



Старовозрастные леса как глобальный сток углерода¹

С. Луиссар, Университет Антверпена (Бельгия),
Университет штата Орегон (США);

И.-Д. Шульц, А. Бернер, Институт Макса Планка
по биогеохимии (Германия);

А. Кнол, Университет Цюриха (Швейцария);

Д. Гессенмюллер, Институт Макса Планка
по биогеохимии (Германия);

Б. И. Лоу, Университет штата Орегон (США);

Ф. Сиз, Институт Пьера-Симона Лапласа (Франция);

Дж. Грейс, Университет Эдинбурга (Великобритания)

Старовозрастные леса поглощают из атмосферы углекислый газ [1, 2] со скоростью и в объемах, зависящих от климатических условий и содержания азота в почве [3]. Углерод депонируется в живых древесных тканях и медленно разлагающемся органическом веществе подстилки и почвы [4]. Таким образом, старовозрастные леса служат глобальным стоком углерода, но остаются незащищенными международными соглашениями из-за бытующего мнения о том, что старовозрастные леса прекращают накапливать углерод [5, 6]. В данной статье приводятся результаты обзора литературы и баз данных по оценкам потоков углерода в лесных экосистемах. По нашим данным, в 15–800-летних лесах чистая экосистемная продукция² (ЧЭП, нетто-углеродный баланс лесной экосистемы, включая почву), как правило, остается положительной. Согласно результатам нашего исследования старовозрастные леса продолжают накапливать углерод, что опровергает устоявшееся мнение о том, что они являются углероднейтральными. Более 30 % общей площади лесов планеты представляют собой неуправляемые первичные леса, где расположены и оставшиеся старовозрастные леса [7]. Половина площади ($6 \cdot 10^8$ га) первичных лесов приходится на умеренный пояс Северного полушария. Как показывает наше исследование, только эти леса ежегодно поглощают около $1,3 \pm 0,5$ гт С. В результате 15 % общей площади лесов мира, которые сейчас не признаются компенсирующими увеличение концентрации углекислого газа в атмосфере, обеспечивают по мень-



шей мере 10 % глобальной чистой экосистемной продукции [8]. Старовозрастные леса поглощают углерод веками и содержат его в огромных объемах. Причем, по нашим оценкам, большая доля этого углерода, включая даже почвенный [9], вновь возвращается в атмосферу при освоении таких лесов.

Нами проведен анализ литературных источников с целью проверить гипотезу о том, что старовозрастные леса продолжают поглощать углекислый газ (CO_2) из атмосферы. Были проанализированы данные исследований годовых суммарных объемов компонентов углеродного цикла, включая данные биометрии чистой первичной продукции (ЧПП), оценок чистой экосистемной продукции методом турбулентных пульсаций или биометрии и гетеротрофного дыхания, оцененного камерными измерениями.

Набор данных включал характеристики лесных участков, в том числе параметры насаждения, объем надземной би-

омассы и возраст насаждения. Проанализированы данные 519 пробных площадей по одному или нескольким компонентам углеродного цикла. Предметом исследований были бореальные (около 30 %), смешанные и широколиственные

¹ Статья опубликована в журнале Nature в октябре 2008 года. Перевод с английского А. Беляковой и Н. Шматкова (WWF России). Перевод выполнен с незначительными сокращениями. Авторы перевода благодарны Д. Луговой и А. Воропаеву (WWF России) за важные комментарии.

² Чистая экосистемная продукция — годовое изменение запаса живой и мертвой фитомассы экосистемы, разность между чистой первичной продукцией растений и гетеротрофным дыханием (*прим. ред.*).



(около 70 %) леса умеренного пояса, представленные всем спектром условий мест произрастания, включая участки, подвергнутые экспериментальным воздействиям, в частности удобрениям и ирригации. Тропические леса исключены из анализа, поскольку было обнаружено только 12 точек, данные по которым содержали оценку ЧЭП и возраст насаждения.

