

УДК 574+51.001.572

*В.А. Усольцев*<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup> Уральский государственный лесотехнический университет, г. Екатеринбург

<sup>2</sup> Ботанический сад УрО РАН, г. Екатеринбург

## **БИОРАЗНООБРАЗИЕ И БИОПРОДУКТИВНОСТЬ ЛЕСОВ В КОНТЕКСТЕ КЛИМАТОГЕННОЙ БИОГЕОГРАФИИ**

**Ключевые слова:** *биоразнообразие, биопродуктивность, травянистые и древесные виды, устойчивое развитие, морфоструктура древостоев, климатические переменные, климатические парадоксы.*

Соотношение «биоразнообразие – продуктивность» является основополагающим в понимании опасности глобального вымирания видов, его воздействия на функционирование экосистем и имеет решающее значение для оценки и эффективного сохранения биоразнообразия. Необходимость понимания этой взаимосвязи становится все более актуальной, потому что исчезновение видов влияет на функционирование и полезности природных экосистем. Рассмотрено влияние смешения конкурирующих и комплементарных древесных видов на их продуктивность в сравнении с чистыми насаждениями, полученные по материалам специально заложенных пробных площадей. На региональном и глобальном уровнях рассмотрены преимущества смешанных насаждений перед чистыми по показателям продуктивности и устойчивости по материалам соответствующих баз данных на трёх уровнях: (1) продуктивность как функция только видового разнообразия; (2) продуктивность как функция разнообразия и структуры древостоев и (3) продуктивность как функция разнообразия, структуры древостоев и климатических показателей. В заключение обзора рассмотрены некоторые климатические парадоксы биоразнообразия и проблема «больших данных».

---

*V.A. Usoltsev*

## **FOREST BIODIVERSITY AND BIOPRODUCTIVITY IN THE CONTEXT OF CLIMATE-CONDITIONED BIOGEOGRAPHY**

**Key words:** *biodiversity, biological productivity, herbaceous and woody species, sustainable development, morphostructure of stands, climatic variables, climatic paradoxes.*

The biodiversity-productivity ratio is fundamental in understanding the risk of global extinction of species, its impact on the functioning of ecosystems and is crucial for the assessment and effective conservation of biodiversity. The need to understand this relationship is becoming increasingly important because species extinction affects the functioning and utility of natural ecosystems. The influence of mixing of competing and complementary tree species on their productivity in comparison with pure plantations obtained from the materials of specially established sample plots is considered. At the regional and global levels, the advantages of mixed stands over pure ones in terms of productivity and sustainability using the relevant databases compiled are considered at three levels: (1) productivity as a function of species diversity only; (2) productivity as a function of diversity and structure of stands and (3) productivity as a function of diversity, tree structure and climate indicators. At the end of the review some climatic paradoxes of biodiversity and «The Big Data» problems are considered.

---

1. Введение.....	49
2. Оценка эффекта смешения двух древесных видов по материалам постоянных пробных площадей.....	54
2.1. Смешение конкурирующих видов и эффект группы.....	58
2.2. Смешение комплементарных видов.....	64
3. Биоразнообразие и биопродуктивность.....	75
3.1. Биопродуктивность как функция биоразнообразия.....	75
3.2. Биопродуктивность как функция биоразнообразия и морфоструктуры древостоев.....	79
3.3. Биопродуктивность как функция биоразнообразия, морфоструктуры древостоев и климатических переменных.....	83
4. Климатические парадоксы биоразнообразия.....	90
5. «The Big Data Era».....	93
6. Заключение.....	97

## 1. Введение

Экономические и политические отношения, экологические вопросы, а также спрос и предложение на продукты из древесины и экосистемные услуги становятся всё более глобальными. В то же время возрастает давление на лесные экосистемы в связи с изменением климата и растущим населением мира (Schröter et al., 2005; Wohlgemuth, 2015). Поэтому необходимость объединенных исследований лесов в разных частях мира с целью использования синергетических эффектов и теоретических знаний будет все более возрастать. Многие передовые страны уже работают в области лесных исследований и инвентаризации лесов с целью оценки состояния и прогнозирования будущего развития лесов. Мировая Глобальная Инициатива по Биоразнообразию Лесов (GFBI) направлена на объединение информации по биоразнообразию лесов, на более эффективное распространение и использование имеющихся данных для устойчивого управления лесными экосистемами (Zeller et al., 2018).

Соотношение «биоразнообразие – продуктивность» (BPR) является основополагающим в нашем понимании глобального кризисного вымирания видов, его воздействия на функционирование экосистем и имеет решающее значение для точной оценки и эффективного сохранения биоразнообразия (Liang et al., 2016). Необходимость понимания этой взаимосвязи становится все более актуальной, потому что исчезновение видов влияет на функционирование и полезности природных экосистем (Naeem et al., 2012). Поскольку функционирование природных экосистем может существенно пострадать от сокращения видового разнообразия (Paquette, Messier, 2011; Cardinale et al., 2012; Zhang et al., 2012; Liang et al., 2015), глобальные экологические организации, включая Межправительственную Платформу по Биоразнообразию и Экосистемным Услугам (МПБЭУ) и программу Организации Объединенных Наций по окружающей среде (ЮНЕП), прилагают значительные усилия по сохранению и устойчивому использованию биоразнообразия. Однако успешное международное сотрудничество требует систематической оценки стоимости биоразнообразия. Таким образом, срочно необходима количественная оценка глобального BPR для точной оценки биоразнообразия, для прогноза будущих изменений в экосистемных услугах по всему миру и интеграции биологического сохранения в международные социально-экономические стратегии развития (Adams et al., 2004; Liang et al., 2016).

Леса являются наиболее важным глобальным хранилищем биоразнообразия суши, но обезлесение, изменение климата и другие факторы угрожают потере до 50 % древесных видов по всему миру (Fleming et al., 2011; Steege et al., 2015). Последствия потери разнообразия представляют чрезвычайную неопределенность для текущего ми-

рового лесопользования и усилий по сохранению лесов. И наоборот, лесопользование, направленное на перевод монокультур в смешанные насаждения, часто оказывает существенное положительное влияние на продуктивность наряду с другими преимуществами (Pretzsch, Schütze, 2009). Хотя предполагается, что лесные культуры удовлетворяют от 50 до 75% спроса на пиломатериалы к 2050 году, почти все они до сих пор представлены монокультурами (Liang et al., 2016).

Как в биологии мушка-дрозофила была излюбленным объектом исследований генетиков по причине ее короткого жизненного цикла, так и в экологии растительных сообществ предпочтительным объектом в исследовании эффектов биоразнообразия были травянистые однолетники (Holmgren et al., 1997; Tilman et al., 2001), а не лесные сообщества, срок жизни которых в некоторых редких случаях достигает 4000 лет. Поэтому, как уже было упомянуто в предыдущей статье настоящего выпуска (Усольцев, 2019), с лесными экосистемами всё обстоит гораздо сложнее (Leuschner et al., 2009).

Если в травянистых сообществах возможно планирование активного эксперимента путем посева нужных видов трав в нужных сочетаниях, то в лесных сообществах мы вынуждены, за исключением очень редких долгосрочных экспериментов со смешанными культурами, планировать пассивный эксперимент путём отбора (выборочно-го учета, англ. *sampling*) нужных сочетаний видов из того, что даёт нам природа (Налимов, 1971). «Сравнимыми в смысле изучения взаимодействия древесных пород насаждениями являются те из них, у которых по возможности одинаковы все элементы (включая лесорастительные условия и историю создания), кроме одного, влияние которого изучается. Понятно, что даже в специально созданных опытных культурах сравнимость редко бывает безукоризненной. Но всё же к ней надо стремиться», - считает Д.Д. Лавриненко (1965. С. 56). Соответственно чистота эксперимента в лесных экосистемах заведомо не может быть обеспечена на уровне, который дают травянистые сообщества. Даже в долгосрочных экспериментах, выполненных в смешанных культурах на постоянных пробных площадях в ограниченных диапазонах видовых и экологических сочетаний (Тимофеев, 1939, 1974; DeBell et al., 1997; Bielak et al., 2014; Nunes et al., 2014), чистота эксперимента не всегда обеспечивается вследствие как внешних воздействий (пожары, повреждения насекомыми и грибами), так и спонтанного изменения условий произрастания.

Например, в Подмоскowie после катастрофической засухи 1938 года в условиях долгосрочного эксперимента со смешанными сосново-еловыми культурами в возрасте 72 лет произошел резкий отпад деревьев, главным образом, ели (92 %), поверхностные корни которой вследствие иссушения верхнего горизонта почвы пострадали в первую очередь (Тимофеев, 1939). На постоянных пробных площадях, заложенных в ельниках и сосняках Ленинградской области, за 50 лет бонитет насаждений снизился на 1-2 класса (Сеннов, 1983). Если в чистых древостоях подобное снижение класса бонитета может быть связано с возрастным затуханием энергии роста (Кузьмичев, 1977), то нарастающее с каждым годом количество стихийных бедствий на планете – это уже очевидный факт (Гордеев, 2002).

Возможно, трудности с обеспечением чистоты эксперимента являются одной из причин варьирования результатов исследований соотношения «биоразнообразие – биопродуктивность» в широком диапазоне – от положительной (Cotta, 1828; Тюрмер, 1891; Юнаш, 1952; Енькова, Науменко, 1957; DeBell et al., 1997; MacPherson et al., 2001; Garber, Maguire, 2004; Amoroso, Turnblom, 2006; Pretzsch, Schütze, 2009; Bielak et al., 2014; Zhang et al., 2012; Nunes et al., 2014; Pretzsch et al., 2015) до статистически не значимой и даже отрицательной (Hartig, 1791; Матюк, 1950; Trenbath, 1974; Huston et al., 2000; Edgar, Burk, 2001; Chen, Klinka, 2003; Vila et al., 2003; Cavard et al., 2010; Day et al., 2013; Petráš et al., 2016; Sullivan et al., 2017) взаимосвязи.

Смешение взаимодополняющих (кооперирующих, комплементарных) древесных видов может повысить продуктивность древостоев, смягчить последствия засух и других рисков и содействовать формированию систем ведения хозяйства, которые могут быть более эффективными и стабильными в плане использования ресурсов (Тюрмер, 1891; Тимофеев, 1939, 1974), особенно в условиях современного изменения климата (Forrester, 2014). Однако систематические эмпирические исследования эффектов смешения для многих коммерчески важных и широко распространенных сочетаний древесных видов по-прежнему очень редки (Pretzsch et al., 2015).

Противоречивое решение вопроса о том, являются ли смешанные древостои более продуктивными, чем чистые, восходит к отцам-основателям лесной науки в Европе. Г. Котта (Cotta, 1828) пришёл к выводу, что смешанные древостои действительно более продуктивны, тогда как Г. Гартиг (Hartig, 1791) утверждал, что этого не происходит. Хотя проводятся многочисленные сравнительные исследования в смешанных древостоях ели европейской (*Picea abies* (L.) H. Karst.) и бука европейского (*Fagus sylvatica* L.) (Pretzsch et al., 2010), окончательная концепция до сих пор не сформирована, несмотря на то, что данное смешение видов было исчерпывающе проанализировано по всей Центральной Европе (Burger, 1941; Wiedemann, 1942; Assmann, 1961; Kennel, 1965; Petri, 1966; Mettin, 1985; Pretzsch et al., 2010).

Таким образом, вопрос, являются ли смешанные древостои более продуктивными, чем чистые, остается открытым (Pretzsch et al., 2010). Последние исследования на уровне деревьев и биогрупп выявили многочисленные нетривиальные свойства, проявляемые древесными видами, растущими в смешении (Keltý, Cameron, 1995; Rothe, 1997; Pretzsch, Schütze, 2005, 2009), но такие уточненные анализы на уровнях дерева или его органов на сегодняшний день не позволяют продемонстрировать общую взаимосвязь между продуктивностью смешанных и чистых древостоев (Scherer-Lorenzen et al., 2005).

Причины отсутствия информации об эффектах смешения и их взаимодействиях с конкретными условиями произрастания лежат, возможно, в нецеленаправленном и непоследовательном характере ранее применявшихся исследовательских подходов (Pretzsch et al., 2010). Так, Г. Петри (Petri, 1966) проанализировал структурные различия между чистыми и смешанными древостоями, Р. Кеннел (Kennel, 1965) описал их различия в росте и продуктивности в трёх местообитаниях Германии, а Г. Спеллман (Spellmann, 1996) и Б. фон Люпке с Г. Спеллманом (Lüpke von, Spellmann, 1997) сравнили объемный прирост и качество древесины чистых и смешанных древостоев. Возможность агрегирования этих исследований осложняется также тем, что они обычно основывались на различных и несовместимых методах оценки (Pretzsch et al., 2010). Взаимодействия в смешанных древостоях некоторые авторы соотносят с соседними чистыми древостоями каждого вида на одном и том же участке (Kennel, 1965), в то время как другие сравнивают наблюдаемый рост смешанных древостоев с чистыми – для одного вида по фактическим данным, а для другого - по данным таблиц хода роста (Wiedemann, 1942, 1951).

Более того, эффекты смешения оцениваются с помощью различных показателей роста, таких как класс бонитета, диаметр и высота деревьев (Юнаш, 1952; Набатов, 1964; Прокопьев, 1978), стоимостная оценка сортиментной структуры (Petráš et al., 2016), запас стволовой древесины или прирост по запасу (Wiedemann, 1942; Тимофеев, 1974; Прокопьев, 1976, 1978; Rothe, 1997), прирост ствола по сухой массе (Kennel, 1965), или прирост по надземной сухой массе (Pretzsch, Schütze, 2005, 2009), что исключает возможность сопоставления различных результатов. Результаты редких долгосрочных наблюдений на постоянных пробных площадях рассеяны по разным странам, государственным учреждениям и научно-исследовательским организациям, что пре-

пятствуется комплексной оценке эффекта смешения по экологическим градиентам (Pretzsch et al., 2010).

Изучение смешанных древостоев на долговременных пробных площадях (Cotta, 1828; Тюрмер, 1891; Юнаш, 1952; Рубцов, 1969; Фриккель, 1978; Данченко и др., 1991; DeBell et al., 1997; Pretzsch et al., 2010, 2013a; Bielak et al., 2014; Nunes et al., 2014), исследования с использованием крупномасштабных баз данных (Rio, Sterba, 2009; Rio et al., 2014a; Vallet, Perot, 2011), результаты имитационных экспериментов (Morin et al., 2011), а также мета-анализ опубликованных результатов смешения (Griess, Knoke, 2011; Paquette, Messier, 2011; Piotta, 2008; Zhang et al., 2012), показали, что продуктивность смешанных древостоев может превышать средневзвешенное значение продуктивности чистых древостоев. Эта «прибавочная продуктивность» (overyielding) может достигать 50 % в смеси с азотфиксирующими видами (Forrester et al., 2006) и 20-30 % при других схемах смешения (Pretzsch et al., 2013a).

Как уже упоминалось в предыдущей статье данного выпуска (Усольцев, 2019), различия между видами в их потребности в ресурсах вызывают взаимодополняющие (комплементарные) взаимодействия. В результате смешанный древостой использует больше ресурсов, чем одновидовой (чистый), дает увеличение биомассы (прибавочную продуктивность) и снижает уровень неиспользуемых ресурсов (Cotta, 1828; Тюрмер, 1891; Гурский, 1939; Тимофеев, 1974; Scherer-Lorenzen, 2005; Gamfeldt et al., 2013; Forrester, 2014, 2015; Pretzsch et al., 2015). Типичными примерами комплементарности в использовании ресурсов являются смешение видов с поверхностными и глубокими корнями, сочетание светолюбивого вида в основном ярусе с теневыносливым - в нижнем (рис. 1) или видов с разными уровнями влагопотребления (Caldwell et al., 1998; Richards et al., 2010). Необходимость учета взаимовлияний смешиваемых древесных видов не только в надземной, но и в подземной сфере, была показана А.В. Гурским (1939). Хотя было известно гораздо раньше (Морозов, 1922; Снегирева, 1936) и подтверждено последующими исследованиями (Ахромейко, 1949; Травень, 1949; Сукачев, 1953; Рахтеенко, 1963; Санников, Санникова, 2014), что взаимное влияние корневых систем в насаждениях часто имеет большее значение, чем надземных органов.

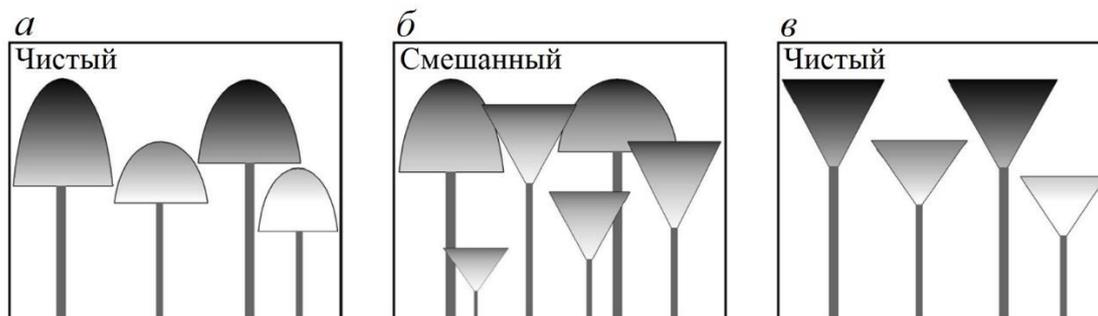


Рис. 1. Лесной полог может быть более продуктивным в смешанных древостоях (б) по сравнению с чистыми (а и в) в результате многоярусности и большей плотности заполнения пространства. Более плотное заполнение пространства полога в смешанном древостое увеличивает количество перехватываемого солнечного света. Замена в нижней части полога теневой хвои светолюбивого вида световой хвоей теневыносливого повышает эффективность использования световой энергии (Pretzsch et al., 2015).

Как отмечают Г. Претч с соавторами (Pretzsch et al., 2015), более глубокое понимание коренных причин превышения или занижения продуктивности в результате смешения видов имеет важное значение для науки и практики. Это способствует совершенствованию теоретических аспектов смешения видов, модельных подходов, надёжности прогнозирования продуктивности, а также разработке системы высокопродуктивных лесов, более эффективных по использованию ресурсов местообитания и

устойчивых к изменению климата (Forrester, 2014). Понимание эффекта смещения видов в насаждениях до сих пор основано либо на механистическом его анализе на выбранных участках, что не благоприятствует их обобщению (Haberle et al., 2012; Pretzsch et al., 2014), либо на статистических анализах, которые дают мало информации о причинах превышения или занижения продуктивности (Griess, Knoke, 2011; Piotta, 2008). Исследования, выполняемые вдоль экологических градиентов, проясняющие взаимодействия между видами на фоне разных условий произрастания, успешно выполняются в травянистых сообществах (Holmgren et al., 1997), но, как уже отмечалось выше, трудно применимы к древесным растениям (Leuschner et al., 2009; Forrester, 2014; Pretzsch et al., 2015).

В последние годы появились исследования, посвященные не только прибавочной продуктивности, обусловленной смещением различных комплементарных древесных видов, но и таким понятиям, связанным с разными видовыми смещениями, как стабильность продуктивности и темпоральная стабильность продуктивности (т.е. устойчивость продуктивности во времени). К настоящему времени получены убедительные доказательства того, что смешанные виды часто не только дают более высокую продуктивность, чем монокультуры (Piotta, 2008; Paquette, Messier, 2011; Vila et al., 2013; Pretzsch et al., 2015; Liang et al., 2016), но и различными способами улучшают стабильность продуктивности (Pretzsch et al., 2013; Jucker et al., 2014; de Dios-Garcia et al., 2015; Metz et al., 2016). Однако некоторые исследования с противоположными результатами в отношении продуктивности (Trenbath, 1974; Chen et al., 2003; Cavard et al., 2010) и её стабильности (Grossiord et al., 2014; Merlin et al., 2015) определяют необходимость рассмотрения комплементарности соответствующих видовых смещений на разных организационных уровнях (Toigo et al., 2015) и с учётом условий местопроизрастания с их специфическими ограничивающими факторами роста (Forrester, 2014).

Термин «стабильность» в экосистемах включает несколько понятий, таких как устойчивость, выживаемость и темпоральная стабильность продуктивности, которые касаются взаимосвязи между разнообразием и стабильностью (McCann, 2000; Ives, Carpenter, 2007; Rio et al., 2017). Темпоральная изменчивость обычно измеряется коэффициентом вариации, а его обратная величина, т. е. темпоральная стабильность, определяется средней величиной и стандартным отклонением (SD) (Tilman et al., 1998). Помимо статистической теории, которая предсказывает рост стабильности сообщества при увеличении видового разнообразия (McCann, 2000), т. е. эффект усреднения, в качестве возможных причин увеличения темпоральной стабильности рассматриваются различные биологические механизмы, связанные с разнообразием древесных видов. Они включают прибавочную продуктивность, асинхронность роста видов и взаимодействие видов (Hector et al., 2010; Loreau, de Mazancourt, 2013; Blüthgen et al., 2016; Rio et al., 2017).

Прибавочная продуктивность, как уже отмечалось выше, означает более высокую продуктивность смешанных древостоев по сравнению с средневзвешенным значением соответствующих монокультур, вызванную взаимодействием видов, что может привести к стабилизирующему эффекту благодаря более высокому среднему значению, если стандартное отклонение остается постоянным (Tilman, 1999). Асинхронность видов возникает, когда временные реакции видов на изменения окружающей среды коррелируют не всегда положительно. Показано, что этот механизм является ключевым фактором темпоральной стабильности (Loreau, de Mazancourt, 2008; Hector et al., 2010; Rio et al., 2017) в соответствии с «гипотезой страхового полиса» (Yachi, Loreau, 1999). Различия видов по их специфичной реакции на колебания окружающей среды могут влиять на асинхронность видов в более разнообразных сообществах, но взаимодействие видов может также вызывать их асинхронность за счет компенсаторных взаимодействий между ними (Tilman et al., 1998; Morin et al., 2014; Rio et al., 2017).

При исследовании снижения темпоральной изменчивости продуктивности в смешанных лесных сообществах выявлены временные сдвиги во взаимодействиях видов (Rio et al., 2014). Вышеупомянутые виды взаимодействий могут обеспечить темпоральную стабильность, как следствие их влияния на прибавочную продуктивность, но в то же время последняя может быть связана с асинхронностью видов (Allan et al., 2011). Эти прямые и косвенные соотношения затрудняют выяснение ключевых механизмов, и поэтому влияние различных механизмов на отношение «разнообразие – стабильность» все еще плохо изучено (Loreau, de Mazancourt, 2013; Rio et al., 2017).

В целом установлено, что разнообразие оказывает стабилизирующее воздействие на продуктивность на уровне сообщества (древостоя) и дестабилизирующее - на уровне популяции (древесного вида) за счет усиления конкурентных взаимодействий (Hector et al., 2010; Gross et al., 2014; Rio et al., 2017). Тем не менее, на видовом уровне были получены противоречивые результаты (Jiang, Pu, 2009) даже среди тех немногих исследований, которые были выполнены в лесных сообществах (Jucker et al., 2014; Morin et al., 2014; Rio et al., 2017). Компромисс между эффектами на различных организационных уровнях может иметь решающее значение в экосистемах с небольшим числом видов, где видоспецифичная динамика может иметь большое значение, как и во многих европейских смешанных лесах умеренного климата, включающих только два или три древесных вида. Можно также ожидать наличие противоречивых взаимосвязей между разнообразием и стабильностью вдоль экологических градиентов при относительной важности различных механизмов, изменяющихся вдоль этих градиентов (Hallett et al., 2014; Xu et al., 2015; Rio et al., 2017).

## **2. Оценка эффекта смешения двух древесных видов по материалам постоянных пробных площадей**

В лесохозяйственной практике концепция потенциального увеличения продуктивности за счет создания смешанных насаждений, как правило, не реализуется. В ситуациях, когда основной целью хозяйствования является получение древесины, существует четкая тенденция в пользу монокультур наиболее продуктивных пород, обладающих требуемым качеством древесины. Смешение видов бывает предпочтительным с целью защиты от болезней и вспышек насекомых, обеспечения устойчивости к ветровым нагрузкам и другим абиотическим стрессам, снижения рисков и компенсационного роста (т. е., когда один вид подвергается действию какого-то фактора, то другие виды могут выживать и реагировать увеличением их роста), поддержания ландшафтной эстетики и сохранения аборигенных видов растений и животных (Kelty, 1992). Смешанные многоярусные древостои отличаются более высокой продуктивностью фотосинтеза, более благоприятными гидротермическими условиями, богатым видовым составом флоры и фауны (Тимофеев, 1974).

