legalcontent/LV/TXT/PDF/?uri=CELEX:32018R0842&from=EN

- 20. European Environment Agency (2007). European forest types. Categories and types for sustainable forest management reporting and policy, EEA Technical report. Copenhagen, Denmark.
- 21. European forest ecosystems State and trends. (2016). EEA Report No 5/2016. 123 pp.
- 22. 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(1-3): 51-63. https://doi.org/10.1016/S0378-1127(02)00019-1
- 23. Framstad E, de Wit H, Mäkipää R, Larjavaara M, Vesterdal L, Karltun E (2013). Biodiversity, carbon storage and dynamics of old northern forests. Nordic Council of Ministers. 130 pp. https://doi.org/10.6027/TN2013-507
- 24. Gao B., Taylor A.R., Searle E.B., Kumar P., Ma Z., Hume A.M., Chen H.Y.H. (2018). Carbon storage declines in old boreal forests irrespective of succession pathway. Ecosystems 21: 1168-1182. https://doi.org/10.1007/s10021-017-0210-4
- Gundersen P., Thybring E.E., Nord-Larsen T., Vesterdal L., Nadelhoffer K.J., Johannsen V.K. (2021). Old-growth forest carbon sinks overestimated. Nature 591: E21-E23. https://doi.org/10.1038/s41586-021-03266-z
- 26. Hansson K., Olsson B.A., Olsson M., Johansson U., Berggren D. (2011). Differences in soil properties in adjacent stands of Scots pine, Norway spruce and silver birch in SW Sweden. Forest Ecology and Management 262(3): 522-530. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.04.021
- 27. Hansson K., Fröberg M., Helmisaari H.S., Kleja D.B., Olsson B.A., Olsson M., Persson T. (2013). Carbon and nitrogen pools and fluxes above and below ground in spruce, pine and birch stands in southern Sweden. Forest Ecology and Management 309: 28-35. http://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.05.029
- 28. Hasper T.B., Wallin G., Lamba S., Hall M., Jaramillo F., Laudon H., Linder S., Medhurst J.L., Räntfors M., Sigurdsson B.D., Uddling J. (2016). Water use by Swedish boreal forests in a changing climate. Functional Ecology 30(5): 690-699. https://doi:10.1111/1365-2435.12546
- Högbom L., Abbas D., Baders E., Futter M., Jansons A., Svensson J. (2021). Trilemma of Nordic – Baltic Forestry – How to implement UN sustainable development goals. Sustainability 13(10): 5643. https://doi:10.3390/su13105643
- 30. Holmgren P. (2021). The forest carbon debt illusion. Contrary to common views, harvesting from managed forests does not delay climate benefits. 40 pp. https://www.forestindustries.se/siteassets/dokument/rapporter/report-the-forestcarbon-debt-illusion2.pdf

- 31. Jacob M., Bade C., Calvete H., Dittrich S., Leuschner C., Hauck M. (2013). Significance of over-mature and decaying trees for carbon stocks in a Central European natural spruce forest. Ecosystems 16: 336-346. https://doi.org/10.1007/s10021-012-9617-0
- 32. Jandl R., Lindner M., Vesterdal L., Bauwens B., Baritz R., Hagedorn F., Johnson D.W., Minkkinen K., Byrne K.A. (2007). How strongly can forest management influence soil carbon sequestration? Geoderma 137(3-4): 253-268. https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2006.09.003
- 33. Jõgiste K., Frelich L.E., Laarman D., Vodde F., Baders E., Donis J., Jansons A., Kangur A., Köster K., Kusmin J., Kuuluvainen T., ..., Stanturf A. (2018). Imprints of management history on hemiboreal forest ecosystemsin the Baltic States. Ecosphere 9(11): id e02503. https://doi: 10.1002/ecs2.2503
- 34. Jõgiste K., Korjus H., Stanturf J.A., Frelich L.E., Baders E., Donis J., Jansons A., Kangur A., Köster K., Laarmann D., ..., Vodde F. (2017). Hemiboreal forest: Natural disturbances and the importance of ecosystem legacies to management. Ecosphere 8(2): 1-20. https://doi:10.1002/ecs2.1706
- 35. Johnston C.M. & Radeloff V.C. (2019). Global mitigation potential of carbon stored in harvested wood products. PNAS 116(29): 4526–14531. https://doi.org/10.1073/pnas.1904231116