ЧЭП характеризует углеродный баланс леса в целом. Его величина представляет собой разницу между захватом CO₂ путем поглощения и его эмиссией вследствие дыхания растений и почвы. На основе анализа данных исследованных участков, занятых насаждениями возраста 15–800 лет, проведенных по всему миру, можно сделать вывод о том, что, как правило, значение ЧЭП положительно. Это означает, что леса являются стоком CO₂ (рис. 1, а). Максимальные значения вероятности того, что насаждение — источник углерода, для насаждений возраста 60, 180 и 300 лет составляют соответственно 0,20, 0,25 и 0,35. При этом вероятность того, что кластер из десяти участков старовозрастных лесов углероднейтрален, пренебрежимо мала. В небольшом количестве исследований, посвященных взаимосвязи возраста насаждений и их углеродного баланса лесов, отмечается снижение ЧЭП с возрастом, но лишь очень немногие показывают, что старовозрастные леса являются источниками углерода [1, 2, 10–13]. Наши оценки ЧЭП показывают, что леса возрастом 200 лет и старше ежегодно поглощают в среднем $2,4 \pm 0,8$ т С/га (см. рис. 1, а). Разработанная нами модель показывает, что старовозрастные леса ежегодно аккумулируют $0,4 \pm 0,1$ т С/га в стволовой биомассе и $0,7 \pm 0,2$ т С/га в грубом древесном опаде. Это означает, что примерно $1,3 \pm 0,8$ т С/га секвестрированного углерода приходится на корни и органическое вещество почвы.

Согласно распространенной и давно сложившейся точке зрения старовозрастные леса углероднейтральны (фотосинтез уравновешен дыханием) [6]. Эта точка зрения сложилась из результатов 10-летнего исследования одного лесного участка [5] и подтверждается наблюдаемым снижением ЧПП насаждений с возрастом при плантационном лесовыращивании [14, 15], чего, тем не менее, не наблюдается в некоторых лесных зонах [16]. При этом снижение ЧПП заложено во многих экосистемных моделях. Кроме того, широко распространенная гипотеза о снижении ЧПП привела к выводу о том, что старовозрастные леса нужно исключить из глобального цикла углерода.

Тем не менее, если гипотеза углероднейтральности была бы верной [6], то примерно в половине полевых исследований углеродного цикла было бы отмечено, что леса являются источниками углерода, а в другой половине — стоками, сред-

нее значение объема стока для случайной выборки участков лесов возрастом 200 лет и старше равнялось бы нулю и средняя величина эмиссии CO₂ вследствие гетеротрофного дыхания равнялась бы среднему значению поглощения CO₂ ЧПП (отношение значения объема гетеротрофного дыхания