Во многих ситуациях эти цели вполне логично рассматривать в качестве преобладающих продукционных соображений, а результирующее снижение продуктивности в смешанных сообществах часто считается необходимой жертвой. Однако, имеется недостаточно информации, прямо связывающей продуктивность и обилие видов в лесных экосистемах. Если бы эта взаимосвязь была установлена, то можно было разработать, например, десять конкретных сочетаний видов с более высокими показателями продуктивности, чем в монокультурах, или достичь некоторых из перечисленных выше целей, сведя к минимуму любое снижение продуктивности.

В итоге, М. Келти задаёт два вопроса, требующих первоочередного ответа: 1) существуют ли ситуации, в которых смешанные древостои имеют бóльшую общую продуктивность, чем монокультура каждого из составляющих видов, и 2) если да, то при каких условиях или с какими наборами видов это может произойти? (Kelty, 1992).

Впрочем, эти вопросы в той или иной форме стояли перед лесоводами с середины XIX века. Позднее А.И. Ахромейко (1949) констатировал, что межвидовые взаимоотношения между одними и теми же древесными видами могут проявляться как в виде взаимопомощи, так и в виде борьбы, в зависимости от их возраста и среды.

Данные, необходимые для ответа на эти вопросы, обычно получают в экспериментах, в которых культуры каждого из двух составляющих древесных видов плюс в их смешениях в различных пропорциях выращиваются в одних и тех же условиях на одном и том же участке на протяжении всего периода роста этих видов. Длительность периода выращивания, изменение экологических условий в течение эксперимента, необходимость достаточно больших площадей для закладки нескольких повторностей в разных сочетаниях видов существенно ограничивают возможность таких экспериментов. Подобные исследования с травянистыми видами растений логистически намного проще, и они были проведены, в основном, экологами, фитоценологами и агрономами на однолетних видах. Они выявили многие принципы сопоставления продуктивности, которые могут быть применены к древостоям (Kelty, 1992).

В исследованиях продуктивности и конкуренции травянистых видов были использованы две основных экспериментальных схемы - *аддитивная* и *заместительная* (Harper, 1977). Хотя ни та, ни другая не свободна от проблем в связи с их искусственным характером (Vandermeer, 1989), *заместительная* схема чаще используется для сравнения продуктивности смешанных насаждений и монокультур. В исследованиях этого типа, также называемых экспериментами "замещающих серий", растения на участках выращиваются в одинаковых условиях, причем каждое из них высаживается с одинаковой общей плотностью, но с различными пропорциями двух составляющих видов. Монокультуры каждого из двух видов также выращиваются с одинаковой плотностью. Продукция оценивается путем измерения общего выхода биомассы. *Аддитивная* схема отличается тем, что плотность одного вида остается неизменной на всех участках, и второй вид добавляется с разной плотностью. Эта схема часто используется для изучения влияния вида того или иного сорняка на продуктивность сообщества, посаженного при стандартной плотности, но она была использована также в некоторых схемах смешения древесных видов (Kelty, 1992).

Эффекты объединения двух видов в замещающую серию могут быть проанализированы путем сравнения продуктивности каждого вида в совместном произрастании с его продуктивностью в монокультуре (Harper, 1977). Для любого конкретного смешения видов А и Б может быть рассчитана относительная продуктивность каждого вида (RY):

$$RY \text{ вида А} = \frac{\text{Продуктивность вида А в смешении}}{\text{Продуктивность вида А в монокультуре}} \quad (1)$$

и относительная общая продуктивность (RYT) (Kelty, 1992)

$$RYT = (RY \text{ вида А}) + (RY \text{ вида Б}). \quad (2)$$

Ожидаемые значения RY и RYT можно рассчитать, предполагая, что два вида используют ресурсы одинаковыми способами (**рис. 2а**). Например, при смешении видов А и Б 50:50 ожидаемый RY каждого вида будет равен 0,5. Ожидаемое значение RYT для всех экспериментальных участков всегда равно 1,0. Фактическое значение RYT, превышающее 1,0 для любого смешения, указывает на то, что между видами существует либо значительное разделение ниш, либо прямая благоприятная связь, и предполагает, что для смешанных сообществ может быть потенциальное преимущество продуктивности по сравнению с монокультурами. Значения RYT менее 1,0 указывают на антагонистические отношения между видами в смешанном сообществе.

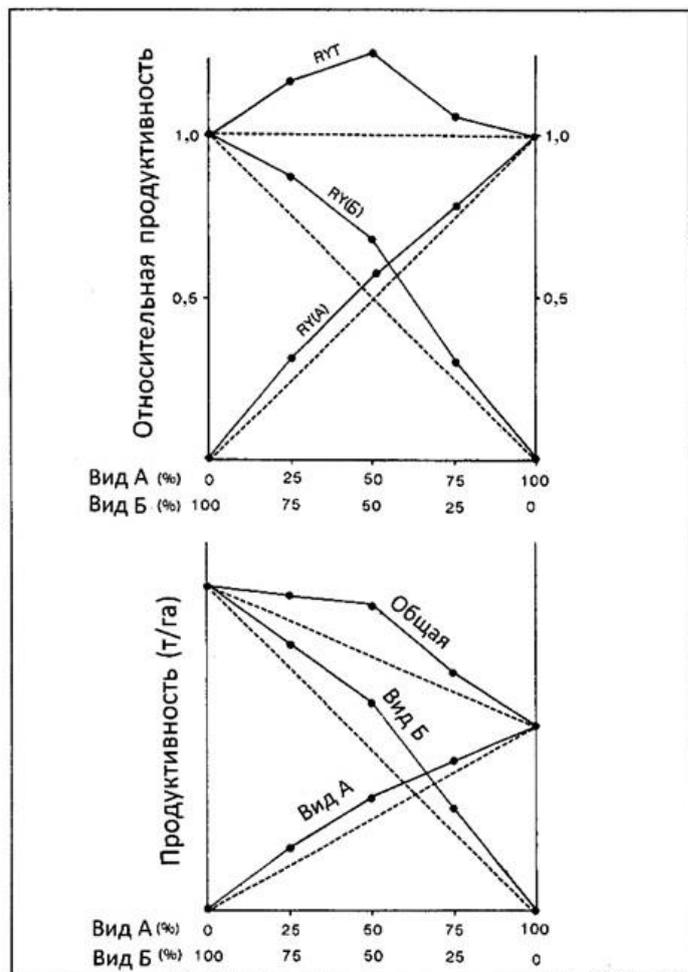


Рис. 2. Результаты гипотетического эксперимента в серии замещения, представленные в виде относительной (а) и абсолютной (б) продуктивности. Пунктирные линии обозначают ожидаемую (теоретическую) продуктивность в результате внутри- и межвидовых взаимодействий. Сплошные линии представляют экспериментальную (фактическую) продуктивность (Kelty, 1992).

Для выявления наиболее высокой продуктивности в этих экспериментах желательно сравнивать абсолютные (а не относительные) её значения. Если один из составляющих видов в монокультуре гораздо более продуктивен, чем другой, смешанные сообщества могут иметь RYT, превышающий 1,0, но не превышающий продуктивность более продуктивного вида в монокультуре (рис. 2 б) (Kelty, 1992).

В древесном пологе теневыносливые виды, как правило, имеют большую массу ассимиляционного аппарата на единице площади и перехватывают больше света, чем светолюбивые виды, потому что при низком уровне освещенности их фотосинтетическая эффективность позволяет большему количеству листьев/хвои выживать в более глубоких слоях кроны (Assmann, 1970; Monsi et al., 1973).

Для более эффективного использования падающего света посредством смешения видов нужно формировать древесный полог таким образом, чтобы его верхняя часть была занята светолюбивым видом, а нижняя – теневыносливым. Чтобы фотосинтетическая способность смешанного полога была выше, чем в монокультуре теневыносливого вида, предложены два варианта смешения (Trenbath, 1981; Vandermeer, 1989).

**Вариант 1.** Светолюбивый вид использует относительно небольшую долю доступного света из-за невозможности его листьев/хвои выживать в более низких, затененных частях полога. Под сомкнутым пологом светолюбивого вида может выживать лишь теневыносливый вид; если его ввести под полог, то общая фотосинтетическая способность смешанного полога превысит таковую теневыносливого вида в монокультуре. При таком типе смешения (смешение А на рис. 3) увеличение продуктивности является результатом большего общего перехвата света за счет добавленной листвы/хвои в подпологе, а не за счет изменения фотосинтетической способности.

**Вариант 2.** Насаждения с несколько иной структурой полога также могут демонстрировать повышенную эффективность использования света и увеличение его общего перехвата (смешение Б на рис. 3). Хвоя на нижних уровнях кроны в монокультуре светолюбивого вида выживает с очень низкой чистой скоростью фотосинтеза, близкой к точке компенсации. На этих нижних уровнях освещенности хвоя теневыносливого

вида использует свет с большей эффективностью. При структуре насаждения, когда подпологовый вид в нижней части полога заменяет хвою светлюбивого вида, то общая фотосинтетическая способность повышается еще и за счет увеличения общего количества перехваченного света.

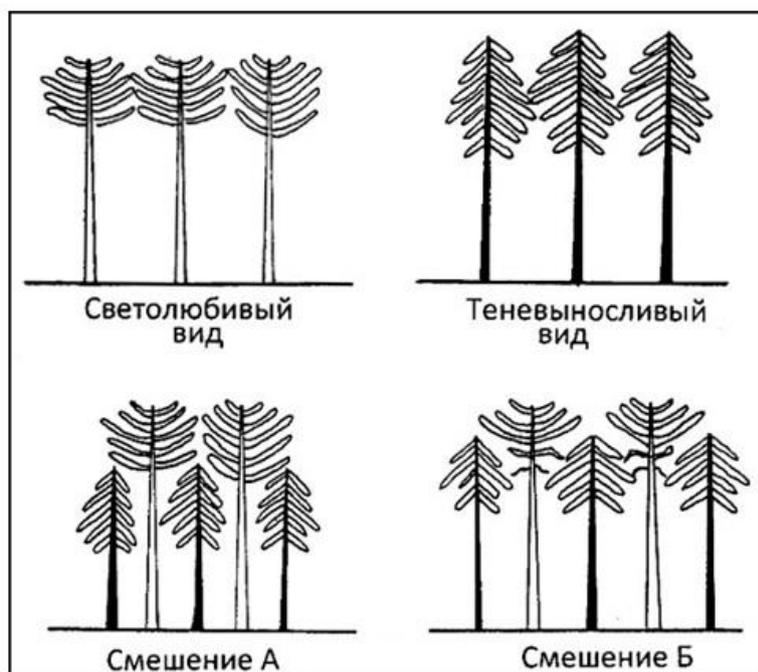


Рис. 3. Профильная схема двух различных схем смешения видов. Смешение А имеет полное разделение крон двух видов в профиле полога, с верхней частью полога, соответствующей пологу светлюбивого вида в монокультуре. При смешении Б крона светлюбивого вида смещена вниз профиля, в следствие чего хвоя теневыносливого вида замещает хвою светлюбивого вида в средней части профиля древесного полога (Keltу, 1992).

Следовательно, исходя из теоретических экологических соображений, существу-

ет потенциальное преимущество продуктивности, которое можно получить путем формирования управляемых лесных насаждений, содержащих более одного древесного вида. В основе этого преимущества лежит фундаментальная теория ниш: два или более видов должны использовать ресурсы по-разному, если они сосуществуют на данном участке (Ewel, 1986; Keltу, 1992). Дифференцированное использование ресурсов между видами позволяет предположить, что виды при совместном произрастании могут использовать ресурсы участка более полно, чем любой отдельный вид, что ведет к повышению общей продуктивности.

Однако связь между дифференцированным использованием ресурсов разными видами и более широким общим использованием ресурсов существует не во всех случаях. Например, возможно, что смесь видов может просто разделить общую ресурсную базу, которую один высокоэффективный вид может полностью использовать сам. В дополнение к разделению ниш, которое потенциально применимо ко всем совместно произрастающим видам, могут существовать определенные сочетания видов, в которых один вид может непосредственно извлекать выгоду из присутствия другого.

Результаты исследований связи между видовым разнообразием и продуктивностью насаждений известны лишь по отношению к малой части возможных видовых сочетаний, и большинство работ посвящено двухвидовому смешению; эффекты увеличения разнообразия до десятков видов и больше пока неизвестны (Keltу, 1992). Вследствие существенных материальных и временных ограничений для проведения подобных исследований на постоянных пробных площадях (Pretzsch et al., 2010) выполняются параллельные исследования на основе имитационного моделирования (Morin et al., 2011) или данных государственной инвентаризации лесов (Vilà et al., 2003).

Таким образом, наиболее простым объектом для исследования эффекта смешения являются долговременные (постоянные) пробные площади, заложенные по альтернативному принципу, т.е. со смешением и без такового, обычно двух древесных видов, различающихся по своей биологии. Рассмотрим несколько примеров подобных исследований.

## 2.1. Смещение конкурирующих видов и эффект группы

Несмотря на теоретическую сомнительность и даже бесперспективность смешения конкурирующих древесных видов, пылкий ум некоторых отечественных\* лесоводов подвигал их на закладку подобных экспериментов в опытных культурах с целью получения практических результатов.

*Pinus sylvestris* L. и *Betula alba* L. (Юнаш, 1952; Олейникова, 1962; Набатов, 1964; Прокопьев, 1978; Фриккель, 1978; Данченко и др., 1991). При посадке хвойных деревьев в смеси с березой будущее хвойных обычно бесперспективно: береза подавляет хвойные древесные виды как в надземном пологе, так и в корнеобитаемом пространстве. Она захватывает своими сосущими корнями верхнюю, наиболее плодородную часть почвы, оттесняя корни хвойных в ниже лежащие слои почвы (Олейникова, 1962) (рис. 4). При смешанных посадках березы с лиственницей или липой береза подавляет их рост не только в зоне конкуренции корней за элементы питания и влагу, но и своими фитонцидами через их биохимические воздействия (Шумаков, 1963; Колесниченко, 1976).

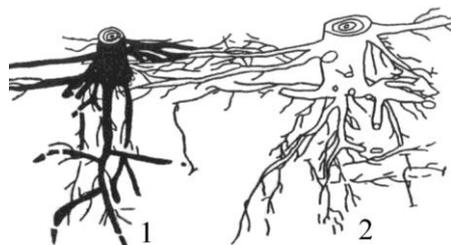


Рис. 4. Экспансия корней березы белой (2) в корнеобитаемое пространство лиственницы сибирской (1) (Фриккель, 1978).

Исследователь дистанционных взаимовлияний древесных растений И.С. Марченко (1976, 1995) пишет, что эффект «сдувания» хвои (рис. 5 и 6) при близком произрастании с березой можно было бы объяснить фитонцидными выделениями, если бы не наблюдалось противоречие в тех случаях, когда при произрастании хвойного дерева под кроной березы его хвоинки были направлены не вверх, а вниз. Если рядом с березой растут сосна, ель или пихта, то хвоинки у них всегда повернуты в сторону от берёзы. Объяснить этот феномен биохимическим воздействием или «охлестыванием» не получается, поскольку та же картина наблюдается при экранировании сосны кварцевым и обыкновенным стеклами. Был проделан опыт, когда весной в крону березы искусственно внедрили ветвь соседней сосны. К осени береза буквально вытолкнула из своей кроны непрошенную гостью. Угнетающее воздействие кроны березы на соседние хвойные деревья осуществляется не путем механического «охлестывания» или аллелопатии (как пишут в учебниках), а действием своего биоэлектрического поля (Марченко, 1995).

Речь идет «о существовании дистантных взаимовлияний древесных растений через собственные излучения» (Марченко, 1983. С. 11). Это - так называемое «митогенетическое» излучение (биополе) за счет энергии биохимических процессов, открытое А.Г. Гурвичем (1944) и подтвержденное последующими исследованиями. Биополе представляет собой ультрафиолетовое излучение растущими тканями в среднем спектральном диапазоне (от 1900 до 3200 Å) очень малой интенсивности (несколько тысяч фотонов / см<sup>2</sup> ·сек), присущее всему живому. Наша нежная белая берёза, оказывается, давит биополем своей листвы на иглы хвойных древесных видов с силой более 4 ньютонов (Марченко, 1976).

-----

\* Под отечеством здесь понимается: до 1991 года – Российская империя, затем Советский Союз, после 1991 года – Российская Федерация.



Рис. 5. Эффект «сдувания» хвои у сосны под влиянием биополя растущей рядом березы (слева) и отсутствие эффекта «сдувания» после усыхания берёзы (справа) (Марченко, 1976).

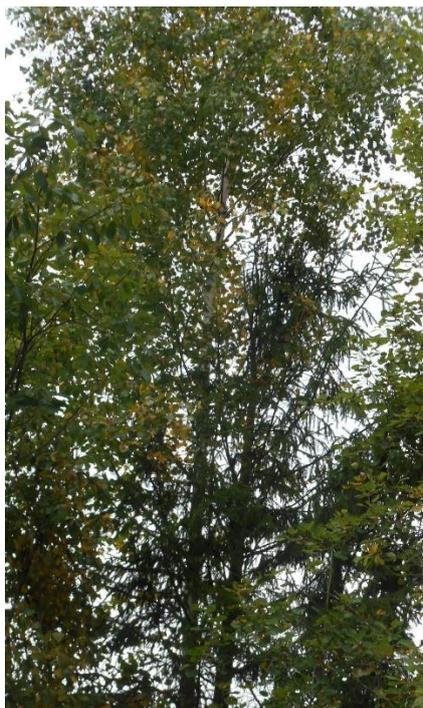


Рис. 6. «Сдувание» хвои ели под воздействием биополя соседней березы (слева – летом; справа – зимой).

В 2013 году (вверху) в зимнее время осевой побег ели, не испытывая давления со стороны голых ветвей березы, выпрямился.

Спустя 5 лет (внизу) берёза полностью подавила рост ели. Уж не это ли явление французским ботаником Франсисом Алле названо «застенчивостью кроны» ели? (цит. по: Манкузо, Виола, 2019).

Фото В.А. Усольцева.



Опыты по смешению сосны и берёзы в культурах в значительной степени были спровоцированы известной мелиорирующей ролью берёзы, формирующей мягкий гумус в отличие от кислого гумуса хвойных, а также меньшей подверженностью сосны в сосново-берёзовых культурах действию подкорнового клопа и соснового шелкопряда в сравнении с чистыми сосновыми культурами. Это давало лесоведам надежду на формирование смешанного сообщества большей устойчивости и продуктивности по сравнению с чистыми (Рахтеенко, 1952; Георгиевский, 1957; Шумаков, 1963; Лавриненко, 1965; Данченко и др., 1991).

Имеющиеся в литературе данные о взаимоотношениях сосны и берёзы в смешанных культурах очень противоречивы. Одни исследователи считают берёзу желательным компонентом в таких культурах (Ткаченко, 1952; Нестеров, 1961; Рубцов, 1964; Неволин, 1969), по мнению других (Олейникова, 1962; Харитонович, Четвериков, 1963; Набатов, 1968) берёза угнетает сосну, а третьи (Романов, 1955; Вересин и др., 1963; Спахов, 1971; Колесниченко, 1976) отмечают положительное влияние берёзы на сосну при условии, что доля берёзы в составе не превышает 30 %.

В Белоруссии исследовались взаимодействия сосны и берёзы на дерново-подзолистых супесчаных почвах в 5-летних культурах шахматной схемы посадки и в естественных 32-35-летних древостоях разного смешения. Продуктивность культур по надземной фитомассе (**таблица**) оказалась наибольшей при составе 9С1Б и 7С3Б и превысила продуктивность чистых культур сосны на 30% и чистых культур берёзы – в 2-3 раза.

Таблица. Надземная фитомасса (т/га) сосны и берёзы в абсолютно сухом состоянии в чистых и смешанных культурах 5-летнего возраста на супесях при густоте посадки 100 тыс. экз/га (Рахтеенко и др., 1976).

Состав культур	10С	9С1Б	7С3Б	5С5Б	3С7Б	1С9Б	10Б
Сосна	4,8	5,7	5,4	2,8	1,4	0,6	-
Берёза	-	0,4	1,0	1,4	2,3	3,0	2,3
Итого	4,8	6,1	6,4	4,2	3,7	3,6	2,3

Исследовав изменение содержания основных элементов минерального питания и лесорастительных свойств почвы при разном смешении сосны и берёзы в культурах и естественных насаждениях, авторы пришли к выводу: «Примесь берёзы в сосновых насаждениях улучшает плодородие почвы и повышает её биологическую активность. Улучшение почвенного питания активизирует процессы роста сосны и тем самым повышает её продуктивность. Оптимальные лесорастительные условия создаются в смешанных сосново-берёзовых насаждениях, в состав которых входило не свыше 30 % берёзы» (Рахтеенко и др., 1976. С. 94).

Преимущества смешанных культур сосны и берёзы по сравнению с чистыми по показателям устойчивости и продуктивности были подтверждены на сухих дюнных песках Бузулукского бора. Здесь смешанные культуры из сосны и берёзы (1:1) оказались более устойчивы к засухе по сравнению с чистыми культурами сосны в тех же условиях. К возрасту 33-34 года высота господствующей части деревьев как в чистых культурах сосны, так и в смешениях с берёзой (1:1, 3:3 и 5:5), оказалась практически одинаковой у сосны и берёзы, варьируя в диапазоне от 10,6 до 10,9 м. При этом в культурах при порядном смешении сосны и берёзы (1:1) корневая система сосны оказалась значительно мощнее и глубже на 1,3 м, чем в чистых культурах сосны (Ахромейко, 1949; Юнаш, 1952). Эти результаты дали основание А.И. Ахромейко и Г.Г. Юнашу утверждать, что до возраста 35 лет совместное произрастание сосны и берёзы в данных условиях «взаимоблагоприятно», и «в этом возрасте межвидовая борьба отсутствует, а существует взаимопомощь» (с. 58). Однако дальнейшая судьба этих двух эксперимен-

тов, проведённых на супесях и песках, в литературе не описана, и их конечные результаты по достижении возраста спелости сосняков неизвестны.

В отличие от описанных выше, в большинстве отечественных экспериментов с сосново-берёзовыми культурами выявлены не «взаимно-отрицательные» и не «взаимно-благоприятствующие», а «односторонне-отрицательные» взаимовлияния (Данченко и др., 1991).

В 1938 году в Нижегородской области были заложены культуры на песчаных почвах на трёх постоянных пробных площадях с разным смешением сосны и берёзы. Количественное соотношение двух видов было примерно одинаковым (3:1), а пространственное размещение – различным: (1) – чередование 6 рядов сосны с 2 рядами берёзы (6:2), (2) – 8 рядов сосны с 2 рядами берёзы (8:2) (при этом соотношение 3:1 обеспечивалось посадкой соответствующих экземпляров берёзы в рядах сосны) и (3) – 3 ряда сосны с 1 рядом берёзы (3:1). К возрасту 29 лет вся сосна в варианте (3) погибла вследствие слабого проявления эффекта группы (Титов, 1978), а запас оставшегося берёзового древостоя составил 283 м<sup>3</sup>/га. Напротив, продуктивность культур по запасу стволов в вариантах (1) и (2) по сравнению с (3) была на 19-25 % выше вследствие более выраженного проявления эффекта группы у сосны, при котором отрицательное влияние берёзы на сосну оказалось минимальным (Прокопьев, 1978).

Необходимо отметить, что в условиях лесостепи Северного Казахстана на черноземе обыкновенном при смешении по схеме 2С1Б к возрасту 23 года сосново-берёзовый древостой удалось сохранить только благодаря своевременной частичной вырубке берёзы. При порядном смешении по схеме 1С1Б в этих же условиях к возрасту 40 лет соотношение запасов берёзы и сосны составило 140 и 9 м<sup>3</sup>/га, или 94 и 6 % соответственно, а к 50-летнему возрасту сосна выпала практически полностью (Данченко и др., 1991). При смешении по схеме 1С1Б сосна попадает в зону непосредственного воздействия со стороны берёзы уже в возрасте 8 лет (рис. 7).