- 36. Jones I.L., DeWalt S.J., Lopez O.R., Bunnefeld L., Pattison Z., Dent D.H. (2019). Above- and belowground carbon stocks are decoupled in secondary tropical forests and are positively related to forest age and soil nutrients respectively. Science of the Total Environment 697: 133987. https://doi:10.1016/j.scitotenv.2019.133987
- 37. Khan D., Munner M.A., Nisa Z.U., Shah S., Amir M., Saeed S., Uddin S., Munir M.Z., Lushuang G., Huang H. (2019). Effect of Climatic Factors on Stem Biomass and Carbon Stock of Larix gmelinii and Betula platyphylla in Daxing'anling Mountain of Inner Mongolia, China. Advances in Meteorology 2019: 5692574. https://doi.org/10.1155/2019/5692574
- 38. Köster K., Metslaid M., Engelhart J., Köster E. (2015). Dead wood basic density, and the concentration of carbon and nitrogen for main tree species in managed hemiboreal forests. Forest Ecology and Management 354: 35-42. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.06.039
- Krankina O.N. & Harmon M.E. (1995). Dynamics of the dead wood carbon pool in northwestern Russian boreal forests. Water, Air, and Soil Pollution 82: 227-238. https://doi.org/10.1007/BF01182836
- 40. Krasnova A., Kukumägi M., Mander Ü., Torga R., Krasnov D., Noe M., Ostonen I., Püttsepp Ü., Killian H., Uri V., Lõhmus K., Sõber J., Soosaar K. (2019).

Carbon exchange in a hemiboreal mixed forest in relation to tree species composition. Agricultural and Fprest Meteorology 275: 11–23. https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2019.05.007

- 41. Kulha N., Ruha L., Holmström L., Grandpré L., Gauthier S., Kuuluvainen T., Aakala T. (2020). The structure of boreal old-growth forests changes at multiple spatial scales over decades. Landscape Ecology 35(4): 843-858. https://doi.org/10.1007/s10980-020-00979-w
- 42. Kumpu A., Mäkelä A., Pumpanen J., Saarinen J., Berninger F. (2018). Soil CO2 efflux in uneven-aged and even-aged Norway spruce stands in southern Finland. IForest 11(6): 705-712. https://doi.org/10.3832/ifor2658-011
- 43. Kun Z., DellaSala D., Keith H., Kormos C., Mercer B., Moomaw W.R., Wiezik M. (2020). Recognizing the importance of unmanaged forests to mitigate climate change. GCB Bioenergy 12: 1034-1035. https://doi.org/10.1111/gcbb.12714
- 44. Kuuluvainen T. & Gauthier S. (2018). Young and old forest in the boreal: critical stages of ecosystem dynamics and management under global change. Forest Ecosystems 5: 26. https://doi.org/10.1186/s40663-018-0142-2
- 45. Kuuluvainen T., Aakala T., Várkonyi G. (2017). Dead standing pine trees in a boreal forest landscape in the Kalevala National Park, northern Fennoscandia: amount, population characteristics and spatial pattern. Forest Ecosystems 4:12. https://doi.org/10.1186/s40663-017-0098-7
- 46. Kuznetsova A., Brockhoff P.B., Christensen R.H.B. (2017). ImerTest Package: Tests in linear mixed effects models. Journal of Statistical Software 82(13): 1-26. https://doi.org/10.18637/jss.v082.i13
- 47. Laganière J., Cavard X., Brassard W. B., Paréa D., Bergerond Y, Chen H.Y.H. (2015). The influence of boreal tree species mixtures on ecosystem carbon storage and fluxes. Forest Ecology and Management 354: 199-129. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.06.029
- 48. Latva-Karjanmaa T., Penttilä R., Siitonen J. (2007). The demographic structure of European aspen (Populus tremula) populations in managed and old-growth boreal forests in eastern Finland. Canadian Journal of Forest Research 37(6): 1070–1081. https://doi.org/10.1139/x06-289
- 49. Lee J., Tolunay D., Mäkineeci E., Çömez A., Son Y.M., Kim R., Son Y. (2016). Estimating the age-dependent changes in carbon stocks of Scots pine (Pinus sylvestris L.) stands in Turkey. Annals of Forest Science 73(2): 523-531. https://doi.org/10.1007/s13595-016-0546-5
- 50. Lenth R. (2021). emmeans: Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means. R package version 1.5.5-1. https://CRAN.Rproject.org/package=emmeans.