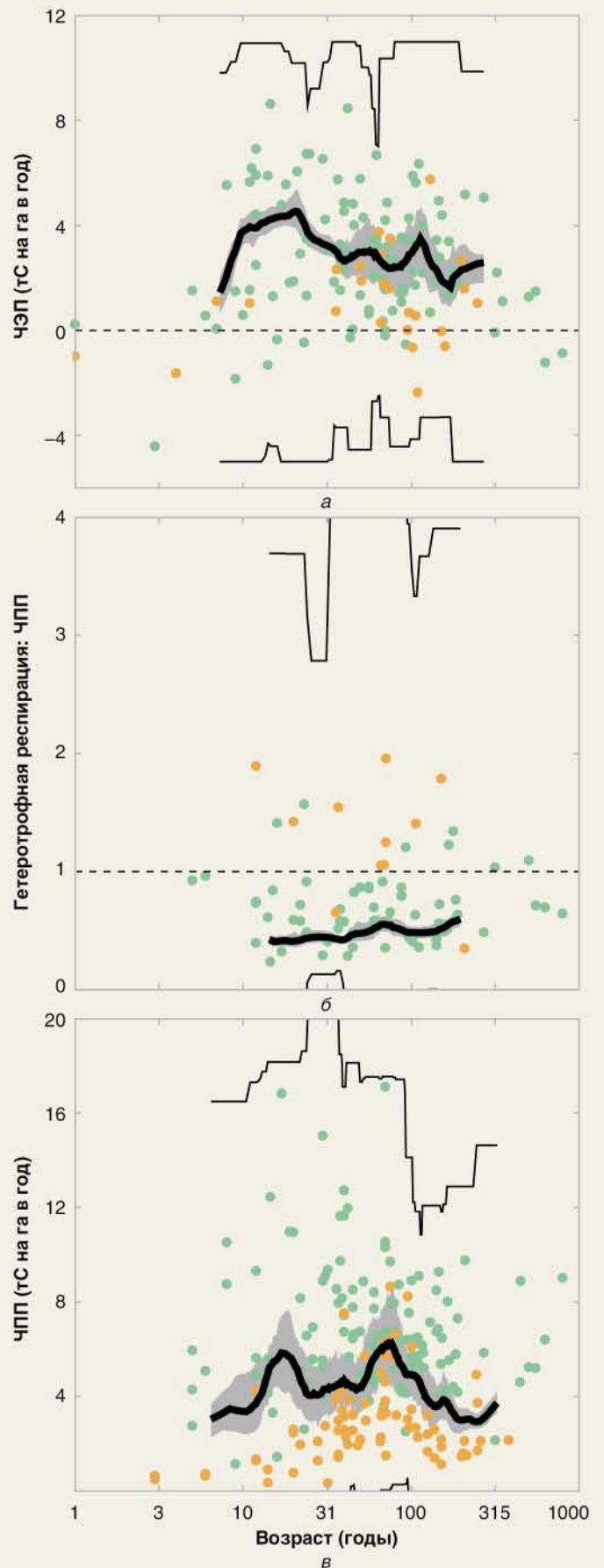


Рис. 1. Зависимость потоков углерода от возраста: а — наблюдаемые объемы ЧЭП в зависимости от возраста (положительные значения означают сток углерода, отрицательные — источник); б — отношение гетеротрофного дыхания (Rh) к объему ЧПП в зависимости от возраста (значение меньше единицы свидетельствует о стоке); в — объем ЧПП в зависимости от возраста (тенденция к снижению ЧПП при старении насаждений наблюдается как в смешанных и широколиственных, так и в бореальных лесах; видимо, увеличение ЧПП на поздних стадиях сукцессии связано с тем, что анализировались данные из регионов с разными климатическими условиями или особенностью нарушений). Зеленые точки соответствуют данным по смешанным и широколиственным лесам, оранжевые — бореальным. Жирные черные линии показывают средневзвешенные значения в скользящем окне размером в 15 наблюдений, серая зона вдоль линии показывает 95 %-ный доверительный интервал средневзвешенных значений, тонкая черная линия — 95 %-ный доверительный интервал по отдельным полевым исследованиям

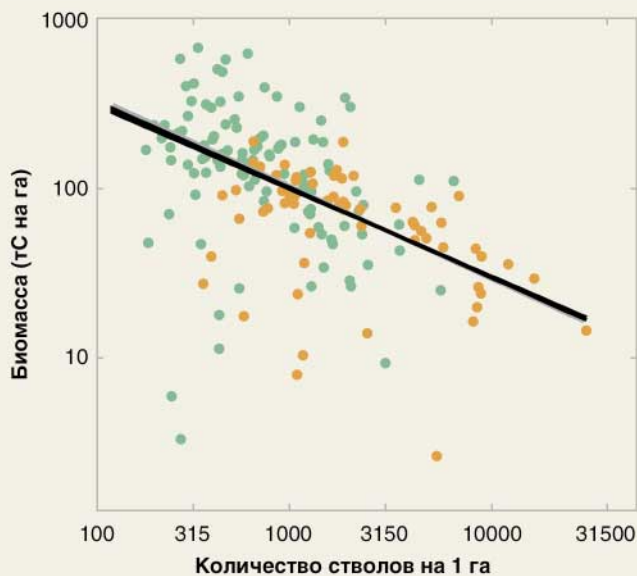


Рис. 2. Накопление биомассы как функция полноты насаждения. Каждая точка соответствует отдельному лесному участку, многие из них характеризуются совершенно различными условиями местопроизрастания и разными породами. Не во всех условиях местопроизрастания и не для всех пород возможен выход на максимально наблюдаемые в мире объемы биомассы на единицу площади. Самоизреживание — процесс гибели отдельных деревьев при увеличении полноты насаждения. Сплошная линия показывает отношение логарифма объема надземной биомассы к логарифму полноты насаждения [23] ($\gamma = 0,51 \pm 0,08$, $r^2 = 0,25$, $P < 0,01$). Зеленые точки соответствуют смешанным и широколиственным лесам, оранжевые — бореальным. Серая зона (лишь немного выходящая за сплошную линию) показывает 95 %-ный доверительный интервал для медианы

к ЧПП составляло бы около единицы). Но полученное нами значение этого отношения в среднем значительно меньше единицы (рис. 1, б) и не увеличивается с возрастом насаждений. Следовательно, все три количественных анализа не подтверждают гипотезу углероднейтральности. Имеющиеся в настоящее время научные данные свидетельствуют, что леса, возраст которых исчисляется столетиями, продолжают накапливать углерод.