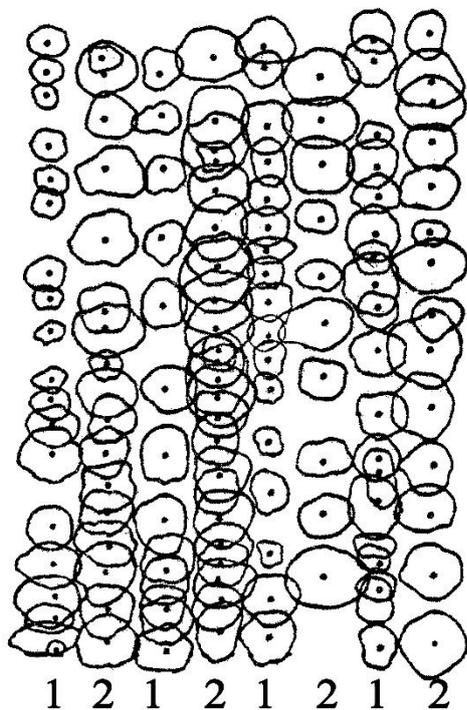


Рис. 7. Проекция крон сосны (1) и берёзы (2) в 8-летних культурах порядного смешения (Данченко и др., 1991).

У 20-26 % деревьев сосны верхушечный побег в 8-летнем возрасте повреждён, и эта часть древостоя сосны уже утратила возможность нормального роста, а к возрасту 20 лет число деревьев с обломанным верхушечным побегом достигает 50 %. Сделан вывод, что создание берёзово-сосновых культур нельзя рассматривать как меру, направленную на повышение продуктивности древостоев (Данченко и др., 1991).

Опыт по смешению древесных видов, заложенный на суглинках в Подмоскowie с чередованием рядов сосны и берёзы (1:1), в сравнении с чистыми культурами сосны, заложенными там же, дал иной результат. К возрасту 23 лет запасы смешанного древостоя (145 м<sup>3</sup>/га) и чистого сосняка (146 м<sup>3</sup>/га) оказались практически одинаковыми, но в смешанных культурах доля сосны в запасе как стволовой древесины, так и корней, составила лишь 21 %. Кроны сосен в смешанном насаждении были значительно угнетены кронами берёзы, при этом накопление свободных сахаров в хвое было существенно ниже по сравнению с хвоей чистого сосняка, что свидетельствовало о более активном процессе ассимиляции в последнем случае (Олейникова, 1962).

В Нижегородской области в 30-летних культурах сосны с примесью берёзы состояние сосны (редкое охвоение побегов и пожелтение хвои, размеры крон и площадь их проекций) также было значительно хуже по сравнению с чистыми культурами сосны, заложенными там же. Соответственно запас смешанных сосново-берёзовых культур при составе 7С3Б оказался на 18-27 % ниже по сравнению с чистыми сосняками. Сделан вывод, что примесь 20-30 % берёзы снижает рост и развитие сосны, замедляет смыкание культур, формирует значительно большее число ослабленных деревьев, чем в чистых культурах сосны, и на этом фоне некоторое повышение плодородия почвы при примеси берёзы теряет своё значение (Набатов, 1964).

По результатам экспериментов, проведённых Д.Д. Лавриненко (1965), в условиях Украины на плодородных сугрудках и богатых суборях, создавать сосново-берёзовые культуры не следует. На бедных же суборях и борových почвах прослеживается положительное влияние берёзы на устойчивость сосны, а снижение ее угнетающего влияния на сосну обеспечивается полосной (кулисной) посадкой сосны, а также введением берёзы на 2-3 года позднее сосны.

Таким образом, в первые десятилетия (до 30-40 лет) роста смешанных сосново-берёзовых культур влияние берёзы на сосну в отношении их продуктивности и устойчивости может быть отрицательным или положительным в зависимости от почвенных условий и схем смешения. Порядное (1:1) смешение сосны и берёзы в культурах практически повсеместно рано или поздно приводит к выпадению сосны из состава древостоя вследствие односторонне-отрицательного влияния со стороны берёзы. Увеличение числа рядов сосны (в виде кулисной посадки), перемежающихся с 1-2 рядами берёзы, повышает сохранность сосны (эффект группы), но в большинстве случаев приводит к снижению общего запаса по сравнению с чистыми сосняками, особенно по мере взросления культур. Как могут складываться взаимоотношения сосны и берёзы в возрастном диапазоне от 50 до 100 лет, и доживает ли при таком соседстве сосна до возраста спелости, неизвестно.

Наблюдаемые в наших лесах спелые смешанные сосново-берёзовые естественные древостои с улучшенными показателями плодородия почвы и повышенной её биологической активностью по сравнению с чистыми сосняками к описанным выше взаимодействиям сосны и берёзы в культурах не имеют отношения, поскольку конкурентные условия сосны и берёзы в естественных условиях складываются, скорее всего, иначе: они могут расти в разных ярусах, особенно в молодом возрасте, и соответственно иметь разный возраст. Например, если в таёжной зоне на вырубках в возрасте 5 лет древостои имеют состав 10Б, то в 15 лет – 6С4Б, в 40 лет – 7С3Б и в 60 лет – 8С2Б (Лавриненко, 1965).

***Larix Mill.* и *Betula alba L.*** (Кучерявых, 1948; Тимофеев, 1961; Протасов, 1965; Салмина, 1973; Верзунов, 1975; Колесниченко, 1976; Данченко и др., 1991). Результаты смешанных посадок лиственницы и берёзы часто несопоставимы с чистыми культурами, а иногда – прямо противоположны. Есть, например, свидетельство, что лиственница в смеси с лиственными видами произрастает более успешно, чем с хвойными, из которых ель является худшим компонентом (Кучерявых, 1948). Напротив, В.П. Тимофеев (1961) не рекомендует порядное смешение лиственницы с берёзой, поскольку в первые годы жизни берёза растёт быстрее, обгоняет в росте лиственницу и угнетает её. А.И. Верзунов (1975) в условиях Казахского мелкосопочника дифференцирует влияние на лиственницу лиственных видов и отмечает положительную роль клена татарского и липы мелколистной, но отрицательную – берёзы повислой и клена ясенелистного.

В 4-летнем возрасте в смешанном с лиственницей сообществе берёза снижает рост лиственницы по сравнению с вариантом без участия берёзы на 15-25%, в то же время берёза повышает свой рост в смеси с лиственницей на 10-14% по сравнению с чистым берёзовым сообществом. В отличие от берёзы, липа в смеси с лиственницей

повышает и рост лиственницы на 20-24%, и свой рост на 7-16% по сравнению с чистыми посадками (Колесниченко, 1976). При смешении с берёзой лиственница растёт хуже, чем в чистых насаждениях, также и в старших возрастах (Салмина, 1973).

В условиях Северного Казахстана, независимо от схем смешения лиственницы и берёзы, показатели сохранности и роста лиственницы хуже, чем берёзы. При порядном смешении (1:1) к возрасту 15 лет высота и диаметр стволов у лиственницы достигают лишь 50 % показателей берёзы (Данченко и др., 1991), что согласуется с данными А.Н. Протасова (1965). Бóльшая конкурентоспособность берёзы по сравнению с лиственницей в культурах подтверждается также более полным использованием пространства ризосферы (см. рис. 4). В результате экспансии корней берёзы в корнеобитаемое пространство лиственницы они сдавливают корневую систему последней и уменьшают объём почвы, используемый лиственницей. Какова физическая природа таких взаимодействий? Может быть, это обыкновенный звук, издаваемый в результате разрыва клеточной стенки в процессе роста клеток, как считают С. Манкузо и А. Виола (2019)? Или всё же взаимодействуют биополя?

В этих условиях лиственница развивает корневую систему в более глубоких слоях почвы по отношению к берёзе. Но при недостаточном атмосферном увлажнении почвы в степной зоне более глубокое проникновение корней лиственницы не позволяет ей заметно улучшить обеспечение влагой и элементами питания. Сделан вывод, что в степной зоне лиственница в культуре значительно уступает берёзе по накоплению биомассы и сильно угнетается ею при контактном расположении их рядов. Поэтому создавать смешанные берёзово-лиственничные культуры здесь нецелесообразно (Данченко и др., 1991).

*Pinus sylvestris* L. и *Larix sibirica* L. (Кламрот, 1929; Яблоков, 1934; Енькова, Науменко, 1957; Харитонов, Видякова, 1965; Шебалов, 1968, 1976; Верзунов, 1975; Тимофеев, 1981; Поляков и др., 1986; Кузьмичев, Секретенко, 2001). По результатам анализа роста лиственнично-сосновых культур в Лесной опытной даче ТСХА в Подмоскowie В.В. Паракин (1993) пришёл к выводу, что лиственница при посадке с сосной лучше использует занимаемое пространство, и в результате формируются более устойчивые древостои по сравнению с чистыми. Однако большинство исследователей культур подобного смешения не столь категоричны. По мнению В.В. Кузьмичева и О.П. Секретенко (2001), до смыкания полога освещаемая на всю длину кроны лиственница растёт быстрее сосны. Но после смыкания крон наблюдается торможение роста лиственницы со стороны сосны, обусловленное затенением густо охвоенными ветвями последней нижней части ажурной кроны лиственницы, и сосна постепенно вытесняет её, формируя сосновые насаждения с примесью лиственницы.

В степной зоне Северного Казахстана на суглинистых черноземах с гумусовым горизонтом мощностью около 1 м в смешанных лиственнично-сосновых культурах (схема посадки неизвестна) до 10-12-летнего возраста лиственница значительно отстает от сосны по всем таксационным показателям. К 15 годам у обеих пород выравниваются высоты, а к 20 годам – диаметры стволов. Но к 25-летнему возрасту лиственница по высоте превышает сосну на 1,6 м, а к 50-летнему возрасту высоты обоих древесных видов снова выравниваются (Енькова, Науменко, 1957).

Подобный переменный успех в условиях конкурентного роста сосны и лиственницы наблюдался и на других объектах, но с иным чередованием темпов роста. Так, на Среднем Урале, на плодородных почвах Южного Урала и на южных черноземах Северного Казахстана в течение 20 лет после посадки взаимоотношения сосны и лиственницы складывались в пользу последней (Харитонов, Видякова, 1965; Шебалов, 1968, 1976; Верзунов, 1975), при этом в подземной сфере обнаружено развитие корней лиственницы в направлении к корням сосны и, напротив, - уклонение корней последней от скопления корней лиственницы. Последнее явление характерно и для надземной сфе-

ры: радиус крон сосны всегда больший в сторону рядов своего вида, чем в сторону контактирующих лиственниц. Однако, начиная с возраста 25 лет, в условиях Северного Казахстана роли двух видов меняются на противоположные, и лиственница начинает уступать в росте сосне в степени, пропорциональной доле участия последней в составе (Верзунов, 1975). Аналогичная закономерность чередования ролей лиственницы и сосны установлена не только на богатых почвах Урала и Северного Казахстана, но и на песчаных почвах Московской и Вологодской областей (Тимофеев, 1977, 1981; Поляков и др., 1986), а также на Украине (Никитин, 1966). В то же время на свежих и влажных сугрудках сосна и лиственница в лесостепной Украине в смешанных культурах к возрасту 50-60 лет сохраняются в насаждении в одинаковой степени (Лавриненко, 1965).

На дерново-подзолистой супеси восточного предгорья Среднего Урала (Талица) сосна и лиственница в культуре в возрасте 51 года растут успешно, однако последняя начинает уступать сосне по приросту: в высоту – на 10 % и по диаметру – на 33 % (Харитонов, Видякова, 1965). Достоверных сведений о дальнейшей судьбе лиственнично-сосновых культур в упомянутых регионах нет.

Интересный результат получен на двух участках 90-летних лиственнично-сосновых культур, заложенных на черноземах омской лесостепи Н.А. Грибановым: на первом доля лиственницы по запасу возрастает с 20 до 50 %, а на втором сохраняется на уровне 20 %. Размещение сосен на обоих участках равномерное. Поскольку на первом участке лиственница изначально была представлена пространственно обособленными группами, а на втором ее размещение имеет случайный характер, сделан вывод, что конкурентное давление на лиственницу со стороны сосны больше, чем на сосну со стороны лиственницы, а групповое размещение лиственницы позволяет ей более успешно противостоять негативному влиянию со стороны сосны (Кузьмичев, Секретенко, 2001). По-видимому, неслучайно в средней полосе России и в Западной Европе почти все попытки разведения лиственницы с сосной привели в конечном итоге к отрицательным результатам (Klamroth, 1929; Яблоков, 1934).

Таким образом, совместное культивирование сосны и берёзы, лиственницы и берёзы, сосны и лиственницы характеризуется «односторонне-отрицательными» взаимовлияниями древесных видов, т.е. угнетающим влиянием одного из видов на другой. Подобные смещения, несмотря на переменный успех в росте того или иного вида в возрастном диапазоне, в конечном итоге, как правило, дают меньшую общую продуктивность по сравнению с чистыми культурами. Групповой характер размещения вида, подверженного отрицательному влиянию со стороны «партнёра», повышает устойчивость сообщества и снижает потерю его продуктивности по сравнению с равномерным смешением.

В отечественной практике лесоразведения имеется опыт создания культур со смешениями иных видов, отличных от выше рассмотренных, в частности, дуба и ели, ели и осины, дуба и лиственницы, сосны и липы, сосны и дуба, дуба и ясеня, дуба и липы, дуба и клёна; берёзы и дуба с разными кустарниками, но многие из названных опытов не имеют преобладающего теоретического и практического значения либо были подвержены природным и антропогенным нарушениям (Харитонович, 1948; Лавриненко, 1965; Яруткин, 1968; Рахтеенко, Мартинович, 1968; Рахтеенко и др., 1976; Данченко и др., 1991) и здесь не рассмотрены.

## 2.2. Смешение комплементарных видов

***Pinus sylvestris* L. и *Picea abies* (L.) Karst.** (Тимофеев, 1974; Прокопьев, 1976; Bielak et al., 2014). Сосна и ель, характеризуясь разной степенью светолюбия и морфологией корневых систем, как уже отмечалось, проявляют при совместном произрастании свойства комплементарности. В таежной зоне Пермского края при порядной схеме

смешения и чередовании видов в ряду (1:1) елово-сосновые культуры, заложенные на хорошо дренированной супеси, подстилаемой тяжелым суглинком, к возрасту 72 года достигли запаса 661-697 м<sup>3</sup>/га, в то время как чистые культуры ели того же возраста в тех же условиях характеризовались запасом от 408 до 529 м<sup>3</sup>/га, т.е. прибавочный запас за счет примеси сосны составил от 32 до 62 %. Соответственно текущий годичный прирост по запасу в смешанном древостое составил 11,6-13,7 м<sup>3</sup> по сравнению с аналогичным показателем чистых еловых культур 9,4-9,9 м<sup>3</sup>, т.е. прибавочный прирост составил от 23 до 37 %. Таким образом, в данных условиях произрастания сформировался практически одноярусный елово-сосновый древостой, в котором ель уступает сосне по высоте стволов лишь на 6-7% (Прокопьев, 1976).

Иначе сложились взаимоотношения сосны и ели на суглинках в типе леса сложный бор в Подмосковье. При аналогичной схеме посадки (1:1) ель с первых же лет после посадки резко отстала от сосны по высоте стволов и сформировала густой второй ярус. К возрасту 36 лет его запас был на уровне 7 % по отношению к запасу основного соснового яруса, а к 64 годам после сильной засухи он полностью выпал из состава древостоя. Оставшаяся сосна к этому времени имела запас 336 м<sup>3</sup>/га, который к возрасту 78 лет снизился до 204 м<sup>3</sup>/га (Тимофеев, 1974).

На другом участке при той же схеме смешения и на тех же почвах позиции сосны во взаимоотношениях с елью оказались более сложными. В первые десятилетия ель численно преобладала над сосной и входила как в первый, так и во второй ярус. Сосна в возрасте 50-60 лет стала расти медленнее, чем ель, но в возрасте 65-70 лет после сильной засухи еловая часть древостоя стала усыхать, а сосновая часть древостоя, лишенная боковой защиты от ветра, в возрасте 85 лет не выдержала урагана, и к 90-летнему возрасту насаждение практически распалось. Несмотря на катастрофическую роль внешних факторов в формировании сосново-еловых культур в Подмосковье, в обоих рассмотренных случаях ель, как примесь к сосне, положительно повлияла на продуктивность культур, обеспечив повышенный общий прирост и запас (Тимофеев, 1974).

Изложенные выше итоги выращивания отечественными лесоводами смешанных культур за редким исключением основывались на краткосрочных и даже одноразовых наблюдениях за их ростом, и в большинстве случаев окончательные результаты смешения по достижении такими культурами возраста спелости главной породы не приводятся. Напротив, в зарубежной литературе в последние годы появилось немало публикаций, посвященных результатам выращивания смешанных культур за длительный период.

В Польше было проведено исследование на постоянных пробных площадях с разными схемами смешения сосны и ели, которые находятся под постоянным наблюдением уже более 100 лет (Bielak et al., 2014). Периодически выполнялись измерения годичного прироста и запаса стволовой древесины, и полученные результаты сопоставлялись между смешанными и чистыми древостоями. По причине отсутствия чистых культур ели, продуктивность ельников оценивалась по имеющимся таблицам хода роста. Чтобы оценить влияние влагообеспечения на эффект смешения, использован индекс сухости (эффективности осадков) Де Мартона (Martonne, 1926), представляющий отношение среднего количества осадков (мм) к средней температуре плюс 10 (Т+10°С) за определённый период. Установлено, что смешанные древостои имеют прирост по запасу, больший на 41% по сравнению с приростом чистых древостоев. На видовом уровне сосна и ель получают в результате смешения прибавочную продуктивность соответственно 34 и 83 %. В жёстких климатических условиях прибавочная продуктивность смешанных древостоев возрастает за счет эффекта кооперации (взаимодополнения) обоих видов в нише, в то время как в периоды с благоприятными климатическими условиями снижается за счет конкуренции. Выявленная прибавочная продуктивность

как эффект смешения сосны и ели, позволяет предполагать, что в условиях изменения климата смешение сосны и ели предпочтительнее выращивания чистых древостоев.

***Eucalyptus saligna* Sm. и *Albizia falcataria* (L.) Fosberg** (DeBell et al., 1997). Продуктивность эвкалиптовых плантаций (*Eucalyptus saligna*) на Гавайях обычно ограничена низким уровнем доступного азота, а применение синтетических азотных удобрений дорого и непрактично. Поэтому формируют смешанные насаждения, в которых вторым компонентом является мелиорант *Albizia falcataria*, обогащающий почву азотом. Его корни образуют симбиоз с некоторыми почвенными бактериями, фиксирующими атмосферный азот. Альбиция - это крупное листопадное дерево высотой до 40 м с широкой, плоской кроной и цилиндрическим стволом диаметром до 1 м, очищенным от сучьев до высоты 20 м. Заложен эксперимент, в котором *Eucalyptus* и *Albizia* введены в пяти вариантах смешения, каждый из которых сопоставлялся между собой, а также с чистыми насаждениями как эвкалипта, так и альбиции. При этом в чистое насаждение эвкалипта периодически вносилось азотное удобрение. Прирост эвкалипта возрастал по мере увеличения доли альбиции в насаждении от 11 до 66 %, а его высота и диаметр ствола при 34%-м и большем участии альбиции были равны или больше, чем у эвкалипта в чистом удобренном насаждении. В 10-летнем возрасте общая фитомасса смешанного насаждения с долей альбиции 50 и 66 % была соответственно на 30 и 46 % выше, чем в чистом удобренном эвкалиптнике, и на 10 и 24 % больше, чем в чистом насаждении альбиции. Этот эффект смешения возрастал по мере роста насаждений (DeBell et al., 1997).

***Castanea sativa* Mill. и *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco** (Nunes et al., 2014). На севере Португалии был заложен эксперимент по смешению каштана посевного (*Castanea sativa*) и дугласии (*Pseudotsuga menziesii*) в количестве 21 пробной площади, каждая размером 512 м<sup>2</sup>. Чистые насаждения каштана и дугласии представлены в трех повторностях того и другого вида, соотношение каштана и дугласии 1:3 и 1:1 представлено соответственно в 9 и 6 повторностях, с одинаковым общим числом деревьев в каждой. В возрасте 7, 11, 15, 17, 19, 27 и 28 лет была проведена их таксация, а в последнем случае определена также надземная чистая продукция. Дугласия как компонент смешанного древостоя показала более высокие значения высоты, диаметра ствола и надземной фитомассы по сравнению с каштаном. На первых этапах роста смешанные и чистые насаждения не отличались по надземной фитомассе, но с возрастом смешанные древостои в нарастающей степени стали характеризоваться большей продуктивностью за счет стратификации полога и лучшего использования ресурсов среды (Nunes et al., 2014).

***Picea abies* (L.) H.Karst. и *Fagus sylvatica* L.** (Pretzsch et al., 2010). Использованы данные 23 постоянных пробных площадей с чистыми и смешанными насаждениями ели обыкновенной (*Picea abies*) и бука европейского (*Fagus sylvatica*), охватывающих экологический градиент от бедных и сухих до богатых и влажных лесорастительных условий по всей Центральной Европе. Эффект смешения двух видов на пробной площади оценивается путем сопоставления фактической ( $P$ ) и расчетной ( $\dot{P}$ ) продуктивности, выраженной годичным приростом запаса стволов или годичным приростом надземной фитомассы. Если  $P > \dot{P}$ , то получаем положительный эффект смешения, а если наоборот  $P < \dot{P}$ , то эффект смешения отрицательный. Расчетная продуктивность определяется по соотношению

$$\dot{P} = P_{sp}m_{sp} + P_{be}m_{be}, \quad (3)$$

где  $P_{sp}$  и  $P_{be}$  – продуктивность чистого древостоя соответственно ели и бука;  $m_{sp}$  и  $m_{be}$  – доли соответственно ели и бука в общей надземной продуктивности смешанного древостоя. Известно, что эффект смешения ( $P - \dot{P}$ ) или причина завышенной или заниженной продуктивности смешанного древостоя по отношению к чистому, лежит в преоб-

ладании или кооперации (итог: повышение продуктивности), или конкуренции (итог: занижение продуктивности) в древостое. Тот и другой процессы обычно проявляются одновременно, что затрудняет экспериментальное разделение их эффектов (Callaway, Walker, 1997). В данном случае в величине ( $P-P'$ ) отражён чистый эффект кооперации и конкуренции, который в зависимости от условий произрастания варьирует от -46 до +138%. Иными словами, смешанные и чистые древостои ели и бука на достоверном уровне не различаются по показателю надземной фитомассы, что может быть результатом проводимых рубок ухода умеренной интенсивности, уравнивающих густоты смешанных и чистых древостоев. Тем не менее, усреднённая величина превышения годовичного прироста фитомассы смешанных древостоев по отношению к совокупности чистых составила 20%, и это превышение начинает проявляться только после смыкания древесного полога.

Прибавочная продуктивность рассмотренных смешанных древостоев является результатом действия двух различных механизмов. В худших (бедных и сухих) условиях, где выявлено наибольшее превышение продуктивности, примесь бука к ели даёт кооперативный эффект и вызывает увеличение продуктивности смешанных древостоев в сравнении с чистыми. Напротив, в лучших (богатых и влажных) условиях названное превышение продуктивности проявляется реже, при этом ель снижает внутривидовую конкуренцию, характерную для чистых буковых древостоев. Таким образом, в худших лесорастительных условиях примесь бука к ели повышает продуктивность смешанных древостоев, а в лучших условиях продуктивность буковых древостоев увеличивается благодаря примеси ели.