- 51. Liepa I. (1996). Pieauguma mācība. Jelgava, Latvia. 123 lpp.
- 52. Liepiņš J., Lazdiņš A., Liepiņš K. (2017). Equations for estimating above– and belowground biomass of Norway spruce, Scots pine, birch spp. and European aspen in Latvia. Scandinavian Journal of Forest Research 33(1): 1-43. https://doi.org/10.1080/02827581.2017.1337923
- 53. Lim H., Oren R., Näsholm T., Stömgren M., Lundmark T., Grip H., Linder S. (2019). Boreal forest biomass accumulation is not increased by two decades of soil warming. Nature Climate Change 9(1): 49-52. https://doi.org/10.1038/s41558-018-0373-9
- 54. Luyssaert A., Schulze E.D., Knohl A., Law B.E., Ciais P., Grace J. (2021). Reply to: Old-growth forest carbon sink overestimated. Nature 591: E24-E25. https://doi.org/10.1038/s41586-021-03267-y
- 55. Lõhmus A., & Kraut. A. (2010). Stand structure of hemiboreal old-growth forests: Characteristic features, variation among site types, and a comparison with FSC-certified mature stands in Estonia. Forest Ecology and Management 260(1): 155-165. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.04.018
- 56. Lutter R., Kõlli R., Tullus A., Tullus H. (2019). Ecosystem carbon stocks of Estonian premature and mature managed forests: effects of site conditions and overstorey tree species. European Journal of Forest Research 138(1): 125-142. https://doi.org/10.1007/s10342-018-1158-4
- 57. Martin M., Fenton N.J., Morin H. (2021). Tree-related microhabitats and deadwood dynamics form a diverse and constantly changing mosaic of habitats in boreal old-growth forests. Ecological Indicators 128: 107813. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2021.107813
- 58. Martin M., Fenton N., Morin H. (2018). Structural diversity and dynamics of boreal old-growth forests case study in Eastern Canada. Forest Ecology and Management 422: 125-136. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.04.007
- 59. Mayer M., Prescott C.E., Abaker W.E.A., Augusto L., Cécillon L., Ferreira G.W.D., James J., Jandl R., Katzensteiner K., Laclau J.P., Laganière J., Nouvellon Y., Paré D., Stanturf J.A., Vanguelova E.I., Vesterdal L. (2020). Influence of forest management activities on soil organic carbon stocks: A knowledge synthesis. Forest Ecology and Management 466: 118127. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118127
- 60. Molina-Valero J.A., Camarero J.J., Álvarez-González J.G., Cerioni M., Hevia A., Sánchez-Salguero R., Martin-Benito D., Pérez-Cruzado C. (2021). Mature forests hold maximum live biomass stocks. Forest Ecology and Management 80: 118635. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118635

- 61. MSI metodika / NFI methodology (2013). Nacionālā meža monitoringa 1.1. aktivitātes "Meža resursu monitorings" metodika. http://www.silava.lv/userfiles/file/Nacionalais%20meza%20monitorings/Me% C5%BEa%20resursu%20monitoringa%20metodika%2026_04_2013.pdf
- 62. Mund M., Kummetz E., Hein M., Bauer G. A., Schulze E. D. (2002). Growth and carbon stocks of a spruce forest chronosequence in central Europe. Forest Ecology and Management 171(3): 275-296. https://doi.org/10.1016/S0378-1127(01)00788-5
- Nabuurs G. J., Lindner M., Verkerk P. J., Gunia K., Deda P., Michalak R., Grassi G. (2013). First signs of carbon sink saturation in European forest biomass. Nature Climate Change 3(9): 792-796. http://dx.doi.org/10.1038/nclimate1853
- 64. Nigul K., Kangur A., Korjus H., Laarmann D., Sims A., Metslaiden M., Kiviste A. (2015). Assessment of tree diameter distributions for describing structural legacies in hemiboreal forest in Estonia. In: Proceedings of the Biennial International Symposium Forest and sustainable development, 24–25 October, 2014, Brasov, Romania, p. 57–62.