На самом деле, молодые леса гораздо чаще старовозрастных являются явными источниками CO_2 (см. рис. 1, а), поскольку возникновение новых насаждений (естественное или искусственное) часто происходит после нарушений почвы и предшествовавшего растительного покрова, что связано с разложением грубого древесного опада, подстилки и почвенной органики (измеряемых при определении величины объема гетеротрофного дыхания), и превышает объем ЧПП прироста молодого леса [2, 17–22] (см. рис. 1, б).

Разброс отношения ЧПП и возраста насаждений значителен, но, учитывая разнообразие климатических, эдафических и биологических условий, в которых проводились полевые исследования, это ожидаемо. Кроме того, эти различия накладываются на разные характеристики нарушений почвенного и растительного покрова при возникновении описанных насаждений. Некоторое снижение ЧПП наблюдается после достижения насаждениями возраста 80 лет (рис. 1, в), и как в смешанных и широколиственных, так и в бореальных лесах наблюдается устойчивая тенденция снижения ЧПП после достижения максимума в раннем возрасте. Степень снижения ЧПП может частично зависеть от наличия или отсутствия лесопользования. Тем не менее мы считаем, что снижение не жестко связано с лесопользовани-

ем, но, скорее, зависит от различных нарушений растительного и почвенного покровов в управляемых и неуправляемых лесах.

Как подтверждается более ранними исследованиями [2], объем биомассы продолжает нарастать столетиями во всех типах лесов умеренного пояса. В ходе сукцессии растения конкурируют за ресурсы и самоизреживаются [23] или изреживаются человеком в управляемых лесах (рис. 2), при этом на единицу площади в насаждениях более старшего возраста приходится меньше деревьев, хотя их размер, как правило, больше. Очевидно, объем биомассы не может нарастать вечно. По нашим данным, верхний предел находится между 500 и 700 т С/га [21] (эквивалентно от 1 400 до 1 800 м³ древесины на 1 га). Леса с таким высоким запасом биомассы расположены на тихоокеанском побережье северо-западной части США [16].

Мы предполагаем, что при достижении очень высоких запасов надземной биомассы отдельные крупные деревья погибают вследствие воздействия ударов молний, насекомых, патогенов, особенно вызывающих стволы гнили. Деревья могут становиться неустойчивыми под воздействием ветра, поскольку корни уже не могут их удерживать. Когда старовозрастные леса достигают высоких значений объема надземной биомассы и начинают утрачивать отдельные крупные деревья вследствие конкуренции и маломасштабных нарушений, на их место приходят молодые деревья из семян или второго яруса и продуктивность лесов сохраняется.

Хотя деревья могут погибать сравнительно быстро (сразу или в течение нескольких лет), разложение их стволов продолжается десятилетиями. Следовательно, эмиссия CO_2 из гниющей древесины в атмосферу растягивается на десятилетия, в то время как появление новых деревьев происходит сравнительно быстро. Таким образом, при утрате деревьев естественные старовозрастные леса необязательно становятся источниками углерода — это наблюдается почти исключительно в случае одновозрастных искусственных посадок. Мы признаем, что теория самоизреживания изначально возникла и получила подтверждение для одновозрастных и однородных насаждений. Тем не менее она находит научное подтверждение и для разновозрастных разновидовых растительных сообществ. В значительном соответствии с нашими наблюдениями (см. рис. 1, б), согласно теории самоизреживания, отношение между величинами объемов гетеротрофного дыхания и ЧПП постоянно и составляет около $0,65 \pm 0,02$ (свидетельствует о том, что эти леса являются стоком углерода), но это справедливо только в случае, если полнота насаждения определяется маломасштабными нарушениями, а не крупномасштабными, приводящими к смене всего насаждения. Старовозрастные насаждения со сравнительно высокими полнотами (что обычно обусловлено развитием сложного многоярусного полога), следовательно, продолжают накапливать биомассу столетиями. По нашему предположению, накопление или потеря биомассы преимущественно определяется структурой насаждения.