***Quercus petraea* (Matt.) Liebl., *Quercus robur* L. и *Fagus sylvatica* L.** (Pretzsch et al., 2013a). Смешанные древостои бука (*Fagus sylvatica*) и дуба (*Quercus petraea* и *Quercus robur*) имеют широкое распространение на территории Европы. Используются данные 37 постоянных пробных площадей с чистыми и смешанными насаждениями дуба скального и черешчатого, с одной стороны, и бука европейского – с другой, заложенных на территории Германии, Польши и Швейцарии. Установлено, что годовичная продукция фитомассы смешанных древостоев дуба и бука в сравнении с чистыми в среднем выше на 30 %, или 1,7 т/га, вследствие эффекта кооперации обоих видов. Однако, фактически прибавочная продукция смешанных древостоев варьировала от положительных значений на бедных местообитаниях вследствие эффекта комплементарности до отрицательных значений в лучших условиях произрастания вследствие конкуренции. Расчеты показали, что прибавочная продукция смешанных древостоев по запасу и фитомассе в зависимости от лесорастительных условий изменяется от плюс 50 до минус 10 %. Сделан вывод, что анализируемые смешанные древостои произрастают в соответствии с гипотезой стрессового градиента и что соотношение продуктивности смешанных и чистых древостоев зависит от качества лесорастительных условий. Вследствие этого адекватное смешение видов должно обеспечивать повышенную продуктивность как в условиях стабильной окружающей среды, так и при изменении климата (Kölling, Zimmermann, 2007; Manthey et al., 2007; Pretzsch et al., 2013a).

***Pinus sylvestris* L. и *Fagus sylvatica* L.** (Pretzsch et al., 2015; Rio et al., 2017). Используются данные 93 постоянных пробных площадей, объединённых в 31 триплет, каждый из которых включал одно смешанное насаждение, одно чистое сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*) и одно чистое бука европейского (*Fagus sylvatica*). Охвачен экологический градиент от сухих до влажных условий произрастания на территории Европы от Испании до Украины и от Литвы до Болгарии.

Таксация сомкнутых древостоев и взятие кернов для определения годовичного прироста на 60-80-летних деревьях позволили понять, как смешение видов изменяет структуру, динамику и продуктивность по сравнению с соседними чистыми насаждениями. В смешанных древостоях запас древесины, густота, прирост площади сечений и при-

рост по запасу оказались выше по отношению к средневзвешенным значениям соседних чистых древостоев соответственно на 12, 20, 12 и 8 %. Сосна и бук способствовали в равной степени как формированию прибавочной продуктивности, так и повышенной густоты смешанных древостоев в сравнении с чистыми. В смешанных древостоях средний диаметр и высота сосны обыкновенной были выше соответственно на 20 и 6 %, в то время как прирост бука как по диаметру, так и по высоте, был ниже на 8 % по сравнению с чистыми. Завышение как продуктивности, так и густоты смешанных древостоев было независимо от класса бонитета, прироста и запаса древостоя, а также климатических переменных, несмотря на значительные различия среднегодовых осадков (520-1175 мм), среднегодовой температуры (6-10,5 °C) и индекса сухости Мартона (28-61 мм/°C) на всех пробных площадях.

Сделан вывод, что смешение сосны и бука в условиях Европы потенциально полезно для повышения продуктивности лесов в широком спектре местообитаний и климатических условий. Учитывая значительное завышение прироста площади сечений, но отсутствие какой-либо связи с классом бонитета и климатическими показателями, сделано предположение, что завышение продуктивности и густоты смешанных древостоев по сравнению с чистыми является результатом нескольких различных взаимодействий, связанных с обеспечением светом, влагой и элементами питания. Полученные результаты актуальны в плане теоретической экологии и лесохозяйственной практики, ориентированной на перевод чистых насаждений в смешанные и на их адаптацию к изменению климата (Pretzsch et al., 2015).

Используя те же данные 93 постоянных пробных площадей, объединённых в 31 триплет, Дель Рио с соавторами (Rio et al., 2017) пошли дальше и попытались выявить факторы, определяющие выше упомянутую темпоральную стабильность продуктивности смешанных сосново-буковых насаждений Европы на уровнях древостоя, древесного вида и особи с оценкой *прибавочной продуктивности, асинхронности видов и сдвигов в их взаимодействии*. Так как это наиболее продвинутое исследование сравнительной продуктивности чистых и смешанных культур двух комплементарных видов, рассмотрим его результаты более детально.

Поскольку количество исследований, касающихся взаимосвязи между разнообразием и темпоральной стабильностью продуктивности на основе эмпирических данных для лесных сообществ (DeClerk et al., 2006; Jucker et al., 2014), намного меньше по сравнению с луговыми сообществами, что связано с известной большей трудоёмкостью проведения экспериментов с древесными видами по причине большей продолжительности их жизни, а также с трудностями осуществления исследований в естественных экосистемах, где взаимодействуют многие неконтролируемые факторы, авторы (Rio et al., 2017) выбрали два вида, *Pinus sylvestris* L. и *Fagus sylvatica* L., произрастающих в одновидовых и смешанных древостоях в широком диапазоне их ареалов.

Подобный план позволял сделать вывод об общем влиянии этого смешения на темпоральную стабильность продуктивности, принимая во внимание большую пространственную изменчивость условий произрастания в пределах Европы. Это смешение было выбрано также потому, что оно включает в себя сочетание видов с различными функциональными особенностями, которые могут вызвать взаимодополняемость видов, в том числе видов ранних и поздних сукцессий, светолюбивых и теневыносливых, хвойных и лиственных. Поскольку смешение *P. sylvestris* и *F. sylvatica* обладает значительным эффектом с точки зрения продуктивности и структурной неоднородности (Pretzsch et al., 2015, 2016), оно может служить модельной системой для других распространенных сочетаний функционально различающихся видов.

Поэтому основная задача исследователей (Rio et al., 2017) состояла в том, чтобы установить, повышает ли смешение видов с контрастными свойствами темпоральную стабильность продуктивности на различных организационных уровнях (древостоя, вида

и дерева), и если да, то выяснить основные определяющие механизмы, чтобы лучше понять межвидовую динамику *P. sylvestris* – *F. sylvatica* и сопоставимых смешений. Основные гипотезы следующие: (I) продуктивность с возрастом изменяется в смешанных древостоях в меньшей степени по сравнению с чистыми на уровне сообщества, но не вида и особи; (II) в этой модели смешения динамика взаимодействий видов является одним из основных факторов, стабилизирующих продуктивность вследствие их разных функциональных свойств; и (III) пространственное варьирование между местопроизрастаниями в плане влияния смешения на темпоральную стабильность продуктивности может быть частично объяснено условиями окружающей среды.

Исследования *темпоральной стабильности и прибавочной продуктивности* культур выполнены за период 15 лет (1999-2013 гг.). Взяты керны, определены по ним приросты площади сечения и через соответствующие регрессии рассчитаны приросты площади сечения всего древостоя и каждого из древесных видов. При оценке искомого показателя на уровне дерева учитывались лишь господствующие и согосподствующие деревья, поскольку реакция дерева на изменение внешних условий, а также на внутри- и межвидовую конкуренцию, зависит от положения дерева в пологе (Rio et al., 2017).

Темпоральная стабильность на различных информационных уровнях рассчитана как обратная величина коэффициента вариации за 15-летний период, т.е. как отношение среднего значения прироста площади сечения к стандартному отклонению. Показатель темпоральной изменчивости бывает предпочтительнее коэффициента вариации, поскольку последний уменьшается по мере увеличения стабильности и стремится к нулю (Lehman, Tilman, 2000). Для каждого организационного уровня рассчитаны показатели среднего значения, стандартного отклонения и темпоральной стабильности (Rio et al., 2017).

Влияние смешения видов на темпоральную стабильность продуктивности на уровнях древостоя и вида анализировалось с использованием линейной модели смешанного типа с включением состава древостоя в качестве фиксированного фактора. На уровне древостоя вначале сравнивались смешанные и моновидовые сообщества и затем рассматривалась видовая специфика моновидовых пробных площадей. Для снижения неоднородности остаточной дисперсии данные преобразованы путём логарифмирования:

$$\ln(TS_{ij}) = (a_0 + a_{0j}) + a_1 \cdot (\text{состав}) + \epsilon_{ij}, \quad (4)$$

где  $TS_{ij}$  – темпоральная стабильность прироста площади сечения на  $i$ -й пробной площади  $j$ -го триплета; состав представлен фиктивной переменной двух уровней (смешанного и моноспецифичного) либо трёх уровней (смешанного, моноспецифичного для сосны и то же – для бука;  $a_0$  и  $a_1$  – оцениваемые параметры уравнения;  $a_{0j}$  – поправка на автокорреляцию внутри триплета (Rio et al., 2017).

Оценивались факторы, потенциально влияющие на темпоральную стабильность, такие, как обилие видов или их процентное соотношение, климатические характеристики и видовой состав. На уровне дерева применена аналогичная модель с дополнительной переменной - размером дерева. При оценке влияния смешения на темпоральную стабильность на различных организационных уровнях вначале определялся эффект смешения в виде отношения темпоральной стабильности смешанных и моновидовых древостоев ( $TS_{mix}/TS_{mono}$ ), и затем анализировалась корреляция между полученными значениями названного отношения на уровнях древостоя, вида и дерева (Rio et al., 2017).

Наличие прибавочной продуктивности или, напротив, ее снижение в триплетах на уровне древостоя определялось с использованием продукционного отношения RPP (Harper, 1977):

$$RPP = \sum BAI_{i,mix} / BAI_{i,mono}, \quad (5)$$

где  $BAI_{i,mix}$  – фактический прирост площади сечения (продуктивность)  $i$ -го вида в смешанном древостое и  $BAI_{i,mono}$  – то же, в монокультуре. Если  $RPP > 1$ , то имеет место прибавочная продуктивность, а если  $RPP < 1$ , то, напротив смешанный древостой менее продуктивен в сравнении с чистым (одновидовым). Показатели  $RPP$  определены для каждого триплета за каждый год 15-летнего периода и затем получены их средние значения (Rio et al., 2017).

Для определения прибавочной продуктивности на уровне вида использован показатель относительной продуктивности  $RP_i$ , т.е. отношение фактической продуктивности  $i$ -го вида в смешанном древостое (на 1 га) к фактической продуктивности соответствующего вида в монокультуре

$$RP_i = (BAI_{i,mix}/m_i) / BAI_{i,mono}, \quad (6)$$

где  $m_i$  – доля площади сечения  $i$ -го вида в смешанном древостое для данного года. По аналогии с  $RPP$ , относительный показатель  $RP_i$  рассчитывался для каждого года, затем усреднялся за 15 лет, и рассматривалось влияние возрастных изменений на видовой состав древостоя. Используя критерий Стьюдента, проверялась статистическая значимость отличия от 1 средних значений  $RPP$  и  $RP_i$  со знаком плюс или минус. На разных организационных уровнях рассчитывалось соотношение между прибавочной продуктивностью и темпоральной стабильностью в форме простой линейной модели. На уровне древостоя анализировалось возможное влияние  $RPP$  на темпоральную стабильность в смешанных сообществах ( $TS_{mix}$ ) и на эффект смешения ( $TS_{mix}/TS_{mono}$ ). На уровне древесного вида оценивалось соотношение между  $RP_i$  и эффектом смешения, т.е. относительной темпоральной стабильностью (Rio et al., 2017).

Установлено, что на уровне древостоя темпоральная стабильность годового прироста площади сечения в монокультурах в среднем на 15 % ниже, чем в смешанных древостоях, и составляет соответственно 4,99 и 5,90. При рассмотрении монокультур установлено, что темпоральная стабильность в чистых древостоях бука на 17 % и в чистых древостоях сосны на 13 % ниже, чем в соответствующих смешанных. Достоверного влияния климатических показателей и видового состава на эти соотношения не выявлено. Между древостоями разного состава также не выявлено значимых различий по среднему значению и стандартному отклонению показателя  $BAI$  (Rio et al., 2017).

Аналогичным образом на уровне древесного вида не выявлено достоверных различий темпоральной стабильности прироста площади сечения на 1 га между смешанными и чистыми древостоями. Однако для сосны среднее значение прироста и стандартное отклонение оказались значительно ниже в смешанных по отношению к чистым (соответственно 21 и 27 %), тогда как для бука, напротив, выше (соответственно 41 и 56 %). Достоверного влияния климатических показателей и видового состава на изменчивость темпоральной стабильности обоих видов не выявлено (Rio et al., 2017).

На уровне дерева темпоральная стабильность годового прироста площади сечения оказалась значительно выше в чистых древостоях по сравнению с смешанными. Включение в качестве дополнительных независимых переменных размера дерева или характеристики местопроизрастания не улучшило базовую модель. Увеличение темпоральной стабильности в чистых древостоях обусловлено более высоким средним показателем  $BAI$  дерева, поскольку различие между смешанными и чистыми древостоями было значимым лишь по среднему значению, но не по стандартному отклонению. Для бука не выявлено значимых различий темпоральной стабильности между смешанными и чистыми древостоями, но влияние размера дерева на его темпоральную стабильность было статистически значимым. Среднее значение и стандартное отклонение в смешанных древостоях были существенно выше, чем в чистых (Rio et al., 2017).

Таким образом, на уровне древостоя смешение видов повысило стабильность продуктивности, чего не наблюдается на уровне вида, тогда как на уровне дерева положительный эффект смешения сказался лишь на сосне. Темпоральная стабильность для бука на видовом уровне оказалась ниже, чем на уровне древостоя в целом (рис. 8а). Среднее значение показателя  $TS_{mix}/TS_{mono}$  на уровне древостоя составило для бука и сосны соответственно 1,31 и 1,28, тогда как на видовом уровне они статистически не различались. Установлена положительная корреляция между влияниями смешения на стабильность на двух уровнях для сосны и бука (соответственно 0,763 и 0,716), но на уровне дерева корреляция отсутствовала (Rio et al., 2017).

Среднее значение RPP для всех триплетов составило 1,12 и статистически значимо превышало 1. Это означает, что имела место прибавочная продуктивность по показателю прироста площади сечения, несмотря на значительную изменчивость показателя между триплетами, а по некоторым триплетам было существенное занижение показателя (underyielding).

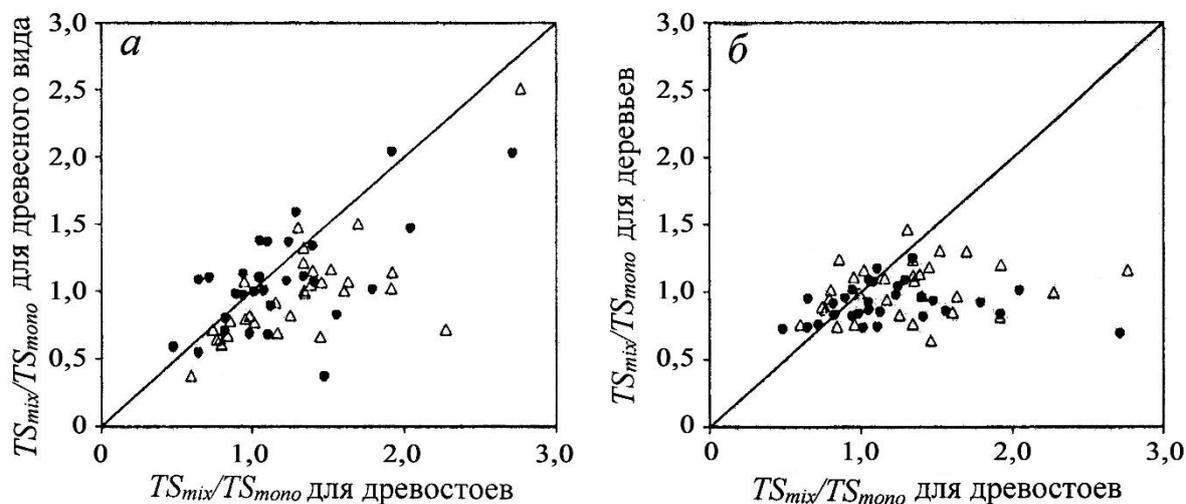


Рис. 8. Соотношение влияний смешения на темпоральную стабильность по показателю прироста площади сечения ( $TS_{mix}/TS_{mono}$ ) для бука (белые треугольники) и сосны (чёрные кружки) между уровнями вида и древостоя (а) и между уровнями дерева и древостоя (б) (Rio et al., 2017).

На уровне вида установлена прибавочная продуктивность для бука ( $RP = 1,49$ ) и заниженная продуктивность для сосны ( $RP = 0,87$ ), в обоих случаях показатели достоверно отличались от 1, но отсутствовала корреляция между показателями  $RP$  двух видов. На видовом уровне отношение  $TS_{mix}/TS_{mono}$  (т.е. влияние смешения на стабильность) негативно связано с относительной продуктивностью  $RP$  для сосны (Rio et al., 2017).

*Асинхронность видов* как реакция их на изменение условий среды в смешанных древостоях оценивалась по знаку коэффициента корреляции ( $r_{mix}$ ) между сериями прироста площади сечения двух произрастающих совместно видов; значение  $-1$  означало полную асинхронность видов по их ростовым реакциям, а значение  $+1$  означало полную синхронность. Оценивался также коэффициент корреляции между сериями прироста площади сечения двух видов, произрастающих в монокультурах ( $r_{mono}$ ), поскольку эта корреляция могла отражать различие или подобие в зависимости двух видов от годичных изменений условий среды без потенциального влияния взаимодействия видов на эту зависимость, т.е. асинхронность откликов того или иного вида на изменение среды. На уровне древостоя асинхронность оценивалась по серии приростов площади сечения двух видов, а на уровне дерева – по сериям приростов среднего дерева каждого вида (Rio et al., 2017).

Роль асинхронности видов в темпоральной стабильности определялась так же, как и прибавочная продукция, т.е. с использованием линейных моделей для связи  $TS_{mix}$  и  $TS_{mix}/TS_{mono}$  применительно к  $r_{mix}$  и  $r_{mono}$  на разных организационных уровнях. И далее анализировалась возможная связь между асинхронностью видов и прибавочной продуктивностью (Rio et al., 2017).

Установлено среднее значение коэффициента корреляции между сериями приростов площади сечения бука и сосны в смешанных культурах  $r_{mix}$ , равное 0,37. Это означает, что в смешанных культурах на уровне древостоя существует синхронность в реакции видов на изменения условий среды. Однако между триплетами значения коэффициента корреляции изменяются в широком диапазоне, от -0,84 до 0,89 (рис. 9). Большие негативные значения на уровне древостоя означают наличие существенной асинхронности видов в некоторых триплетях (левая часть рис. 9), однако в большинстве триплетов наличие положительных значений коэффициента корреляции (правая часть рис. 9) означает, что два вида в разной мере используют наличные ресурсы местообитания. Влияние смешения видов на темпоральную стабильность сообщества (отношение  $TS_{mix}/TS_{mono}$ ) очевидно в случае сосны, асинхронность которой в смешанных древостоях выше (левая часть рис. 9), и соответственно  $R^2 = 0,25$  ( $P = 0,004$ ), тогда как это влияние для бука статистически не значимо (Rio et al., 2017).

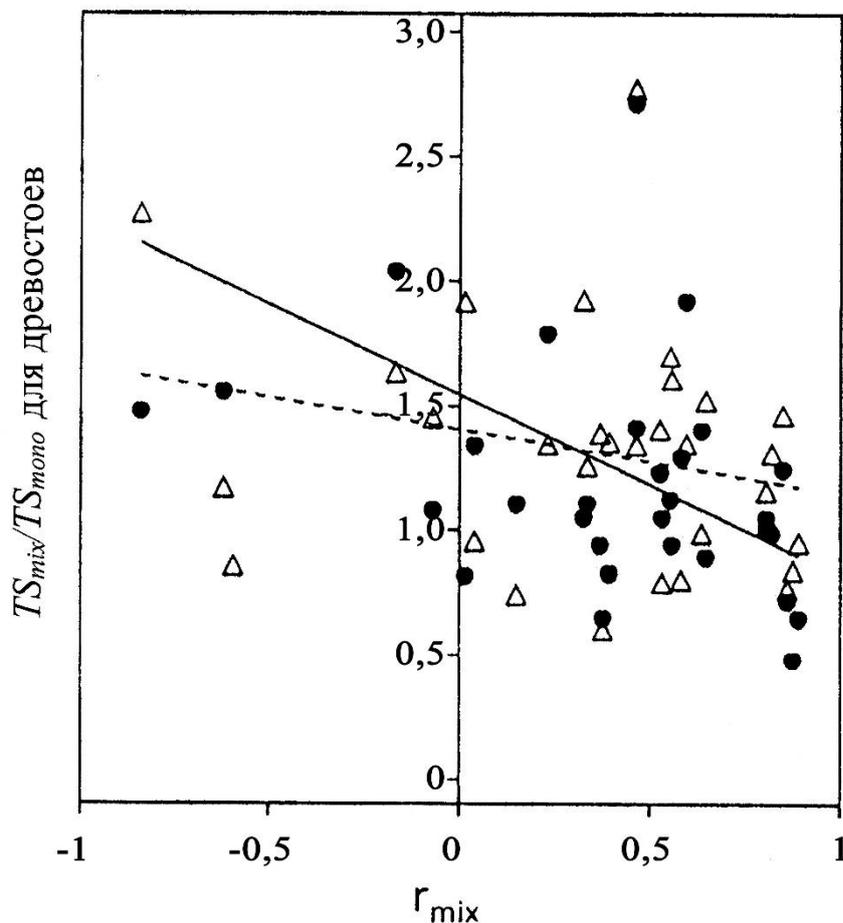


Рис. 9. Соотношение между влияниями смешения на темпоральную стабильность (отношение  $TS_{mix}/TS_{mono}$ ) и асинхронностью видов, выраженной коэффициентом корреляции между приростами ( $r_{mix}$ ) для бука (белые треугольники) и сосны (чёрные кружки); соответствующие линии регрессии показаны пунктирной линией для бука и сплошной линией для сосны (Rio et al., 2017).

Прибавочная продуктивность (RPP) в смешанных древостоях имеет обратную связь с асинхронностью видов ( $r_{mix}$ ) ( $R^2 = 0,20$ ;  $P = 0,011$ ) (рис. 10), однако это соотношение в монокультурах ( $r_{mono}$ ) не значимо (Rio et al., 2017).

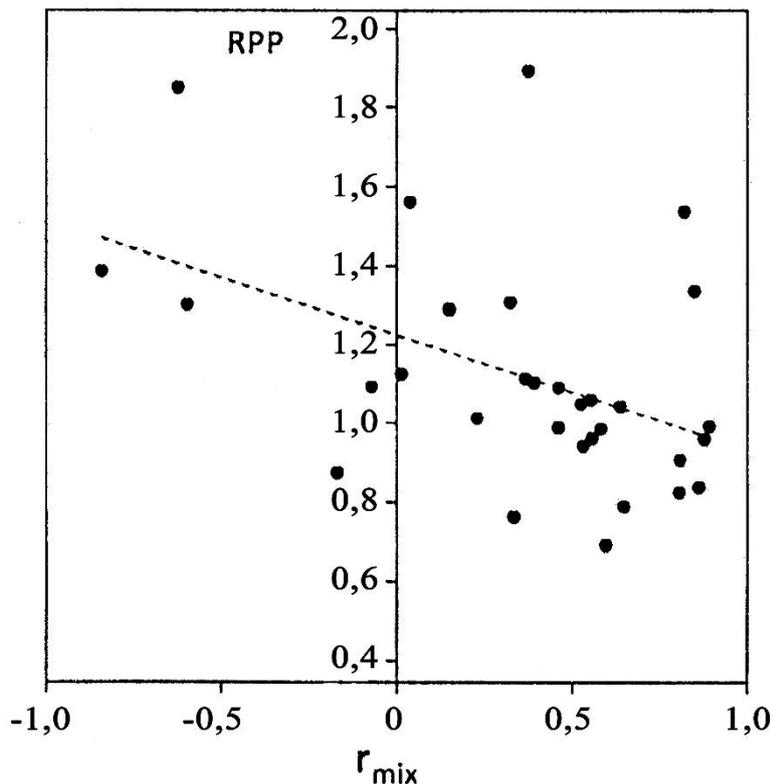


Рис. 10. Соотношение между прибавочной продукцией и коэффициентом корреляции между приростами видов в смешанных древостоях (Rio et al., 2017).

При исследовании темпоральных (возрастных) сдвигов во взаимодействиях видов последние анализировались путем сравнения годичной продуктивности смешанных древостоев ( $BAI_{mix}$ ) с соответствующей относительной продуктивностью ( $BAI_{ref}$ ) при условии отсутствия эффекта смешения, т.е. в предположении, что оба вида росли одинаково как смешанных, так и в чистых древостоях.