- 65. Nilsson S.G., Niklasson M., Hedin J., Aronsson G., Gutowski J.M., Linder P., Ljungberg H., Mikusinski G., Ranius T. (2002). Densities of large living and dead trees in old-growth temperate and boreal forests. Forest Ecology and Management 161(1-3): 189-204. https://doi.org/10.1016/S0378-1127(01)00480-7
- 66. Nord-Larsen T., Vesterdal L., Bentsen N.S., Larsen J.B. (2019). Ecosystem carbon stocks and their temporal resilience in a semi-natural beech-dominated forest. Forest Ecology and Management 447: 67-76. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.05.038
- 67. O'Brien L., Schuck A., Fraccaroli C., Pötzelsberger E., Winkel G., Lindner M. (2021). Protecting old-growth forests in Europe - a review of scientific evidence to inform policy implementation. Final report. European Forest Institute. 104 p. https://doi.org/10.36333/rs1
- Öder V., Petritan A.M., Schellenberg J., Bergmeier E., Walentowski H. (2021). Patterns and drivers of deadwood quantity and variation in mid-latitude decidous forests. Forest Ecology and Management: 487: 118977. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.118977
- 69. Palviainen M., Laurén A., Pumpanen J., Bergeron Y., Bond-Lamberty B., Larjavaara M., Kashian D.M., Köster K., Prokushkin A., Chen H.Y.H., Seedre M., Wardle D.A., ..., Berninger F. (2020). Decadal-Scale Recovery of Carbon Stocks After Wildfires Throughout the Boreal Forests. Global Biogeochemical Cycles 34(8): e2020GB006612. https://doi.org/10.1029/2020GB006612

- 70. 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. https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2004.00866.x
- 71. Pukkala T. (2017). Does management improve the carbon balance of forestry? Forestry 90(1): 125-135. https://doi.org/10.1093/forestry/cpw043
- 72. R Core Team (2021). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. https://www.Rproject.org/
- 73. Ruel J.C. & Gardiner B. (2019). Mortality patterns after different levels of harvesting of old-growth boreal forests. Forest Ecology and Management 448: 346-354. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.06.029
- 74. Sabatini F.M., Keeton W.S., Lindner M., Svoboda M., Verkerk P.J., Bauhus J., Bruelheide H., Burrascano S., Debaive N., Duarte I., Garbaeino M., Grigoriadis N., ..., Kuemmerle T. (2020). Protection gaps and restoration opportunities for primary forests in Europe. Diversity and Distributions 26(12): 1646-1662. https://doi.org/10.1111/ddi.13158
- 75. 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. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.01.081
- 76. 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. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.02.034
- 77. Seidl R., Honkaniemi J., Aakala T., Aleinikov A., Angelstam P., Bouchard M., Boulanger Y., Burton P.J., Grandpré L.D., Gauthier S., ..., Senf C. (2020) Globally consistent climate sensitivity of natural disturbances across boreal and temperate forest ecosystems. Ecography 43(7): 967-978. http://dx.doi.org/10.1111/ecog.04995
- 78. Senf, C., Sebald, J., and Seidl, R. (2021) Increasing canopy mortality affects the future demographic structure of Europe's forests. One Earth 4(5): 749-755. https://doi.org/10.1016/j.oneear.2021.04.008
- 79. Stakėnas V., Varnagirytė-Kabašinkienė I., Sirgedaitė-Šėžienė V., ..., Žemaitis P. (2020). Dead wood carbon densioty for the main tree species in the Lithuanian hemiboreal forest. European Journal of Forest Research 139: 1045-1055. https://doi.org/10.1007/s10342-020-01306-3