В старовозрастных насаждениях с высокими запасами биомассы столетиями не происходит крупномасштабных нарушений вследствие пожаров, вспышек численности насекомых, ветровалов и лавин, приводящих к смене насаждений. Поскольку накопленная вероятность нарушений в лесах с высоким объемом надземной биомассы выше среднего, старовозрастные насаждения реже молодых встречаются в ландшафтах, даже в нерегулируемых. На ландшафтном уровне характерна мозаика насаждений разного возраста, определяемая последними крупномасштабными нарушениями [24]. Несмотря на различия в возрасте и полноте, на этих лесных участках, как правило, наблюдается одинаковая зависимость между объемом биомассы и полнотой (см. рис. 2).



Согласно Киотскому протоколу¹ учитываются только антропогенные воздействия на экосистемы (статья 2 Рамочной конвенции об изменении климата², рис. 5). Также обязателен учет изменения запасов углерода вследствие облесения, лесовозобновления и обезлесивания (статья 3.3) с базовым уровнем 1990 года. Сохранение малонарушенных лесных территорий не засчитывается в качестве антропогенной деятельности. Кроме того, потенциальные последствия исключения старовозрастных лесов из национальных углеродных бюджетов и Киотского протокола преуменьшаются гипотезой углероднейтральности [6]. Тем не менее более 30 % ($1,3 \cdot 10^9$ га) лесного покрова планеты в соответствии с классификацией [7] Продовольственной и сельскохозяйственной организации ООН относится к первичным лесам, на этой территории расположены еще сохранившиеся старовозрастные леса. Половина ($0,6 \cdot 10^9$ га) площади первичных лесов приходится на умеренный пояс Северного полушария. На основании нашего

анализа мы можем утверждать, что только эти леса ежегодно поглощают по меньшей мере $1,3 \pm 0,5$ Гт С [21]. Соответственно, 15 % общей площади лесов мира, которые сейчас не признаются компенсирующими рост концентрации углекислого газа в атмосфере, обеспечивают не менее 10 % ЧЭП мира [8]. Случайные нарушения, которые приостанавливают поглощение углерода, обуславливают снижение средней нетто-продуктивности биома [25], но она все равно остается положительной, о чем свидетельствует аккумуляция углерода в почве [4, 26], грубом древесном опаде и угле [27, 28].

Данная статья подтверждает, что старовозрастные леса, как правило, являются стоком углерода. Поскольку старовозрастные леса веками накапливают углерод, он содержится в них в существенных объемах. Большая часть его выбрасывается в атмосферу при освоении этих лесов, поэтому при учете углерода необходимо засчитывать сохранение этих территорий в нетронутом состоянии.