Относительная продуктивность рассчитана как сумма значений продуктивности двух видов в чистых древостоях, умноженная на их долевое участие в составе (Rio et al., 2017):

$$BAI_{ref} = \sum BAI_i \cdot m_i. \quad (7)$$

Если прирост площади сечения смешанного древостоя выше относительного прироста  $BAI_{ref}$ , то имеется положительное взаимодействие видов, т.е. есть прибавочная продуктивность, а если ниже, то это означает наличие отрицательного взаимодействия, или пониженной продуктивности (underyielding). При оценке темпоральных сдвигов продуктивности изучалось возрастное варьирование взаимодействия видов независимо от его чистого эффекта, т.е. наличия прибавочной продуктивности. Для этого серии фактических и относительных приростов площади сечения стандартизированы путём деления их на среднюю величину, и строились соответствующие серии приведённых приростов площади сечения ( $IBA_{mix}$  и  $IBA_{ref}$ ) с целью исключения чистого эффекта прибавочной продуктивности за 15-летний период. Сопоставление стандартизированных (типовых) серий показало годичное варьирование во взаимодействии видов по показателю прироста площади сечения (Rio et al., 2017).

Год считается благоприятным по условиям роста при высоком значении  $IBA$  и неблагоприятным – при низком. Чтобы выявить зависимость годовых межвидовых взаимодействий в терминах прироста площади сечения от условий роста, рассчитывали линейное уравнение связи двух показателей роста (Rio et al., 2017)

$$IBA_{mix} = f (IBA_{ref}). \quad (8)$$

Регрессионный коэффициент (угловой наклон) этой регрессии показывает, есть ли годовые сдвиги во взаимодействии видов в терминах прироста площади сечения, зависящие от условий роста того или иного года, определяемые темпами роста. Угловой наклон, больший 1, означает, что взаимодействие видов больше (более положительное или менее отрицательное), чем средняя величина за годы повышенного роста, и ниже (менее положительное или более отрицательное), чем средняя величина за годы

пониженного роста, если угловой наклон меньше 1. Таким образом, угловой наклон является показателем величины сдвига во взаимодействии видов в данных погодичных условиях роста. Поскольку предполагается, что обе переменные ( $IBAI_{mix}$  и  $IBAI_{ref}$ ) измерены с одной и той же ошибкой и нас интересует угловой наклон, а не прогнозируемое значение  $IBAI_{mix}$ , для определения углового наклона всего триплета применяется основная регрессия, если оценки углового наклона связаны с  $TS_{mix}$  и  $TS_{mix}/TS_{mono}$  (Rio et al., 2017).

Результаты регрессионного анализа связи фактических и относительных показателей прироста показали, что угловой наклон достоверно отличается от 1 для 9 из 31 триплета: для четырёх из которых он выше 1 и для пяти – ниже 1. Угловой наклон негативно связан с влиянием смещения на темпоральную стабильность. На рис. 11 показано, что низкие значения наклона связаны с теми триплетами, в которых темпоральная стабильность выше в смешанных по отношению к моновидовым сообществам, и эта закономерность в большей степени выражена у сосны ( $R^2 = 0,53$ ), нежели у бука ( $R^2 = 0,32$ ) (Rio et al., 2017).

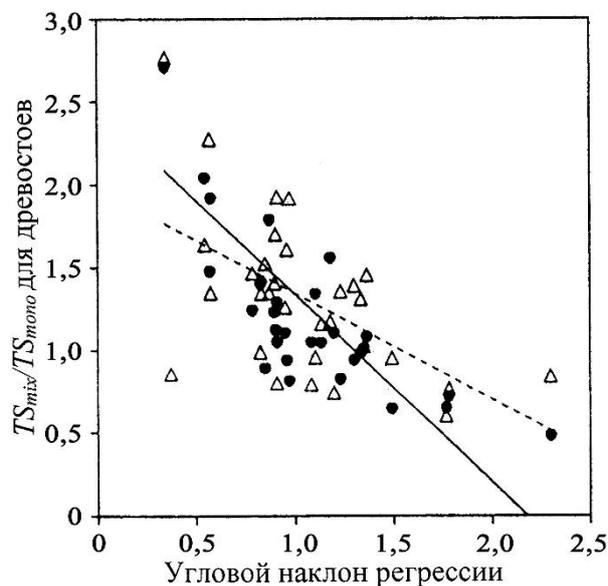


Рис. 11. Соотношение между влияниями смещения на темпоральную стабильность прироста площади сечения ( $TS_{mix}/TS_{mono}$ ) на уровне древостоя сосны и бука и угловым наклоном регрессии между фактическими и относительными показателями прироста в смешанных древостоях ( $IBAI_{mix} = a + b \cdot IBAI_{ref}$ ). Угловой наклон является показателем возрастного сдвига во взаимодействии видов, зависящего от темпов роста; наклоны менее 1 означают более положительные (или менее отрицательные) взаимодействия в годы пониженного роста; прерывистая линия – для бука, сплошная – для сосны (Rio et al., 2017).

В завершение своего исследования Дель Рио с соавторами (Rio et al., 2017) делают общее заключение, что пространственная и темпоральная комплементарность видов по их структуре и функционированию в смешанных насаждениях существенно повышают уровень и стабильность продуктивности по сравнению с чистыми. Асинхронность двух видов в их реакции на изменения условий среды в смешанных древостоях повышает уровень и стабильность продуктивности. Этот механизм в совокупности с темпоральными сдвигами во взаимодействиях видов играет важную роль в стабилизационном процессе темпоральной комплементарности видов в нише. Установлено, что этот стабилизационный эффект не зависит от уровня влагообеспеченности местообитания, а является результатом различных совместных эффектов комплементарности. Полученный результат является модельным примером при исследовании пространственной и темпоральной комплементарности в смешанных древостоях других распространенных видов.

Анализ результатов роста опытных смешанных культур в широком диапазоне комплементарных видов в сравнении с чистыми культурами показал, что подобные смещения дают не только прибавочную продуктивность, но и повышают её темпоральную стабильность в смешанных насаждениях, т.е. устойчивость продуктивности во времени.

### 3. Биоразнообразие и биопродуктивность

Для глобального количественного описания биосферных функций лесного покрова необходимы соответствующие базы данных, включающие в себя количественные характеристики мировых лесов, в связи с чем научным сообществом констатируется наступление «эры больших массивов данных» - the Big Data Era (см. далее раздел 5). В последние годы ученые разных стран формируют объединенные базы эмпирических данных глобального уровня и выводят общие закономерности, связанные с биосферными функциями лесного покрова (Crowther et al., 2015; Poorter et al., 2015; Liang et al., 2016; Lockers et al., 2016; Jucker et al., 2017; Bohn, Huth, 2017). Примеры использования больших данных были показаны в предыдущем разделе при анализе продуктивности и стабильности разных смещений комплементарных, обычно двух видов на постоянных пробных площадях. Рассмотрим соотношения продуктивности смешанных и чистых насаждений по показателям продуктивности и устойчивости на континентальном и глобальном уровнях по материалам соответствующих баз данных. Выделены три уровня: (1) продуктивность как функция только видового разнообразия; (2) продуктивность как функция разнообразия и структуры древостоев и (3) продуктивность как функция разнообразия, структуры древостоев и климатических показателей.

#### 3.1. Биопродуктивность как функция биоразнообразия

Постепенная утрата естественной среды обитания и изменение климата в нарастающей степени угрожают биоразнообразию планетарной биоты (Thomas et al., 2004; Dirzo et al., 2014; Steege et al., 2015). Глобальными центрами биоразнообразия и накопления углерода являются тропические леса, которые сегодня находятся под особым антропогенным давлением (Lewis et al., 2015). Перевод лесов в другие виды землепользования дает основные выбросы CO<sub>2</sub> во многих тропических странах (Matthews et al., 2014), и поэтому появились такие политические платформы, как REDD.

Программы REDD (РЕДД - сокращение выбросов в результате обезлесения и деградации) предназначены для смягчения последствий изменения климата путем сохранения тропических лесов под угрозой обезлесения или деградации. Схемы РЕДД также могут внести значительный вклад в сохранение биоразнообразия в тропических лесах, однако для реализации этого потенциала необходимо более тесно сопрягать его со связыванием углерода (Day et al., 2013).

Обезлесение и деградация лесов, особенно в тропических регионах, усугубляют две глобальные экологические проблемы, а именно проблемы утраты биоразнообразия и изменения климата (Strassburg et al., 2009; Talbot, 2010). Тропические леса характеризуются наибольшим видовым разнообразием среди наземных экосистем (Parmentier et al., 2007), и большинство из 34 глобальных очагов биоразнообразия, выявленных во всем мире, расположены в тропических лесах (Mittermeier et al., 2004). Они являются также одним из наиболее важных естественных поглотителей углерода, на долю которых приходится до 40% углерода, хранящегося в наземной биомассе во всем мире. Поэтому они играют основополагающую роль в глобальном углеродном цикле (Philips et al., 1998; Pan et al., 2011; Day et al., 2013).

Пространственное распределение лесов с разной биомассой и биоразнообразием зависит от ряда экологических факторов, таких как климат, почва и внешние воздействия (нарушения) (Talbot, 2010; Thompson et al., 2012). Экспериментальные данные и непосредственное наблюдение за экосистемами в некоторых случаях выявили положительную взаимосвязь между видовым разнообразием, биомассой и продуктивностью (Tilman et al., 1997; Erskine et al., 2006; Cardinale et al., 2007; Midgley et al., 2010). Тем не менее, эти взаимосвязи в сложных экосистемах, таких как тропические леса, с трудом

поддаются изучению, и до сих пор ведутся интенсивные дебаты относительно степени взаимосвязи между биомассой и разнообразием в лесных экосистемах (Szwagrzyk, Gazda, 2007; Talbot, 2010; Thompson et al., 2012; Day et al., 2013).

Тропические леса расположены преимущественно в развивающихся странах и часто являются объектом таких видов деятельности, как лесозаготовки и перевод лесных земель в сельскохозяйственное пользование. Африка имеет один из самых высоких показателей сокращения лесных площадей в мире. Фрагментация тропических лесов представляет серьезную угрозу глобальному биоразнообразию (Hill, Curran, 2003). Обезлесение и деградация тропических лесов также вносят значительный вклад в изменение климата, и во многих тропических странах леса являются крупнейшим источником выбросов углерода (Gibbs et al., 2007; Pan et al., 2011; Day et al., 2013). С. Саачи с соавторами (Saatchi et al., 2011) считают, что обезлесение и деградация лесов, расположенных в тропиках, за последние 20 лет дали 12-20 % глобальных выбросов парниковых газов.

Биоразнообразие и его связь с углеродным циклом стали важным аспектом международных усилий по смягчению последствий изменения климата путем сокращения конверсии природных экосистем (Midgley et al., 2010). Программа Организации Объединенных Наций по сокращению выбросов в результате обезлесения и деградации лесов (ООН-РЕДД) ориентирована на накопление углерода в тропических лесах развивающихся стран (Gibbs et al., 2007). Для эффективного осуществления программы РЕДД необходимы точные оценки запасов углерода в лесах (Miles, Dickson, 2010; Maniatis et al., 2011). Оценки надземной биомассы дают информацию о географии источников и поглотителей углерода и позволяют оценить количество углерода, потерянного в результате обезлесения и деградации (Houghton, 2005). Недавние исследования с использованием расчетных данных надземной биомассы показали, что тропические леса могут выполнять функцию накопителя углерода и поглотителя атмосферного CO<sub>2</sub> (Philips et al., 1998; Baker et al., 2004a; Lewis et al., 2009; Pan et al., 2011; Day et al., 2013).

Необходимость программы РЕДД по сохранению биоразнообразия была признана в ходе переговоров в рамках специальной рабочей группы по долгосрочным мерам сотрудничества, и сфера охвата схем РЕДД была расширена. Однако для того, чтобы схемы РЕДД могли реализовать свой потенциал в области сохранения биоразнообразия, необходимо понимание взаимосвязи между видовым разнообразием лесов и накоплением углерода (Midgley et al., 2010; Strassburg et al., 2009). Прямые взаимосвязи между биоразнообразием и углеродным циклом в спелых тропических лесах еще не изучены (Talbot, 2010). Поэтому для обоснования политических соображений необходимо более глубокое понимание взаимосвязи между биоразнообразием и углеродными пулами на местном и региональном уровнях (Midgley et al., 2010; Miles, Dickson, 2010; Gardner et al., 2012; Day et al., 2013).

Потенциал защиты богатых углеродом лесных территорий непосредственно в интересах биоразнообразия в решающей степени зависит от взаимосвязи между углеродом биомассы и разнообразием древесных видов в соответствующих масштабах (уровнях). Позитивная взаимосвязь будет свидетельствовать о потенциальном синергизме, а негативная - о трудных компромиссах между биоразнообразием и сохранением углерода (Gardner et al., 2012). Оценка этой взаимосвязи является сложной задачей из-за нехватки данных лесоинвентаризации, в которых запасы углерода в наземной биомассе и идентификация видов были бы одновременно и количественно точно определяемы (Sullivan et al., 2017).

В тропических лесах форма взаимосвязи между разнообразием и углеродом до сих пор не определена. Многочисленные экспериментальные исследования показали, что разнообразие видов растений способствует формированию биомассы, а разделение ниш и позитивное взаимодействие видов позволяют различным сообществам более эффективно использовать имеющиеся ресурсы (Cardinale et al., 2012; Tilman et al., 2014).

Разнообразие может также повысить продуктивность за счет селекционных эффектов, когда сообщества, включающие большую выборку из имеющегося набора видов, с большей вероятностью будут содержать хорошо функционирующие виды и вносить значительный вклад в продуктивность экосистем (Loreau, Hector, 2001).

Согласно М. Салливану с соавторами (Sullivan et al., 2017), пока неясно, насколько значимы такие механизмы в различных тропических лесах, поскольку экспериментальные и теоретические работы указывают на то, что при высоком видовом обилии положительный эффект разнообразия может иметь тренд насыщения (Cardinale et al., 2012; Liang et al., 2015). Предыдущие исследования, посвященные изучению взаимосвязи между разнообразием видов деревьев и накоплением углерода в тропических лесах на относительно небольших территориях, показали положительную взаимосвязь (Chisholm et al., 2013; Poorter et al., 2015). Однако форма соотношения на уровне древостоев (т. е. пробных площадей размером до 1 га) оказалась менее четкой (Sullivan et al., 2017).

Исследователи 93 организаций из разных стран в количестве 115 их представителей (Sullivan et al., 2017), объединив свои усилия, представили уникальный набор данных из 360 пробных площадей, расположенных в нетронутых сомкнутых старовозрастных древостоях, в трех основных блоках тропических лесов в Америке, Африке и Юго-Восточной Азии. Каждая пробная площадь количественно оценена стандартными методами и имеет одинаковый размер. Этот стандартизированный, мультиконтинентальный набор данных проанализирован в трех пространственных масштабах.

Во-первых, изучена структура фитомассы и разнообразия лесов трёх континентов с целью охарактеризовать различия между ними по показателям альфа- и бета-разнообразия и запасам углерода. Во-вторых, оценены отношения между разнообразием и запасом углерода на каждом континенте. Наконец, исследованы мелкомасштабные отношения между разнообразием деревьев и запасом углерода на каждой секции площадью 0,04 га в пределах пробной площади размером 1 га, где учитываются экологические различия, которые могут скрывать положительное влияние разнообразия на запас углерода. Такой подход позволяет: (1) оценить основные закономерности соотношения «разнообразие – углерод» в биоме, (2) проверить, являются ли более разнообразные тропические леса также большими накопителями углерода, и (3) проверить, как взаимосвязи между разнообразием и пулом углерода после учета эффекта потенциально вмешивающихся факторов, согласуются с разнообразием, оказывающим положительное влияние на содержание углерода в тропических лесах. Проведена дополнительная оценка функционирования эффектов выборочного учета и взаимодополняемости видов в нише в различных пространственных масштабах (Sullivan et al., 2017).

Установлен очень большой разброс данных как по показателю запаса углерода, так и по разнообразию видов на трёх континентах в пределах всего биома влажных тропических лесов. Хотя на **рис. 12** можно найти практически любую комбинацию обоих параметров, графики показывают большие различия в запасах углерода и в разнообразии между тремя континентами. Африканские тропические леса характеризуются высоким содержанием углерода на единице площади и стабильно низким альфа-разнообразием, а на южноамериканских пробных площадях накопление углерода на единице площади оказалось ниже, чем в африканских лесах (**рис. 12**). Тем не менее, как разнообразие, так и запас углерода, сильно различаются в пределах как Южной Америки, так и Азии. Эти оценки пантропических лесных запасов углерода и разнообразия подтверждают ранее полученные результаты по отдельным континентам, а именно, наличие больших запасов биомассы в лесах Африки (Lewis et al., 2013) и на Борнео (Slik et al., 2010; Banin et al., 2014), максимум разнообразия в Центральной и Западной Амазонии (Gentry, 1988) и минимум разнообразия в Африке (Parmentier et al., 2007; Slik et al., 2015).

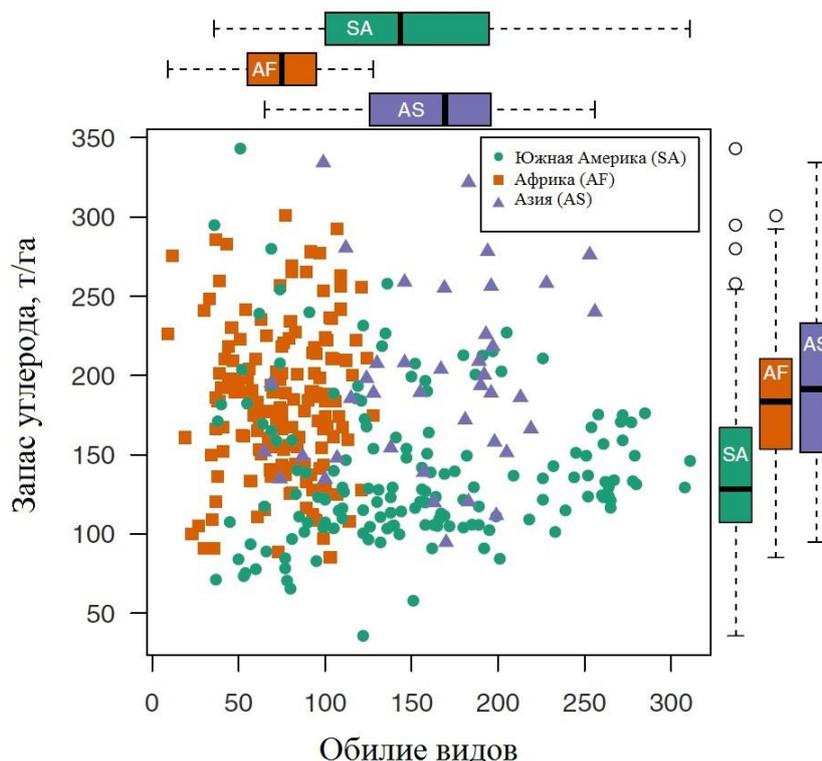


Рис. 12. В биоме тропических лесов нет связи между накоплением углерода на единице площади и обилием древесных видов. Зеленые кружки соответствуют пробным площадям Южной Америки ( $n = 158$ ), оранжевые квадраты - Африке ( $n = 162$ ) и фиолетовые треугольники - Азии ( $n = 40$ ). Показаны различия в богатстве видов и запасах углерода биомассы на каждом континенте. Нет корреляции между углеродом и видовым обилием, ни внутри каждого континента ( $\tau \leq 0,132$ ;  $P \geq 0,12$ ), ни во всех трех континентах (линейная регрессия, взвешенная по плотности выборки на каждом континенте  $\beta < -0,001$ ;  $t = 0,843$ ;  $P = 0,4$ ) (Sullivan et al., 2017).

Согласно М. Салливану с соавторами (Sullivan et al., 2017), взаимосвязь «разнообразие-углерод» в пределах всего биома на уровне пробных площадей размером 1 га отсутствует, а в пределах отдельных континентов либо слабая (Азия), либо также отсутствует (Амазония, Африка). Однако внутри пробных площадей размером 1 га обнаруживается слабая положительная взаимосвязь, что указывает на то, что влияние разнообразия на запас углерода в тропических лесах может зависеть от масштаба (уровня) объекта. Отсутствие четкой взаимосвязи «разнообразие – углерод» в масштабах, имеющих отношение к планированию сохранения видов, означает, что стратегии сохранения, ориентированные на углерод, не охватят множество экосистем с высоким разнообразием. Поскольку тропические леса могут иметь любую комбинацию разнообразия видов и запасов углерода, они должны учитываться при оптимизации политики управления системой «биоразнообразие - тропический углерод». Полученные М. Салливаном с соавторами (Sullivan et al., 2017) результаты показывают, что леса в Юго-Восточной Азии являются не только самыми разнообразными в тропиках, но и одними из самых углеродоемких.

В пределах Центральной Африки взаимосвязь между разнообразием древесных видов и надземной биомассой исследована М. Дэем с соавторами (Day et al., 2013). Для этой цели сформирована база данных в количестве 33 постоянных пробных площадей размером 1 га в старовозрастных древостоях тропических лесов на территории Камеруна, Габона, Конго и Экваториальной Гвинеи. Для каждой пробной площади был рассчитан индекс видового разнообразия Шеннона-Уивера ( $SW$ ):

$$SW = - \sum_{i=1}^S p_i \ln p_i \quad (9)$$

где  $S$  – общее число видов,  $i$  – обозначение отдельного вида,  $p_i$  – доля  $i$ -го вида в общей их численности  $S$ .

Затем индексы разнообразия были преобразованы в "эффективное число видов" для каждой пробной площади путем расчета  $\exp(SW)$  (Jost, 2006). Эффективное число видов – это число одинаково распространенных видов, необходимых для получения конкретного значения показателя (Jost, 2006). Во избежание смещения, обусловленного размером выборки, до расчета  $SW$  на каждом участке случайным образом отбиралось 250 видов, и на основе этих случайных выборок рассчитывались значения индекса Шеннона-Уивера и видовое обилие. Был рассчитан для каждого участка также индекс эквивалентности Шеннона ( $E_{SW}$ )

$$E_{SW} = SW / \ln S. \quad (10)$$

М. Дзем с соавторами (Day et al., 2013) установлено, что в различных лесных регионах Центральной Африки существует высокая изменчивость связи между биомассой и разнообразием древесных пород. Коэффициент корреляции между индексом Шеннона-Уивера и надземной биомассой составил  $r = 0,21$ ;  $P = 0,03$ , между эффективным числом видов и надземной биомассой  $r = 0,18$ ;  $P = 0,013$  (рис. 13), а между обилием видов и надземной биомассой связь отсутствовала ( $r = 0,12$ ;  $P = 0,17$ ).

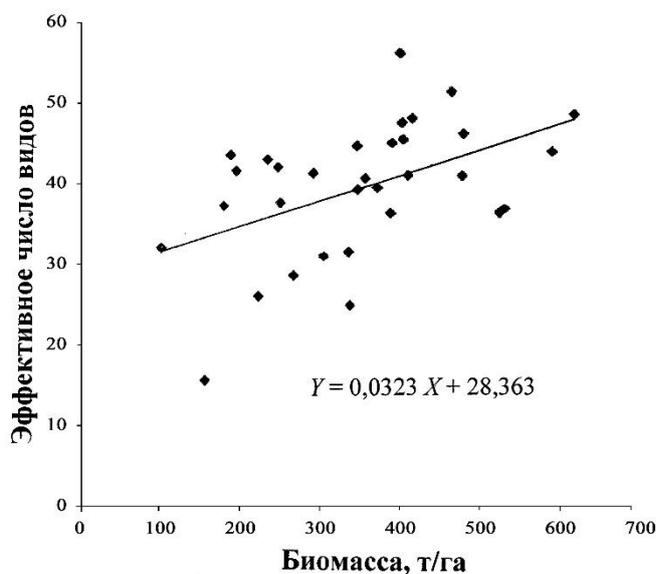


Рис. 13. Соотношение эффективного числа видов, рассчитанного по индексу Шеннона-Уивера, и надземной биомассы дождевого леса Центральной Африки (Day et al., 2013).