- Sullivan M. J.P., Lewis S. L., Affum-Baffoe K., Castilho C., Costa F., Sanchez A. C., Ewango C. E. N., Hubau W., Marimon B., Monteagudo-Mendoza A., Qie, L., ..., Phillips O. L. (2020). Long-term thermal sensitivity of Earth's tropical forests. Science 268(6493): 869-874. https://doi.org/10.1126/science.aaw7578
- 81. Šēnhofa S., Jaunslaviete I., Šņepsts G., Jansons J., Liepa L., Jansons Ā. (2020). Deadwood characteristics in mature and old-growth birch stands and their implications for carbon storage. Forests 11(5): 536. https://doi.org/10.3390/f11050536
- 82. Šņepsts G. (2020). Priekšlikumi Latvijas meža resursu vērtības un apsaimniekošanas efektivitātes paaugstināšanai ilgtermiņā un atbalsts mežsaimniecības stratēģiskās ietekmes uz vidi novērtējumam. Pārskats par Meža attīstības fonda atbalstīto pētījumu. http://www.silava.lv/userfiles/file/Projektu%20parskati/2020_Snepsts_MAF(1). pdf
- 83. 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: 778-791. https://doi.org/10.1007/s10021-014-9759-3
- 84. Thom D. & Seidl E. (2016). Natural disturbance impacts on ecosystem services and biodiversity in temperate and boreal forests. Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society 91(3):760-781. https://doi.org/10.1111/brv.12193
- 85. Uri V., Kukumägi M., Aosaar J., Varik M., Becker H., Aun K., Lõhmus K., Soosaar K., Astover A., Uri M., Buht M., Sepaste A., Padari A. (2022). The dynamics of the carbon storage and fluxes in Scots pine (Pinus sylvestris) chronosequence. Science of the Total Environment 817: 152973. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.152973
- 86. Uri V., Kukumägi M., Aosaar J., Varik M., Becker H., Aun K., Krasnova A., Morozov G., Ostonen I., Mander Ü., Lõhmus K., Rosenvald K., Kriiska K., Soosaar K. (2019). The carbon balance of a six-year-old Scots pine (Pinus sylvestris L.) ecosystem estimated by different methods. Forest Ecology and Management 433: 248-262. doi.org/10.1016/j.foreco.2018.11.012
- 87. Uri V., Varik M., Aosaar J., Kanal A., Kukumägi M., Lõhmus K. (2012). Biomass production and carbon sequestration in a fertile silver birch (Betula pendula Roth) forest chronosequence. Forest Ecology and Management 267: 117-126. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.11.033
- 88. Vilén T., Gunia K., Verkerk P. J., Seidl R., Schelhaas M. J., Lindner M., Bellassen V. (2012). Reconstructed forest age structure in Europe 1950–2010. Forest Ecology and Management 286: 203-218. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.08.048
- Vucetich J.A., Reed D.D., Breymeyer A., Degórski M., Mroz G.D., Solon J., Roo–Zielinska E., Noble R. (2000). Carbon pools and ecosystem properties along a latitudinal gradient in northern Scots pine (Pinus sylvestris) forests. Forest Ecology and Management 136(1-3): 135-145. https://doi.org/10.1016/S0378-1127(99)00288-1
- 90. Wei Y., Li M., Chen H., Lewis B. J., Yu D., Zhou L., Zhou W., Fang X., Zhao W., Dai L. (2013). Variation in carbon storage and its distribution by stand age and forest type in boreal and temperate forests in northeaster China, PLoS ONE 8(8):e72201. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0072201
- Yatskov M., Harmon M.E., Krankina O.N. (2003). A chronosequence of wood decomposition in the boreal forests of Russia. Canadian Journal of Forest Research 33: 1211-1226.
- 92. Yuan Z., Gazol A., Wang X., Lin F., Ye J. Zhang Z. (2016). Pattern and dynamics of biomass stock in old growth forests: The role of habitat and tree size. Acta Oecologica 75: 15-23. https://doi.org/10.1016/j.actao.2016.06.007