ЛИТЕРАТУРА³

1. Carey, E. V., Sala, A., Keane, R. & Callaway, R. M. Are old forests underestimated as global carbon sinks? *Glob. Change Biol.* 7, 339–344 (2001).
2. Pregitzer, K. S. & Euskirchen, E. S. Carbon cycling and storage in world forests: biome patterns related to forest age. *Glob. Change Biol.* 10, 2052–2077 (2004).
3. Magnani, F. et al. The human footprint in the carbon cycle of temperate and boreal forests. *Nature* 447, 848–850 (2007).
4. Zhou, G. Y. et al. Old-growth forests can accumulate carbon in soils. *Science* 314, 1417 (2006).
5. Kira, T. & Sihdeer, T. Primary production and turnover of organic matter in different forest ecosystems of the western Pacific. *Jpn. J. Ecol.* 17, 70–87 (1967).
6. Odum, E. P. The strategy of ecosystem development. *Science* 164, 262–270 (1969).
7. FAO. Global Forest Resources Assessment 2005. Progress towards sustainable forest management. Forestry Paper 147 (Food and Agriculture Organization of the United Nations, 2006).
8. Bolin, B. et al. in IPCC, Land Use, Land-Use Change, and Forestry. A Special Report of the IPCC (eds Watson, R. T. et al.) 23–51 (Cambridge Univ. Press, 2000).
9. Fontaine, S. et al. Stability of organic carbon in deep soil layers controlled by fresh carbon supply. *Nature* 450, 277–280 (2007).
10. Acker, S. A., Halpern, C. B., Harmon, M. E. & Dyrness, C. T. Trends in bole biomass accumulation, net primary production and tree mortality in *Pseudotsuga menziesii* forests of contrasting age. *Tree Physiol.* 22, 213–217 (2002).
11. Knohl, A., Schulze, E. D., Kolle, O. & Buchmann, N. Large carbon uptake by an unmanaged 250-year-old deciduous forest in Central Germany. *Agric. For. Meteorol.* 118, 151–167 (2003).
12. Law, B. E. et al. Changes in carbon storage and fluxes in a chronosequence of ponderosa pine. *Glob. Change Biol.* 9, 510–524 (2003).
13. Desai, A. R. et al. Comparing net ecosystem exchange of carbon dioxide between an old-growth and mature forest in the upper Midwest, USA. *Agric. For. Meteorol.* 128, 33–55 (2005).
14. Gower, S. T., McMurtrie, R. E. & Murty, D. Aboveground net primary production decline with stand age: Potential causes. *Trends Ecol. Evol.* 11, 378–382 (1996).
15. Binkley, D. et al. Age-related decline in forest ecosystem growth: an individual tree, stand-structure hypothesis. *Ecosystems* 5, 58–67 (2002).
16. Van Tuyl, S., Law, B. E., Turner, D. P. & Gitelman, A. I. Variability in net primary production and carbon storage in biomass across Oregon forests—an assessment integrating data from forest inventories, intensive sites, and remote sensing. *For. Ecol. Manage.* 209, 273–291 (2005).
17. Harmon, M. E., Ferrell, W. K. & Franklin, J. F. Effects on carbon storage of conversion of old-growth forests to young forests. *Science* 247, 699–702 (1990).
18. Janish, J. E. & Harmon, M. E. Successional changes in live and dead wood carbon stores: implications for net ecosystem productivity. *Tree Physiol.* 22, 77–89 (2002).
19. Wirth, C., Czimeczik, C. I. & Schulze, E. D. Beyond annual budgets: carbon flux at different temporal scales in fire-prone Siberian Scots pine forests. *Tellus* 54, 611–630 (2002).
20. Knohl, A. et al. Carbon dioxide exchange of a Russian boreal forest after disturbance by wind throw. *Glob. Change Biol.* 8, 231–246 (2002).
21. Kowalski, A. S. et al. Paired comparisons of carbon exchange between undisturbed and regenerating stands in four managed forests in Europe. *Glob. Change Biol.* 10, 1707–1723 (2004).
22. Irvine, J., Law, B. E. & Hibbard, K. A. Postfire carbon pools and fluxes in semiarid ponderosa pine in Central Oregon. *Glob. Change Biol.* 13, 1748–1760 (2007).
23. Yoda, K., Kira, T., Ogawa, H. & Hozumi, K. Self-thinning in overcrowded pure stands under cultivated and natural conditions. *J. Biol. Osaka City Univ.* 14, 107–132 (1963).
24. Mladenoff, D. J., White, M. A., Pastor, J. & Crow, T. R. Comparing spatial pattern in unaltered old-growth and disturbed-forest landscapes. *Ecol. Appl.* 3, 294–306 (1993).
25. Chapin, F. S. et al. Reconciling carbon-cycle concepts, terminology and methodology. *Ecosystems* 9, 1041–1050 (2005).
26. Ciais, P. et al. in The Carbon Balance of Forest Biomes (eds Griffith, H. & Jarvis, P.) 109–150 (Taylor and Francis, 2005).
27. Jomura, M. et al. The carbon budget of coarse woody debris in a temperate broadleaved secondary forest in Japan. *Tellus B* 59, 211–222 (2007).
28. Preston, C. M. & Schmidt, M. W. I. Black (pyrogenic) carbon: a synthesis of current knowledge and uncertainties with special consideration of boreal regions. *Biogeosciences* 3, 397–420 (2006).
29. Luyssaert, S. et al. CO₂-balance of boreal, temperate and tropical forest derived from a global database. *Glob. Change Biol.* 13, 2509–2537 (2007).

¹ <https://unfccc.int/sites/default/files/resource/docs/russian/cop3/kprus.pdf>

² <https://unfccc.int/sites/default/files/convru.pdf>

³ Нумерация и оформление списка литературы соответствуют оригиналу.