В то же время, леса с большим видовым разнообразием, как правило, имеют более высокий запас биомассы и, следовательно, большее накопление углерода. Это говорит о том, что в политике РЕДД следует уделять приоритетное внимание лесам, разнообразным по видовому составу. Биоразнообразие играет важную роль в обеспечении долгосрочной ста-

бильности и устойчивости тропических лесов.

Таким образом, анализ выполненных исследований взаимосвязи «разнообразие - углерод» или «разнообразие – продуктивность» лесного покрова в пределах биома или континента, когда продуктивность леса оценивается только по связи с индексом биоразнообразия, показал, что названная взаимосвязь либо очень слабая, либо вовсе отсутствует.

### 3.2. Биопродуктивность как функция биоразнообразия и морфоструктуры древостоев

Имеется много текущих лесохозяйственных программ по восстановлению, стабилизации и диверсификации лесов с точки зрения разнообразия и структуры древостоев для обеспечения их продуктивности и устойчивости в долгосрочном плане (Ammer, 2008; Knoke et al., 2008). В частности, расширение предложения товаров и

услуг со стороны лесных экосистем будет обеспечиваться за счет естественных лесных экосистем. Это обеспечение будет не только за счет древесной продукции, но и за счет стабилизации циклов круговорота воды и питательных веществ, поддержания различных местообитаний, возможности для охоты, снижение риска пожаров, ветровалов, деградации земель, а также обеспечения рекреационных и просветительских функций в лесных регионах (MCPFE, 1993; The Montréal Process, 2015; Zeller et al., 2018).

Управление лесами подверглось критике за нарушение их структуры, разнообразия местообитаний и однородности строения древостоев вследствие сосредоточения внимания только на производстве древесины (Dieler et al., 2017). В качестве противоположной стратегии выступает формирование смешанных и структурированных лесов при переходе от ориентированного только на древесину хозяйства на устойчивое управление лесами. Целью является многофункциональное лесное хозяйство, которое в идеале охватывает всю систему экологических полезностей и услуг при одновременном снижении возможных рисков (Puettmann et al., 2008; Paquette, Messier, 2011; Puettmann et al., 2015; Lindenmayer et al., 2016). При этих тенденциях, однако, возникает вопрос, не приведет ли расширение круга названных функций и услуг к снижению продуктивности лесов? (Zeller et al., 2018).

Эта парадигма касается не только многофункционального леса и укрепления интереса к взаимосвязи между продуктивностью, видовым обилием и структурным разнообразием, но также очевидности того, что смешение видов и структурное разнообразие могут повысить продуктивность лесов. Показано, например, что повышенное видовое разнообразие лесов может увеличить их долговременную продуктивность, поскольку различные виды по-разному реагируют на внешние нарушения, а значит, могут компенсировать снижение продуктивности (Morin et al., 2014). Найдены также позитивные соотношения между структурой леса и видовым разнообразием (Ishii et al., 2004; Nakkenberg et al., 2016) или между продуктивностью лесов и биоразнообразием в целом (Paquette, Messier, 2011). Однако в зависимости от пространственного масштаба анализа, можно получить как положительный, так и отрицательный результаты (Wang et al., 2016; Zeller et al., 2018).

Многие концепции видового смешения и структурирования лесов нацелены на диверсификацию на уровне древостоя с целью формирования многотипных местообитаний (Dieler, 2013). До сих пор обсуждается вопрос, при каких условиях сочетание видового разнообразия и структуры лесов может повысить или снизить их продуктивность. Ответ на этот вопрос может помочь лесному менеджменту выявлять преимущества и недостатки структурной диверсификации, а также количественно оценивать ее затратность и полезность.

Хотя количество исследований, свидетельствующих о значительной роли разнообразия древесных видов в функционировании лесных экосистем стремительно растёт, важность вопроса о том, может ли структурное разнообразие иметь один и тот же эффект в разных условиях, начала осознаваться только недавно (Ryan et al., 2010; Nardiman et al., 2011, 2013; Fahey et al., 2015; Fichtner et al., 2015; Jucker et al., 2015). Можно, например, задать вопрос, могут ли разные распределения деревьев одного и того же вида по их размерам, занимающего разные ниши, влиять на продуктивность так же, как влияют на них разные виды. Кроме того, поскольку разные виды в смешанных лесах имеют очень разные скорости роста и размеры, ведущие к надземной и подземной стратификации древостоя (Vauhus et al., 2004), эффекты видового разнообразия (подтверждаемые многими исследованиями) могут частично объясняться его структурным разнообразием (Danescu et al., 2016).

Исследования подобных взаимосвязей, как правило, сосредоточены либо на видовом, либо на структурном разнообразии, хотя известно, что они влияют на продуктивность совместно (Ishii et al., 2004). Показано, что структурное разнообразие может

оказывать на продуктивность деревьев и древостоев положительное, отрицательное или незначительное влияние (Liang et al., 2007; Lei et al., 2009; Long, Shaw, 2010; Ryan et al., 2010; Danescu et al., 2016). Положительные влияния видового разнообразия на сложность древесного полога часто распространялись на соотношения между продуктивностью и различными аспектами структурной сложности (Ishii et al., 2004; Morin et al., 2011; Vilà et al., 2013; Jucker et al., 2015; Zhang, Chen, 2015). Тем не менее, подобное косвенное влияние видового разнообразия на продуктивность не всегда может быть доказанным (Gough et al., 2010; Hardiman et al., 2011, 2013). Следовательно, основополагающие процессы, способствующие чистому увеличению продуктивности смешанных многоярусных лесов, остаются спорными (Pretzsch, 2005; Vilà et al., 2013; Danescu et al., 2016).

Число исследований, посвященных изучению воздействия как видового, так и структурного разнообразия на продуктивность, довольно небольшое, возможно, потому, что количество лесных насаждений, где вид, участвующий в смешении, представлен широким диапазоном строения по размерам деревьев, ничтожно мало, что делает практически невозможным расчленение эти двух эффектов разнообразия – структурного и видового.

Результаты исследований соотношения между продуктивностью и структурным разнообразием довольно противоречивы. С одной стороны, в елово-пихтовых насаждениях Канады были установлены положительные связи прироста древостоя как с видовым, так и структурным разнообразием (Lei et al., 2009), а с другой стороны, в хвойных насаждениях США оказалось, что продуктивность либо снижается по мере увеличения структурного разнообразия (Liang et al., 2007), либо никак не связана с ним (Long, Shaw, 2010). Эта противоречивость может быть объяснена как методологическими различиями (например, выбором меры разнообразия), как и подбором экосистем с разными характеристиками (Danescu et al., 2016).

С учётом изложенного, А. Данеску с соавторами (Danescu et al., 2016) решили разделить эти два эффекта на примере структурно разнообразных, смешанных насаждений, состоящих преимущественно из теневыносливых древесных видов – пихты, ели и в меньшей степени - бука. Целью их исследования было выяснить, в какой степени структурное разнообразие смешанных лесных насаждений может влиять на функционирование экосистемы, основной мерой которого является ее продуктивность.

Их рабочая гипотеза включала три позиции (Danescu et al., 2016):

1. Многообразие строения древостоев по диаметру или высоте имеет значительное положительное влияние на продуктивность дерева и древостоя.
2. Разнообразие строения древостоев имеет более значимое влияние на продуктивность деревьев и древостоев, чем видовое разнообразие.
3. Видовое разнообразие косвенно влияет на продуктивность древостоев через изменения в размерной структуре (т.е. в строении по размерам деревьев).

Исследование проведено на 52 постоянных пробных площадях, на которых было проведено 53 тыс. повторных перечетов и древостои которых имели широкий диапазон вертикальной и горизонтальной структуры (строения). Продуктивность древостоев представлена показателем относительного годового прироста по площади сечения ( $BAI_{rel}$ , %), рассчитанного по результатам повторных перечетов. Видовое разнообразие в исследовании представлено индексом Шеннона-Уивера  $SW$  (9), а структурное оценивалось по показателю сходства с  $J$ -образным распределением  $LikeJ$  (Hanevinkel et al., 2014). Соответственно рассчитаны две модели (Danescu et al., 2016):

$$BAI_{rel} = f(LikeJ, BA, Tm), \quad (11)$$

$$BAI_{rel} = f(SW, BA, Tm), \quad (12)$$

где  $BA$  – площадь сечения древостоя,  $m^2/га$ ;  $Tm$  – среднегодовая температура воздуха,  $^{\circ}C$ . Результаты регрессионного анализа подтвердили предположение авторов о том, что структурное разнообразие оказывает большее влияние на продуктивность, чем видовое:  $R^2$  и критерий Акайке для уравнения (11) имеют более высокие значения (соответственно 0,60 и 0,70, чем для (12) (соответственно 0,58 и 0,10). Полученные результаты графически представлены на **рис. 14**.

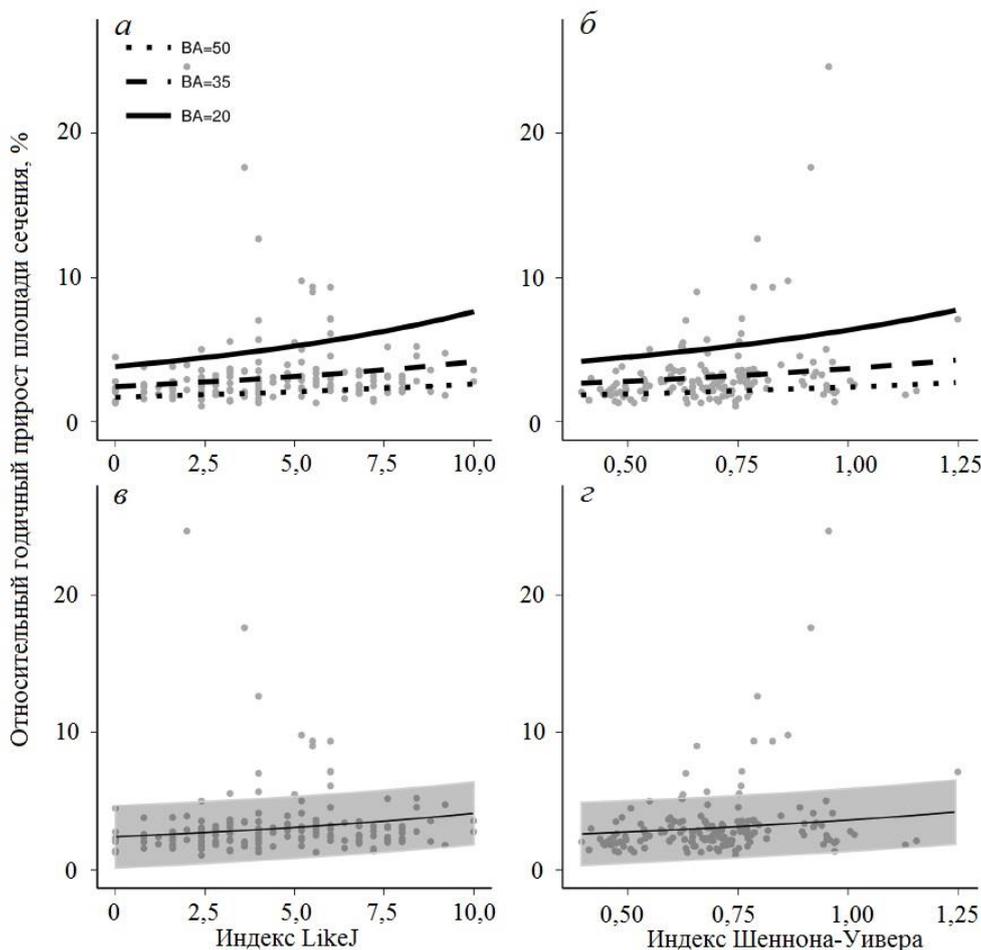


Рис. 14. Зависимость продуктивности древостоев от структурной изменчивости *LikeJ* (*a*, *в*) и видового разнообразия *SW* (*б*, *г*) при  $Tm = 7,5$   $^{\circ}C$ . Верхние кривые (*a* и *б*) показывают совместное влияние на продуктивность структурной изменчивости и площади сечения (*a*) и видовой изменчивости и площади сечения (*б*). Нижние кривые с доверительным интервалом показывают влияние на продуктивность только структурной (*в*) и видовой (*г*) изменчивости при фиксированных значениях  $BA$  и  $Tm$  (Danescu et al., 2016).

Сделан вывод, что как структурное, так и видовое разнообразие, влияют на функционирование и продуктивность структурно разнообразных смешанных насаждений. Независимое увеличение того и другого разнообразия напрямую приводит к увеличению продуктивности, но есть некоторая очевидность наличия косвенного влияния видового разнообразия на продуктивность (Danescu et al., 2016).

В Канаде было проведено исследование совместного влияния биоразнообразия и структуры на фитомассу и ее годичный прирост на примере 27 естественных насаждений тсуги западной и туги складчатой разного долевого участия. Выполнен регрессионный анализ зависимости фитомассы древесного яруса от видового состава, возраста, густоты и класса бонитета. Вследствие того, что в естественных древостоях таксационные показатели тесно коррелированы, значимое влияние на фитомассу оказало лишь доленое участие в составе насаждения тсуги западной. Полученная линейная зависимость фитомассы насаждения от долевого участия тсуги означает, что смешение видов

в естественных условиях не дает прибавочной продуктивности по сравнению с чистыми древостоями (Chen, Klinka, 2003).

Отличный от А. Данеску с соавторами (Danescu et al., 2016) результат был получен в США по материалам 55 смешанных естественных древостоев тополя, берёзы и пихты. Исследовалась зависимость годичного прироста стволовой древесины от видового состава и вертикальной структуры полога. Оказалось, что продуктивность древостоев отрицательно связана с увеличением видового состава и ярусности полога при фиксированных значениях возраста, класса бонитета и площади сечений. Исключение составили два наиболее продуктивных тополево-берёзово-пихтовых древостоя с вертикальной стратификацией полога (Edgar, Burk, 2001).

Таким образом, можно сделать вывод, что на постоянных пробных площадях с известной историей взаимоотношений древесных видов в смешанных древостоях их продуктивность положительно связана как с видовым, так и структурным разнообразием, а на временных пробных площадях с неизвестной историей взаимоотношений видов положительного влияния смешения видов на продуктивность древостоев установить не удаётся. Тем не менее, глобальный мета-анализ результатов 54 исследований соотношения «разнообразие – продуктивность» показал, что происхождение древостоев не оказывает на него влияния (Zhang et al., 2012).

### 3.3. Биопродуктивность как функция биоразнообразия, морфоструктуры древостоев и климатических переменных

Поскольку большая часть лесного покрова планеты представлена смешанными фитоценозами, остается открытым вопрос изменения их биопродуктивности в связи с биоразнообразием и климатическими трендами. Для того чтобы различать влияние структуры, видового разнообразия и климата на продуктивность лесов, необходима информация о взаимодействии между структурным разнообразием и видовым обилием, а также о влиянии климатических факторов на их структурные особенности. Структурные эффекты могут наблюдаться только в определенных типах смешения видов или в некотором диапазоне температуры или осадков. Потенциальная прибавочная продуктивность в смешанных древостоях может быть устранена или дополнена структурной диверсификацией.

Цель исследования Л. Целлера с соавторами (Zeller et al., 2018) состояла в том, чтобы узнать, как видовое обилие, неоднородность структуры лесов и климат определяют их продуктивность. Продуктивность определена как среднегодовой прирост запаса древостоя в  $\text{м}^3 \cdot \text{га}^{-1} \cdot \text{год}^{-1}$  по материалам 56 и 576 тыс. пробных площадей соответственно в Германии и США, заложенных в процессе лесоинвентаризации. Структура насаждений количественно определена по пересчетам стволов по диаметру, которые выполнялись на всех пробных площадях. Включены в анализ также географическое положение каждой пробной площади и климатические характеристики. Повышение температуры может иметь позитивное влияние на продуктивность насаждений при условии, что влагообеспечение не снижается при более высокой температуре, как в процессе эвапотранспирации (Yang, 2005; Voivenue, Running, 2006). О. Чертов (Chertov, 2010) полагает, что в процессе глобального потепления продуктивность лесов повышается. Таким образом, при рассмотрении влияния на продуктивность смешения древесных видов и структурной диверсификации должны приниматься во внимание климатические условия. В связи с вышеизложенным авторы сформулировали следующие вопросы (Zeller et al., 2018):

- как зависит продуктивность лесов от видового обилия и неоднородности структуры, когда учитываются размеры деревьев и густота древостоя?
- как температура и осадки влияют на продуктивность лесов?

Исследование выполнено с использованием рекурсивной системы уравнений (13) и (14), рассчитанных отдельно для Германии и США:

$$P_i = a + f_1(Lon_i, Lat_i) + f_2(Tm_i, PRm_i) + f_3(SDI_i, D_i) + f_4(R_i, CVD_i) + \epsilon_i, \quad (13)$$

$$\text{и } CVD_i = a + f_1(Lon_i, Lat_i) + f_2(Tm_i, PRm_i) + f_3(SDI_i, D_i) + f_4(R_i) + \epsilon_i, \quad (14)$$

где  $P_i$  - среднегодовой прирост запаса  $i$ -го древостоя в  $\text{м}^3 \cdot \text{га}^{-1} \cdot \text{год}^{-1}$ ;  $Lon_i$  и  $Lat_i$  – соответственно географическая долгота и широта места нахождения  $i$ -го древостоя;  $Tm_i$  и  $PRm_i$  – соответственно среднегодовые значения температуры и осадков;  $SDI_i$  – индекс густоты  $i$ -го древостоя (Reineke, 1933);  $D_i$  – средневзвешенный диаметр (см)  $i$ -го древостоя;  $R_i$  – обилие видов  $i$ -го древостоя, выраженное их числом в составе;  $CVD_i$  – коэффициент изменчивости диаметра ствола в  $i$ -м древостое (Zeller et al., 2018).

В результате регрессионного анализа установлено, что в Германии широта местности положительно влияет на продуктивность, а в США – отрицательно; увеличение долготы в Германии не влияет на продуктивность, а в США приводит к ее увеличению. Повышение среднегодовой температуры вызывает в Германии увеличение, а в США – снижение продуктивности, а осадки в США вызывают увеличение продуктивности, а в Германии существует оптимальное количество годовых осадков (около 1000 мм), сверх которого дополнительные осадки являются контрпродуктивными. Индекс густоты древостоя вызывает резкое повышение продуктивности в Германии, но не играет никакой роли в США. Увеличение среднего диаметра отрицательно сказывается на продуктивности в Германии, но положительно – в США. Повышение обилия видов положительно сказывается на продуктивности в Германии, но не играет никакой роли в США. Увеличение коэффициента изменчивости диаметра ствола приводит к снижению продуктивности в Германии, но не влияет на неё в США (Zeller et al., 2018).

В Германии структурная неоднородность оказала негативное влияние на продуктивность древостоев, в то время как в США структурно более разнообразные древостои были несколько более продуктивными. Установлено, что видовой состав и структура древостоя тесно взаимосвязаны и что их сочетание может оказывать существенное влияние на продуктивность лесов. В случае более низкой продуктивности из-за недостаточной сомкнутости полога в смешанных древостоях более гетерогенная структура древостоя может смягчить потенциальную потерю продуктивности. В данном случае, поскольку большая часть различий в продуктивности между пробными площадями уже объяснялась местоположением и климатом, для пробных площадей США эффект разнообразия видов и структуры был минимальным. Потенциальные выгоды от более высокой структурной неоднородности, которая ведет к прибавочной продуктивности, могут быть обусловлены более эффективным использованием ресурсов при наличии нескольких лесных ярусов и при полном использовании ресурсов ниши. Однако для пробных площадей Германии получены противоположные результаты. Отрицательное влияние более сложной структуры на продуктивность древостоя было наиболее выраженным в древостоях с наличием двух-четырёх видов деревьев (Zeller et al., 2018).

Более низкая средняя густота древостоев и более низкая продуктивность на пробных площадях в США по сравнению с более высокой густотой и более высокой продуктивностью древостоев на пробных площадях Германии соответствуют выводам о более высокой продуктивности смешанных древостоев в результате их большей густоты (Pretzsch, Viber, 2016). Структура древостоя, определяемая неоднородностью размеров деревьев, оказалась самой высокой в Германии при высоком годовом количестве осадков и высокой температуре, а также в США на территориях с низким и промежуточным уровнями годовых осадков (Zeller et al., 2018).

Как на немецких, так и на американских пробных площадях с большим количеством видов была обнаружена большая структурная неоднородность. Этот эффект может быть результатом применения разных аллометрических уравнений для древесных видов. Видовая характеристика лесных насаждений может приводить к различным показателям продуктивности в зависимости от региональных особенностей или генетической изменчивости того или иного вида (Boyden et al., 2008). Более высокая продуктивность смешанных древостоев может быть связана с особенностями видов в большей степени, чем с видовым разнообразием в целом (Jacob et al., 2010). Поэтому авторы рекомендуют формировать группы видов в соответствии с их функциональными особенностями, а не с таксономией (Zeller et al., 2018).

Главной проблемой в исследовании Л. Целлера с соавторами (Zeller et al., 2018) было использование различных методов получения значений продуктивности на пробных площадях в Германии и США, обусловленных разными интервалами между инвентаризациями. Чем чаще проводятся лесоинвентаризации, тем точнее оценка прироста запаса, и, следовательно, тем точнее можно рассчитать продуктивность древостоя. Если продуктивность на пробных площадях рассчитывается только по одному перечету, который интерполируется на все остальные инвентаризируемые площади, очень разные участки могут получить одно и то же значение продуктивности. Изменчивость продуктивности как зависимой переменной может быть недостаточно большой чтобы быть объяснённой такими переменными, как местоположение или климат. Данные инвентаризации США дают более высокую степень необъяснённой изменчивости, обусловленную методом оценки и интерполяции показателей продуктивности (Zeller et al., 2018).

Возможно, противоречивые результаты влияния видового обилия, структуры древостоя и климатических показателей в двух странах на продуктивность получены вследствие некорректной структуры модели, а именно включения в неё коррелирующих переменных, поскольку известно, что географические координаты пробных площадей коррелируют с осадками и температурой. К тому же продукционным показателям разных стран соответствуют разные термогидрологические оптимумы.

Отмеченные методологические и фактологические неопределённости явились причиной того, что авторами (Zeller et al., 2018) не было получено определенных выводов о совместном влиянии на продуктивность древостоев их структуры и обилия видов при фиксированных значениях температур и осадков.

Более продвинутое в теоретическом и методологическом плане исследование было проведено с использованием наземных данных из 777126 постоянных пробных площадей, охватывающих 44 стран и большинство наземных биомов. Охвачены естественные насаждения и культуры разных возрастных стадий. На всех пробных площадях были измерены по два или более раз подряд около 30 миллионов деревьев 8737 видов (Liang et al., 2016).

Количественная оценка глобального разнообразия лесов (GFB) включала характеристику формы и адекватности функциональной зависимости через *эластичность замещения* ( $\Theta$ ), представляющую собой степень, в которой виды могут замещать друг друга, содействуя повышению продуктивности лесов; она отражает силу воздействия биоразнообразия на продуктивность экосистем после учета климатических, почвенных и других экологических и локальных переменных. *Эластичность замещения*  $\Theta$  (рис. 15) характеризует изменение продуктивности при снижении видового обилия на одну единицу и отражает влияние разнообразия видов на продуктивность насаждений при одновременном учете климатических, почвенных и лесотипологических факторов. Высшее значение  $\Theta$  соответствует наибольшему снижению продуктивности при потере одной единицы биоразнообразия.

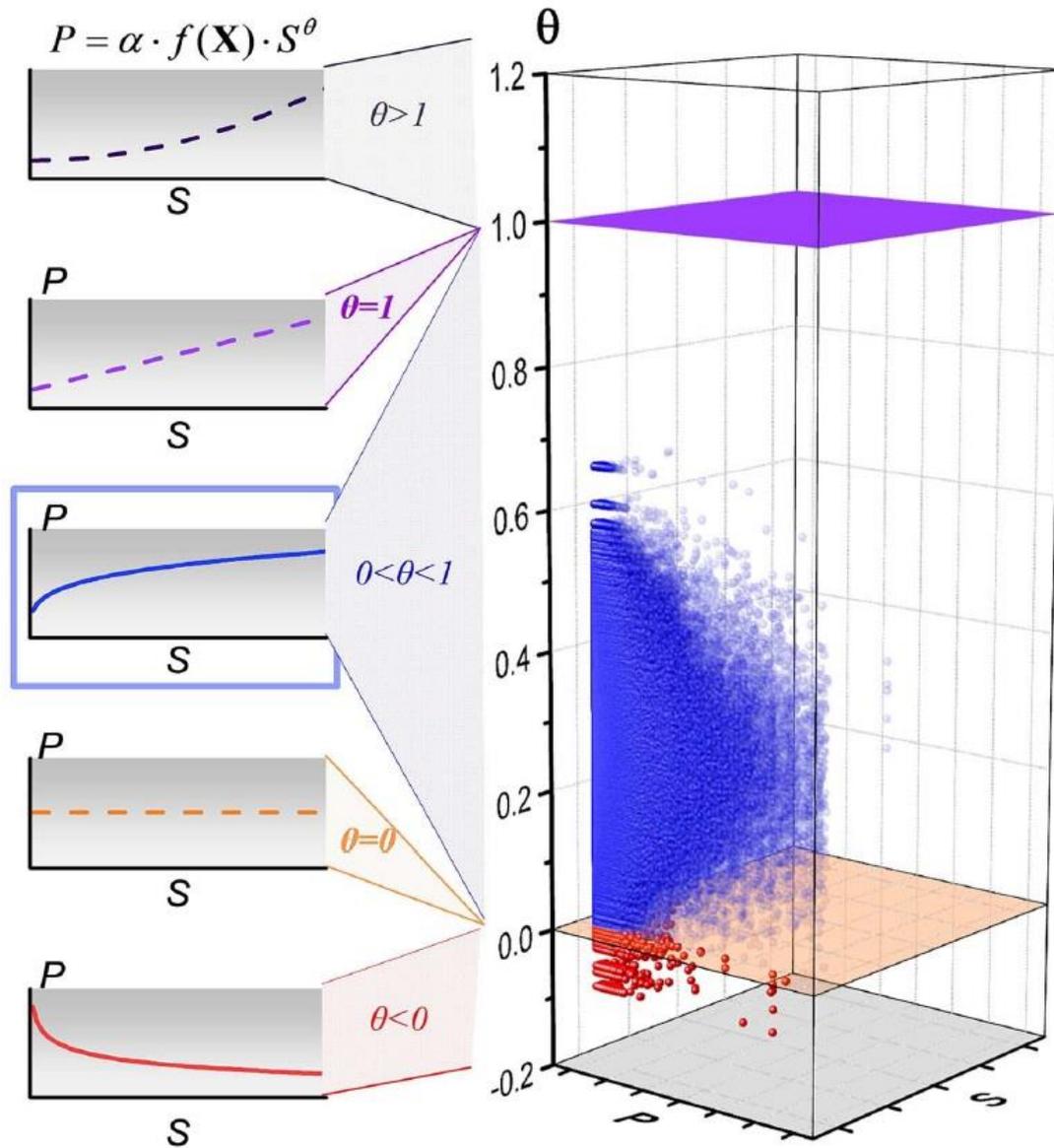


Рис. 15. Теоретическая положительная асимптотическая связь продуктивности с биоразнообразием, подтверждаемая эмпирическими данными GFB (Liang et al., 2016). Диаграмма показывает, что при теоретическом положительном асимптотическом тренде потери в видовом обилии снижают продуктивность лесов (левая часть). Функциональные кривые представляют различные соотношения «продуктивность – разнообразие» при разных значениях эластичности замещения ( $\theta$ ). Значения  $\theta$  между 0 и 1 соответствуют положительному выпуклому асимптотическому тренду (синяя кривая). Трехмерная точечная диаграмма показывает величину  $\theta$ , полученную по исходным данным продуктивности ( $P$ ), видового обилия ( $S$ ) и других переменных (справа). Из 5 млн. оценок  $\theta$  (среднее = 0,26,  $SD = 0,09$ ), 4993500 находятся в диапазоне между 0 и 1 (синяя кривая), тогда как только 6500 дали отрицательный тренд (красная кривая), и ни один не был равен нулю или  $\geq 1$ ; положительный асимптотический тренд поддержан в 99,9% оценок (Liang et al., 2016).

Модель эффективности ниши (Liang et al., 2015) и несколько предшествующих исследований (Tilman et al., 1997; Loreau, Nector, 2001) обеспечивают основу для интерпретации эластичности замещения и аппроксимации соотношения «продуктивность – биоразнообразие» посредством степенной функции:

$$P = a \cdot f(X) \cdot S^\theta \quad (15)$$

где  $P$  и  $S$  означают первичную продуктивность и видовое обилие насаждений соответственно;  $f(X)$  - функция векторного контроля переменных  $X$  (сумма площадей сечений и 14 климатических, почвенных и топографических переменных);  $a$  – константа (Liang et al., 2016).

Модель (15) способна представлять разнообразные потенциальные закономерности изменения соотношения «продуктивность – биоразнообразие». Модель в диапазоне  $0 < \Theta < 1$  представляет собой положительную асимптотическую зависимость, в то время как другие значения  $\Theta$  могут представлять альтернативные закономерности названного соотношения, в том числе убывающие ( $\Theta < 0$ ), линейные ( $\Theta = 1$ ), выпуклые ( $\Theta > 1$ ), или показывать отсутствие эффекта ( $\Theta = 0$ ) (см. **рис. 15**). Модель (15) рассчитана с использованием фактических данных соотношения «продуктивность – биоразнообразие» по базе геопространственных выборочных лесных насаждений (GFB) и дополнительных переменных, полученных на основе данных наземных измерений и дистанционного зондирования (Liang et al., 2016).

Установлено, что во всех мировых лесах преобладает положительная взаимосвязь продуктивности и биоразнообразия. Из 10 тысяч случайно отобранных подвыборок, каждая из которых включает 500 пробных площадей, 99,87 % дают положительную асимптотическую зависимость продуктивности от относительного обилия видов (диапазон  $0 < \Theta < 1$ ), тогда как лишь 0,13 % показывают отрицательный тренд, и ни один не был равен нулю или  $\geq 1$  (см. **рис. 15**).

В целом, глобальная продуктивность лесов увеличивается асимптотически с 2,7 до 11,8  $\text{м}^3 \text{га}^{-1}\text{год}^{-1}$  по мере увеличения относительного видового обилия в диапазоне от минимального до максимального значений, что соответствует величине  $\Theta$ , равной 0,26 (**рис. 16А**) (Liang et al., 2016). Для облегчения межбиомных сравнений введён показатель относительного видового обилия ( $\check{S}$ ), равный видовому обилию, делённому на максимальное видовое обилие на пробных площадях ( $S^*$ ), согласно соотношению

$$\check{S} = S / S^* \quad (16)$$

После нанесения значений  $\Theta$  на глобальную карту выявлены значительные геопространственные вариации по всему миру (**рис. 16Б**). Наиболее высокое значение  $\Theta$  (0,29-0,30) наблюдается в бореальных лесах Северной Америки, Северо-Восточной Европы, Центральной Сибири и Восточной Азии, а также в спорадических тропических и субтропических лесах Южной и Центральной Африки, Юго-Центральной Азии и Малайского архипелага. В этих областях, характеризующихся наибольшей *эластичностью замещения*, один и тот же процент сокращения биоразнообразия приводит к более интенсивному снижению продуктивности лесов. С точки зрения абсолютной продуктивности один и тот же процент утраты биоразнообразия вызывает наибольшее снижение продуктивности в Амазонии, Гвинейском заливе Западной Африки, Юго-Восточной Африке, включая Мадагаскар, Южном Китае, Мьянме, Непале и Малайском архипелаге (Liang et al., 2016).

Из-за относительно узкого диапазона *эластичности замещения* на глобальном уровне (0,2-0,3), регионы наибольшего снижения продуктивности при той же процентной доле утраты биоразнообразия в значительной степени соответствуют регионам наибольшей продуктивности. На мировом уровне 10%-ное снижение видового обилия (с 100 до 90 %) приводит к 2-3%-ному снижению продуктивности, а при снижении видового обилия до единицы, снижение продуктивности лесов составляет 26-66%, даже если другие факторы, такие, как общее количество деревьев и древесный запас, остались неизменным (Liang et al., 2016).

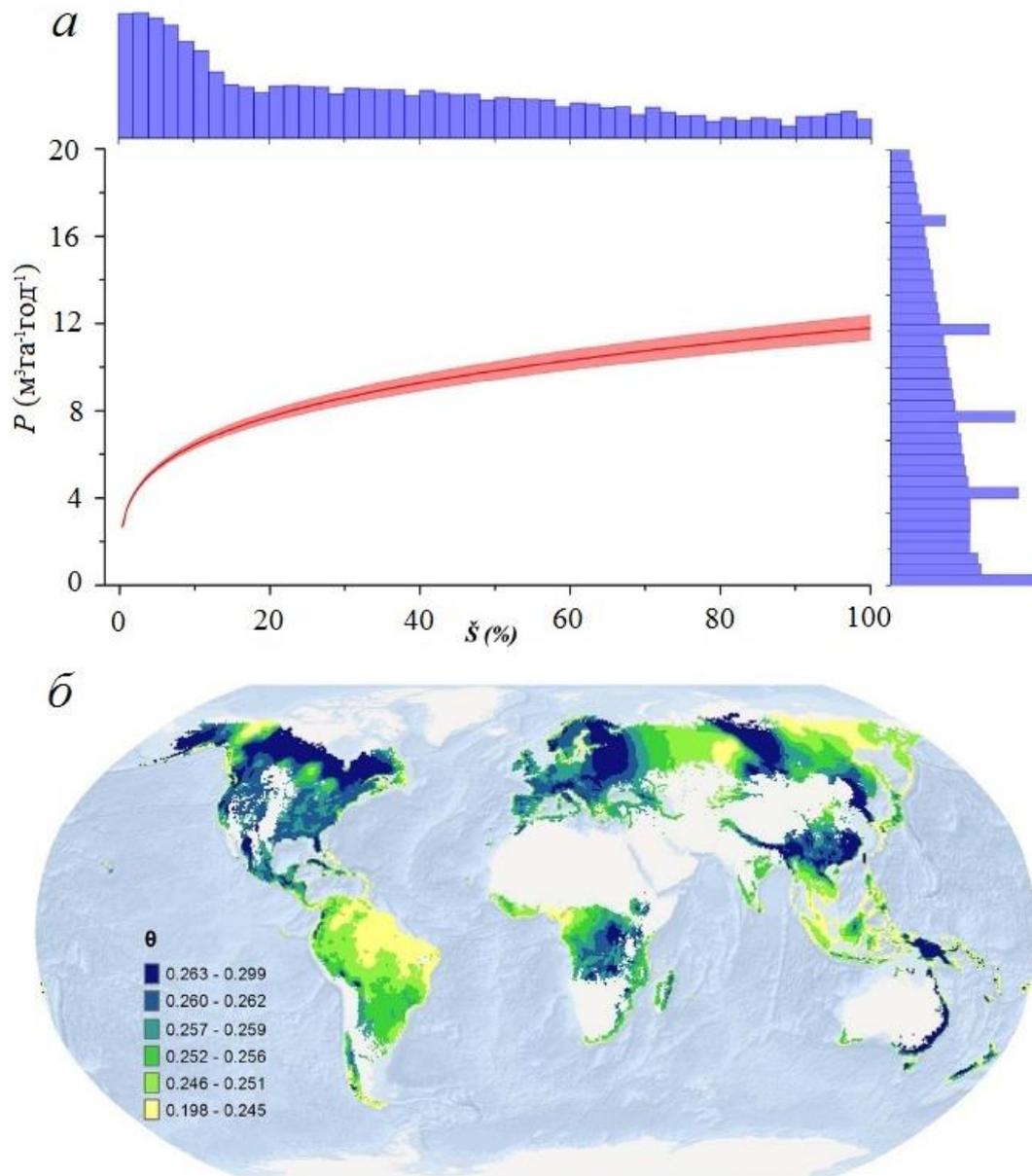


Рис. 16. Расчетное глобальное влияние биоразнообразия на продуктивность лесов является положительным и асимптотическим. Глобальное воздействие биоразнообразия на продуктивность лесов (красная линия с розовыми полосами, представляющими 95%-ный доверительный интервал) соответствует среднему глобальному значению эластичности замещения ( $\theta$ ), равному 0,26, с климатическим, почвенным, и другими факторами местопроизрастаний, учтенными и принятыми в качестве постоянных величин. Гистограмма в логарифмической шкале показывает относительное видовое обилие ( $\check{S}$ ) и находится сверху в горизонтальной оси, а продуктивность ( $P$ ,  $m^3 ga^{-1} год^{-1}$ ) находится на вертикальной оси справа (Liang et al., 2016).

Выполненный глобальный анализ (Liang et al., 2016) дает убедительные доказательства того, что продуктивность лесов будет снижаться ускоренными темпами с утратой биоразнообразия. Позитивная асимптотическая зависимость, обнаруженная в лесных экосистемах на мировом уровне, хорошо согласуется с последними теоретическими достижениями, связанными с соотношением «продуктивность – биоразнообразие» (Loreau, Nector, 2001; Liang et al., 2015). Эластичность замещения, введённая в данном исследовании (в диапазоне от 0,2 до 0,3), в значительной степени перекрывает диапазон значений той же экспоненты (от 0,1 до 0,5), полученных в предыдущих теоре-

тических и экспериментальных исследованиях (Isbell et al., 2015). Кроме того, полученные выводы согласуются с глобальными оценками экосистемных услуг, зависящих от биоразнообразия при различных допущениях (Isbell et al., 2015) и с недавними сообщениями об уменьшении маргинальных выгод от добавления вида по мере увеличения видового обилия, основанными на материалах постоянных пробных площадей, датированных, начиная с 1870 года (Tilman et al., 1997; Forrester, Pretzsch, 2015).

Осуществлённый анализ (Liang et al., 2016) опирался на лесонасаждения в диапазоне от неуправляемых до интенсивно управляемых. Условия естественных лесов иные, чем в интенсивно управляемых лесах, поскольку производство древесины в последних зачастую сосредоточено на одном или ограниченном числе высокопродуктивных древесных видов. В некоторых исследованиях показано, что интенсивно управляемые леса, в которых насыщенные ресурсы могут ослабить «нишевую» эффективность (Liang et al., 2015), имеют более высокую продуктивность, чем естественные смешанные леса с одинаковым климатом и условиями произрастания. В других исследованиях (Pretzsch, Schütze, 2009; Zhang et al., 2012) сравнивались смешанные древостои с монокультурами при одном и том же уровне интенсивности хозяйствования, и было установлено, что положительное воздействие видового разнообразия на продуктивность деревьев и другие экосистемные услуги применимо к интенсивно управляемым лесам (Liang et al., 2016).

Таким образом, до сих пор не решен вопрос о количественном выражении соотношения «продуктивность – биоразнообразие» в области интенсивного лесопользования. Тем не менее, поскольку на интенсивно управляемые леса приходится лишь незначительная (<7 %) часть глобальных лесов, полученные оценки названного соотношения будут в минимальной степени затронуты антропогенным вмешательством и, таким образом, должны отражать процессы, присущие подавляющему большинству глобальных лесных экосистем (Liang et al., 2016).

В описанном исследовании (Liang et al., 2016) внимание сосредоточено на прямом влиянии биоразнообразия на продуктивность экосистем. Имеющиеся результаты исследований обратной причинно-следственной связи (Loreau, 1998; Grace et al., 2016) позволяют предположить, что *между биоразнообразием и продуктивностью может существовать потенциальная двусторонняя причинно-следственная связь*. Известно, что выявленные корреляции трудно или невозможно использовать для обнаружения причинно-следственных эффектов. Тем не менее, был достигнут существенный прогресс в выявлении причинно-следственной связи между соотношением «продуктивность – биоразнообразие» и другими потенциальными экологическими переменными (Loreau, 1998; Grace et al., 2016), и в описанном исследовании были предприняты значительные усилия для учета этих потенциальных экологических переменных при оценке вероятного причинно-следственного воздействия биоразнообразия на продуктивность (Liang et al., 2016).

Поскольку *таксономическое разнообразие косвенно включает функциональное, филогенетическое и геномное разнообразие*, полученные результаты, сосредоточенные на обилии древесных видов (Liang et al., 2016), могут быть применимы и к другим элементам биоразнообразия, которые, как было установлено, влияют на продуктивность растений (Naeem et al., 2012). Выполненный прямой анализ показывает таксономический вклад в продуктивность и функционирование лесных экосистем, а также важность сохранения видового разнообразия для биологического сохранения и лесопользования (Liang et al., 2016).

Полученные результаты (Liang et al., 2016) подчеркивают необходимость переоценки значимости биоразнообразия, переоценки стратегий лесопользования и приоритетов сохранения лесов во всем мире. С точки зрения глобального углеродного цикла и изменения климата ценность биоразнообразия очевидна. Выполненный глобальный

анализ показал, что продолжающееся исчезновение видов в мировых лесных экосистемах (Naem et al., 2012) может существенно снизить продуктивность лесов и тем самым - скорость поглощения углерода лесами, что, в свою очередь, поставит под угрозу это глобальное поглощение (Le Quere et al., 2015).

Установлено (Liang et al., 2016), что экономическая стоимость биоразнообразия для поддержания коммерческой продуктивности лесов составляет от 166 до 490 млрд. долларов США в год. Сама по себе *эта оценка не учитывает другие ценности биоразнообразия лесов (включая потенциальные возможности регулирования климата, среды обитания, регулирования водных потоков и генетических ресурсов) и представляет лишь небольшую долю от общей стоимости биоразнообразия* (Gamfeldt et al., 2013). Однако эта величина уже в 2-6 раз превышает общие сметные расходы, необходимые для эффективного сохранения всех наземных экосистем в глобальном масштабе - около 76,1 млрд. долларов США в год (McCarthy et al., 2012). Это обнадёживающее соотношение полезностей и затрат подчеркивает важность сохранения биоразнообразия для лесного хозяйства и управления лесными ресурсами (Liang et al., 2016). Расчетами К.И. Кондратьева (2002) установлено, что именно девственные леса России (а не сельвакультура, т.е. искусственные леса, которыми покрыта вся Западная Европа) представляют собой огромную ценность, которая намного выше ценности всех российских минерально-сырьевых ресурсов (Кондратьев и др., 2002).

В условиях борьбы с утратой биоразнообразия взаимосвязь между биологическим сохранением и деградацией привлекает все большее внимание во всем мире, особенно в депрессивных регионах, где средства к существованию напрямую зависят от наличия экосистемных продуктов. Потеря биоразнообразия в этих регионах может усугубить местную нищету за счет снижения продуктивности лесов и соответствующих экосистемных услуг. Например, в тропических и субтропических регионах многие области с высокой *эластичностью замещения* видов совпадают с «горячими точками» биоразнообразия, в том числе в Восточных Гималаях и Непале, в горах Юго-Западного Китая и тропических Андах. В этих районах лесозаготовками охвачено лишь несколько древесных видов, представляющих коммерческую ценность. Таким образом, риск утраты видов в результате обезлесения намного превышает риск, связанный с вырубанием лесов. Обезлесение и другие антропогенные факторы, обуславливающие утрату биоразнообразия в этих «горячих точках», вероятно, окажут значительное воздействие на продуктивность лесных экосистем, что может привести к усугублению местной нищеты (Liang et al., 2016).

Полученные выводы отражают совокупную предпочтительность крупномасштабного синтеза экологических данных и современных методов цифрового обучения для углубления нашего понимания глобальной лесной экосистемы. Такие подходы необходимы для получения глобального представления о последствиях утраты биоразнообразия и потенциальных выгодах биологического сохранения в практике управления лесными ресурсами и лесоводства — общей цели, которую разделяют такие межправительственные организации, как Монреальская и Хельсинкская рабочие группы (Liang et al., 2016).

#### 4. Климатические парадоксы биоразнообразия

Как уже упоминалось выше, экстремальные климатические явления становятся все более частыми во всем мире, и экономический ущерб от них за последние 30 лет вырос в 75 раз (Гордеев, 2002). Однако до сих пор неясно, в какой мере они влияют на биоразнообразие и может ли биоразнообразие сократить наносимый ими ущерб (Stocker et al., 2013). Поскольку большая часть лесного покрова планеты представлена смешанными фитоценозами, остается открытым вопрос изменения их биопродуктивно-

сти в связи с биоразнообразием и климатическими трендами. Исследования травянистых экосистем показали, что продуктивность экосистем смешанных сообществ более устойчива, меньше подвержена влиянию засух и быстрее восстанавливается после засухи, чем обедненных по видовому составу сообществ (Tilman, Downing, 1994). Однако последующие эксперименты дали противоречивые результаты (Pfisterer, Schmid, 2002; Caldeira et al., 2005; Kahmen et al., 2006; Steiner et al., 2006; Wang et al., 2007; Ives, Carpenter, 2007; Griffin et al., 2009; Ruijven, Berendse, 2010; Vogel et al., 2012; Grossiord et al., 2014; Wright et al., 2015).

По результатам 46 экспериментов (Isbell et al., 2015) с травянистыми сообществами разного видового состава была предпринята попытка ответить на вопрос, обеспечивает ли биоразнообразие стабильность сообщества после климатических отклонений. Установлено, что биоразнообразие повышает устойчивость экосистем к широкому спектру климатических явлений, включая влажные и сухие условия, умеренные и экстремальные по величине, кратковременные и продолжительные. Продуктивность сообществ с низким разнообразием (1-2 вида) изменяется приблизительно на 50% вследствие климатических отклонений, в то время как у смешанных сообществ (от 16 до 32 видов) изменение было лишь на уровне 25%. Через год после каждого климатического отклонения продуктивность экосистем полностью восстанавливалась или превышала нормальный уровень, как при высоком, так и при низком разнообразии сообществ, без заметной зависимости устойчивости от биоразнообразия экосистемы. Установлено, что биоразнообразие в основном стабилизирует продуктивность экосистем за счет повышения устойчивости к изменению климата (Isbell et al., 2015).

По материалам 209 постоянных пробных площадей разного видового состава на территории Европы установлена зависимость надземной продукции древостоев от видового разнообразия (рис. 17). Она смещается от выраженной положительной в условиях, где климат накладывает сильное ограничение на продуктивность древостоев при низкой их густоте, до слабо отрицательной в древостоях, где климатические условия для роста являются наиболее подходящими. Сделан вывод, что форма и значимость взаимосвязи между разнообразием видов и продуктивностью древостоев в решающей степени зависят от экологического контекста. На территории Европы биоразнообразие демонстрирует наибольшее позитивное влияние на продуктивность лесов в неблагоприятных климатических условиях, которые ограничивают продуктивность и являются причиной формирования разреженных древесных сообществ (Jucker et al., 2016).

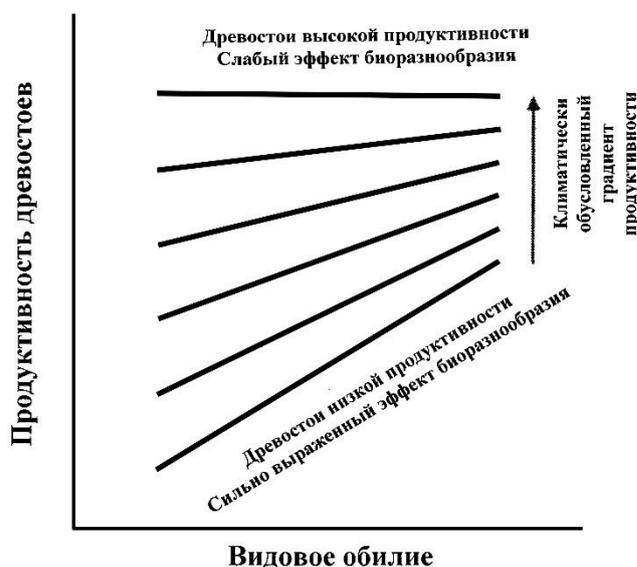


Рис. 17. Схематическая диаграмма, иллюстрирующая ожидаемое изменение взаимосвязи между продуктивностью фитомассы и видовым разнообразием на пробных площадях, расположенных вдоль градиента климатически обусловленной продуктивности. Древостои низкой продуктивности (например, в силу экологических ограничений роста) демонстрируют сильно выраженное положительное влияние разнообразия на продуктивность, в то время как продуктивность древостоев в более благоприятных условиях роста не связана с видовым разнообразием (Jucker et al., 2016).

Согласно многочисленным исследованиям, межгодовая изменчивость годовичного прироста и его зависимость от климатических условий модулируется видовым составом древостоев (Lebourgeois et al., 2013; Pretzsch et al., 2013b; Rio et al., 2014), что указывает на важную роль видового состава при оценке адаптационной способности древостоев к изменению климата. Однако потенциальная выгода от смешанных древостоев по сравнению с чистыми в плане снижения чувствительности к засухам зависит от видового состава и условий произрастания. Исследованиями выявлены положительное (Lebourgeois et al., 2013; Pretzsch et al., 2013), нейтральное (Jucker et al., 2014; Merlin et al., 2015) и даже отрицательное (Grossiord et al., 2014) влияния смешения видов на снижение их чувствительности к стрессам и изменению климата (Pretzsch et al., 2015).

На основании анализа 133 оценок связи биологической продуктивности растительных сообществ как с их биоразнообразием, так и с изменением климата и добротностью местопроизрастаний, полученных по всему миру, установлено, что биоразнообразие определяет биологическую продуктивность в не меньшей степени по сравнению с климатом и добротностью условий произрастания (Duffy et al., 2017).

Исследование чистой первичной продукции (ЧПП) надземной фитомассы смешанных лесных фитоценозов Испании и Канады в широком диапазоне средних температур и условий увлажнения (Raquette et al., 2018) показало, что в нормальных условиях ЧПП положительно связана с индексом биоразнообразия, но по мере роста температуры положительный тренд нарушается, т.е. биоразнообразие не способствует формированию более стабильных условий роста лесных фитоценозов в ходе изменения климата (рис. 18).

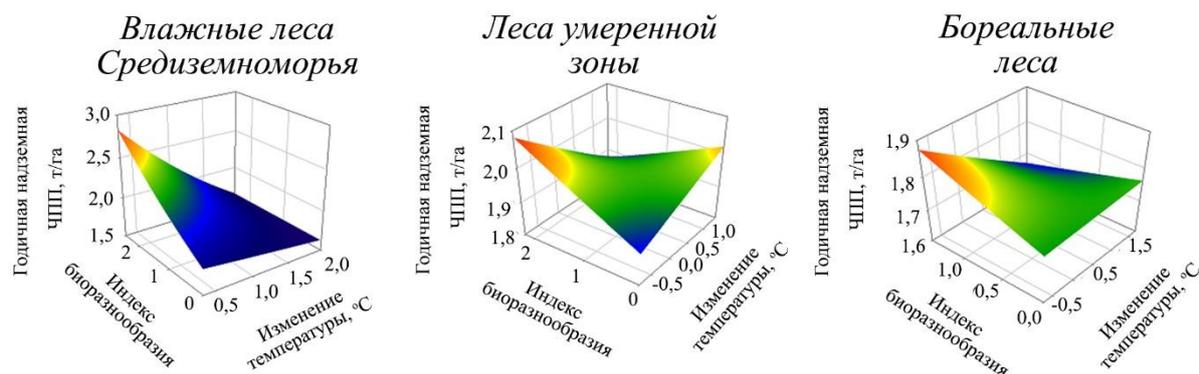


Рис. 18. 3D-диаграммы изменения годичной надземной ЧПП в зависимости от индекса биоразнообразия и температурного тренда в трёх биомах (Raquette et al., 2018).

На рис. 18 показано, что в чистых лесных насаждениях (индекс биоразнообразия равен нулю) ЧПП реагирует на повышение температуры до 1-2°C в разных климатических зонах по-разному: увеличивается в лесах умеренной зоны, остается стабильной в бореальных лесах и снижается во влажных лесах Средиземноморья, но по мере увеличения индекса биоразнообразия разные по зонам тренды постепенно трансформируются в общий для всех зон, унифицированный отрицательный тренд (Raquette et al., 2018), и биологического обоснования этому явлению нет. Неслучайно в конце перечня 100 основных вопросов, на которые должна дать ответы экология XXI века, под номером 87 стоит вопрос: «Как межвидовые взаимодействия влияют на реакцию видов на глобальные изменения?» (Розенберг, Гелашвили, 2013).

Таким образом, на основе обобщения большого количества экспериментов в смешанных и чистых моновидовых (травянистых) сообществах установлено, что их продуктивность изменяется в ответ на климатические отклонения в значительно большей степени по сравнению с продуктивностью смешанных сообществ, что, казалось бы, могло подтверждать общий тезис о повышенной устойчивости к климатическим

отклонениям смешанных сообществ, если бы не множество фактов в отношении тех же травянистых сообществ, противоречащих ему.

Если по данным многочисленных постоянных пробных площадей разного видового состава на территории Европы биоразнообразие демонстрирует наибольшее позитивное влияние на продуктивность лесных насаждений в неблагоприятных климатических условиях, то по мере улучшения климатических условий для их роста эффект биоразнообразия исчезает. Означает ли это, что в лучших лесорастительных условиях изменение климата не оказывает влияния на продуктивность независимо от видового разнообразия, а в худших условиях продуктивность при изменении климата увеличивается пропорционально видовому обилию? Тот факт, что на мировом уровне биоразнообразие определяет биологическую продуктивность в не меньшей степени по сравнению с климатом и добротностью условий произрастания, не проясняет ситуации. Не проясняет ситуации и выше описанный результат исследований, проведённых в Польше (Bielak et al., 2014): в жёстких климатических условиях прибавочная продуктивность смешанных древостоев возрастает за счет эффекта кооперации обоих видов в нише, в то время как в периоды с благоприятными климатическими условиями снижается за счет конкуренции.

Наконец, закономерность, согласно которой в чистых лесных насаждениях продуктивность реагирует на повышение температуры в разных климатических зонах по-разному: увеличивается в лесах умеренной зоны, остается стабильной в бореальных лесах и снижается во влажных лесах Средиземноморья, но по мере увеличения индекса биоразнообразия разные зональные тренды постепенно трансформируются в общий, унифицированный отрицательный тренд, - вообще не находит пока ни биологического, ни экологического объяснения.

## 5. «The Big Data Era»

*“Progress lies not in enhancing what is,  
but in advancing towards what will be”  
(Khalil Gibran).*

Сегодня ключевые процессы жизнедеятельности человека перетекли в Интернет, и любое действие человека оставляет цифровой след, что повлекло появление огромных массивов цифровой информации. В 2013 г. количество хранящейся в мире информации составило 1,2 трлн. гигабайт, из которых на нецифровую информацию приходится менее 2% (Майер-Шенбергер, Кукьер, 2014). А.И. Савельев (2015) приводит данные, согласно которым общее количество информации удваивается каждые 2 года и составит к 2020 г. порядка 40 зеттабайт. При этом большая часть данных, произведенных с 2012 по 2020 гг., будет сгенерирована не людьми, а различного рода устройствами в ходе их взаимодействий между собой и с сетями данных. Взаимодействие различного рода устройств посредством сети Интернет лежит в основе концепции «Интернета вещей» (Internet of Things) как следующего этапа развития «всемирной паутины», где машины будут не только производить, но и потреблять информацию (Савельев, 2015).

«Big Data» сегодня - это одно из стремительно развивающихся направлений ИТ-технологий. И.А. Самойлова (2017) пишет: «Если само понятие возникло сравнительно давно, то понимание, что это такое, оформилось недавно. Оказалось, что это не объёмы хранимых данных, точнее не только объёмы. Это не те данные, с которыми привык работать опытный аналитик. Они, скорее всего, не будут вписываться в строки и столбцы таблицы Excel или строки таблицы реляционной базы данных. И они, вероятно, не будут помещаться на жесткий диск обычного компьютера. Основным способом описания больших данных является аббревиатура «3V» — volume, velocity, variety (рис. 19)».

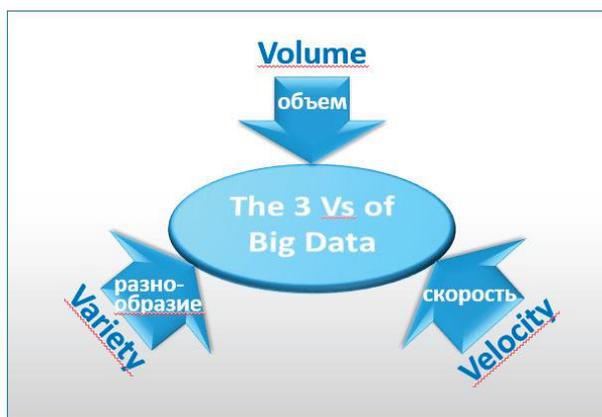


Рис. 19. 3V-структура «больших данных» (Laney, 2001; Самойлова, 2017).

Итак, аббревиатура 3V означает триаду: *объём, скорость, разнообразие*. Обычно считалось, что первые две составляющие триады – объём и скорость – ограничиваются ёмкостью и производительностью компьютера. Согласно «закону Мура», количество транзисторов в одной микросхеме удваивается каждый год, и соответственно возрастает ёмкость

компьютера, а при снятии некоторых существующих технических ограничений для создания квантового компьютера, ёмкость и скорость обработки информации возрастает неограниченно (Пахомов, 2007; Доронин, 2007). Более того, станет возможна квантовая связь – передача кубитов на расстояние, что приведет к возникновению своего рода квантового Интернета. Квантовая связь позволит обеспечить соединение всех желающих общаться, защищенное (законами квантовой механики) от подслушивания. Информация, хранимая в квантовых базах данных, будет защищена от копирования намного надежнее, чем сейчас (<https://studfiles.net/preview/1511460/page/2/>).

Как пишет И.А. Самойлова (2017), проблема возникает при реализации третьей «V» - разнообразия данных. Это не только строки и столбцы хорошо отформатированных данных, но и неструктурированные данные (книги, сообщения в блогах, фотографии, видео, аудио, комментарии к новостям и твитам), составляющие около 80 % объема современной информации. Исследование компании Forrester Research показало, что разнообразие является важнейшим и сложнейшим фактором при создании технологии Big Data. Термин "большой" означает не только объём, но и сложность, и многомерность. Разнообразие, являющееся одним из критериев в модели Гартнера (см.: Laney, 2001), связано с сочетанием как источников, так и характера данных (Nymand-Andersen, 2016).

Big Data тесно связаны с облачными технологиями. Они являются объектом интенсивных вычислительных операций и обеспечивают ёмкость хранилища облачной системы. Основная цель облачных технологий заключается в использовании огромных вычислительных и депозитарных ресурсов под централизованным управлением. Развитие облачных вычислений решает проблему хранения и обработки больших данных. С другой стороны, система Big Data также ускоряет развитие облачных вычислений. Технология распределенного хранения информации, основанная на облачных вычислениях, даёт возможность эффективно управлять «большими данными» (Chen et al., 2014).

«Большие данные» десятилетней давности сегодня уже не кажутся «большими»: с каждым днем объемы информации расширяются, скорость её подачи увеличивается, а разнообразие источников и форматов данных растёт (Nymand-Andersen, 2016). Технологии Big Data вместе с широким использованием облачных технологий создают новые возможности для интенсивной обработки данных в междисциплинарных областях знаний. При этом наибольшие проблемы в области Big Data связаны с охватом огромного разнообразия междисциплинарных данных и с обеспечением доверия между поставщиками данных и их пользователями (Lokers et al., 2016).

А.С. Дмитриев (2015) даёт представление общей архитектуры решения Big Data. При работе с Big Data заранее неизвестно, какие зависимости будут обнаружены в многоформатном массиве данных, постоянно нарастающем в реальном времени. Если в традиционных массивах данные для анализа непосредственно загружаются в аналитический инструментарий, то в Big Data аналитический инструментарий приближается к данным, встраивается в механизмы получения и обработки информации таким образом,

чтобы обрабатывать их максимально быстро. Необходимыми технологическими элементами являются вычислительные ресурсы, «датчики» для сбора данных, каналы передачи информации, обрабатывающие программы, инструменты передачи обратной связи (порталы, целевая рассылка и пр.). А.С. Дмитриев (2015) предлагает один из вариантов облачных решений для понимания того, с кем и когда придется сотрудничать социологам при работе в подобных проектах (рис. 20).

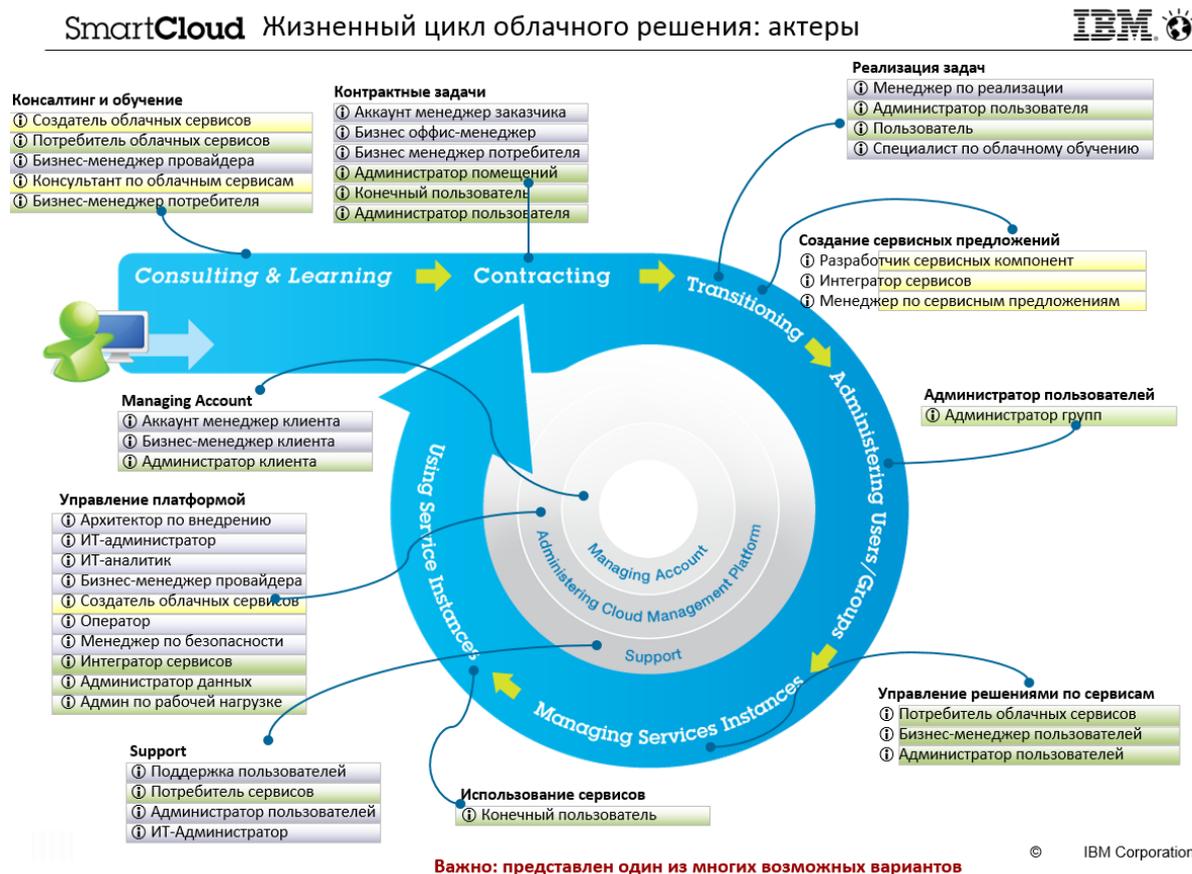


Рис. 20. Роли в поддержке облачного решения. Жизненный цикл решения. Материалы IBM (Дмитриев, 2015).

Е. Карри (Curry, 2016) полагает, что для описания среды данных, поддерживаемой сообществом взаимодействующих организаций и отдельных лиц, в ИТ-терминах может быть полезна метафора «экосистемы». В естественных экосистемах разумные организмы контролируют свою энергию. В бизнес-экосистемах интеллектуальная компания управляет информацией и ее потоками. Экосистемы «больших данных» могут формироваться в отношении организаций, технологических платформ, внутри их секторов или между ними. Они имеются во многих промышленных секторах, где огромное количество данных перемещается между субъектами в рамках сложных цепочек поставок информации. Секторы с установленными или формирующимися экосистемами данных включают здравоохранение, финансы, логистику, медиа, производство и фармацевтику. Помимо самих данных, экосистемы «больших данных» могут также поддерживаться платформами управления данными, инфраструктурой и службами данных (Curry, 2016).

Несмотря на то, что модель «3V» приобрела большую популярность, предлагаются варианты её дополнения четвертой «V». В частности, М. Чен с соавторами (Chen et al., 2014) концепцию «больших данных» дополняют четвертой «V» – Value (огромное значение, но очень низкая плотность) (рис. 21).

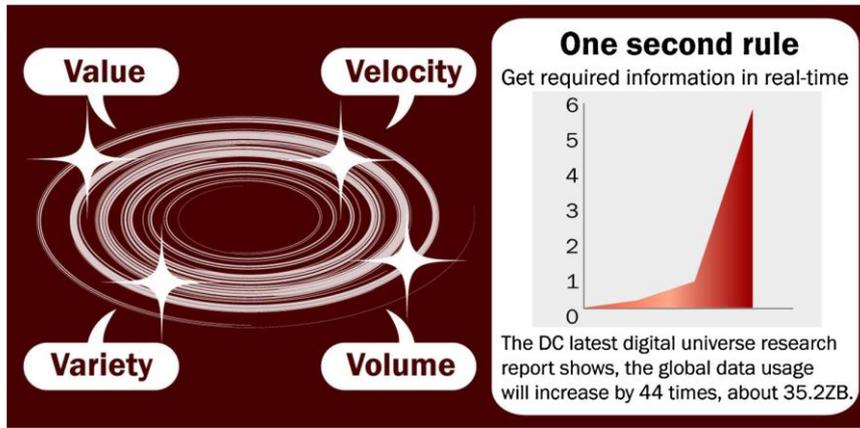


Рис. 21. 4V-структура «больших данных» (Chen et al., 2014).

Определение «4V» получило широкое признание, поскольку оно подчеркивает значение и необходимость изучения огромных скрытых сведений и обозначает чрезвычайную проблему в Big Data: как обнаруживать информацию из чрезвычайно варьирующих источников, как выявлять её ценность, как её использовать и как преобразовывать «кучу» данных в «большие данные» (Chen et al., 2014).

Иную четвертую “V” – Veracity, или неопределенность данных, добавляет к изначальной триаде П. Ниманд-Андерсен (Nymand-Andersen, 2016) (рис. 22). Поскольку в центре внимания всегда находится оценка точности и неопределённости окружающей нас информации, то в преддверии любого анализа должен быть обеспечен статистический принцип оценки имеющихся данных. На «большие данные» должны распространяться те же стандарты качества и доверительные интервалы, которые применяются к любым другим источникам, подвергаемым статистической обработке. Это особенно важно с учетом разной доступности и методологического разнообразия информации, используемой в различных регионах и странах (Nymand-Andersen, 2016).

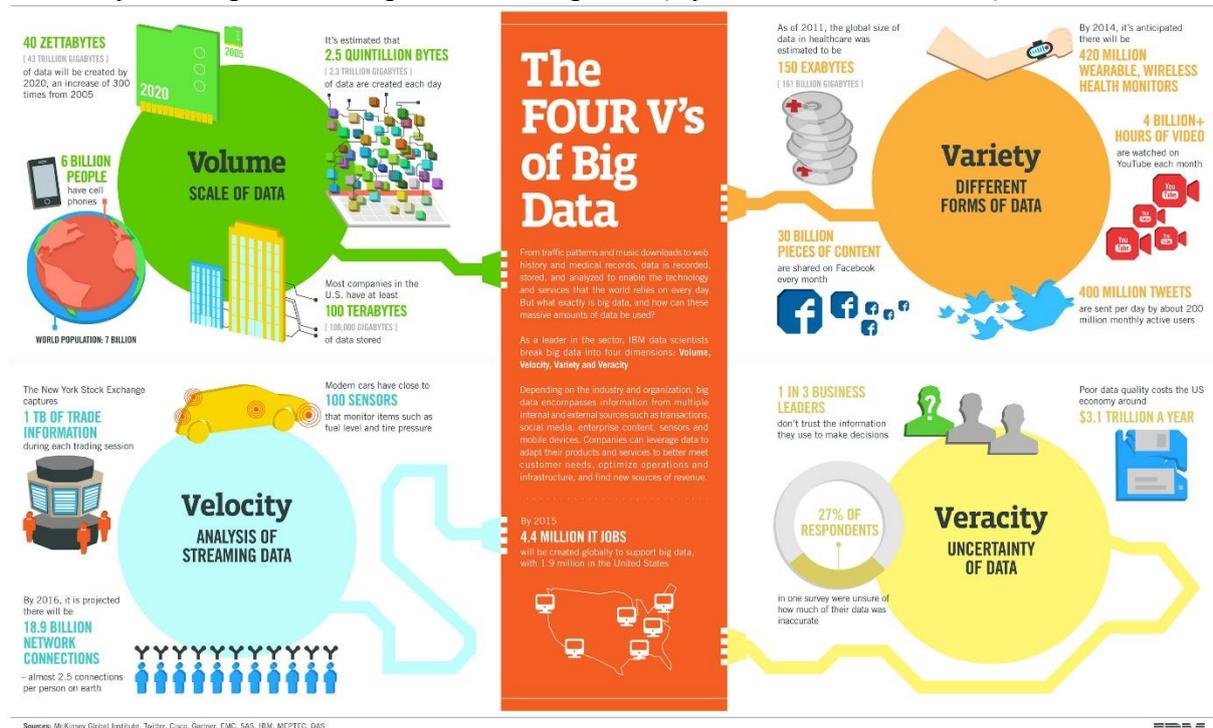


Рис. 22. Инфографика IBM, дающая обзор компонентов «больших данных», включая четвертую “V” – Veracity, или неопределенность данных ([https://www.ibmbigdatahub.com/sites/default/files/infographic\\_file/4-Vs-of-big-data.jpg](https://www.ibmbigdatahub.com/sites/default/files/infographic_file/4-Vs-of-big-data.jpg)).

«Таким образом, - констатирует А.И. Савельев (2015), - “большие данные” можно определить как совокупность инструментов и методов обработки структурированных и неструктурированных данных огромных объёмов из различных источников, подверженных постоянным обновлениям, в целях повышения качества принятия управленческих решений, создания новых продуктов и повышения конкурентоспособности. ...“Большие данные” объединяют технику и технологии, которые извлекают смысл из данных на экстремальном пределе практичности» (с. 47).

«Что может Big Data?», - задает вопрос И.А. Самойлова и отвечает: «Очень многое. Например, попросить вас заполнить анкету с вопросами, а потом выдать вашу родословную. Или просканировать картинку и найти книгу, по мотивам которой она была нарисована. Или ситуация, когда вы идете по улице с девушкой, а вам приходит СМС, что у вашей девушки завтра день рождения. А в магазине, который вы сейчас проходите, есть вещь, которую она очень хочет получить в подарок. Тоже фантастика? Но это уже есть и это уже работает! Америка в этом отношении наиболее продвинута, и там это внедрено во многих сферах, особенно в рекламе и торговле».

Но как это согласуется с законом «О персональных данных», в России вступившим в силу 26 января 2007 г.? По состоянию на начало 2012 г. законы о персональных данных были приняты в 89 странах мира. Проанализировав возможности совмещения «Больших данных» с рядом базовых положений законодательства о персональных данных, А.И. Савельев (2015) заключает: «Такие принципы, как ограничение обработки персональных данных заранее определенными целями, ограничение объема собираемых и обрабатываемых данных минимально необходимым объемом, осуществление обработки данных на основе информированного согласия, являются несовместимыми с природой технологий «больших данных», которая лежит в основе тех преимуществ, которые она несет в себе. ...Ограничение обработки персональных данных заранее определенными целями означает лишение данной технологии преимуществ, которые она способна предоставить. ...Указанные вопросы нельзя решить, не ответив первоначально на главный вопрос: являются ли персональные данные товаром или они являются неотчуждаемым неимущественным благом? ...От ответа на данный вопрос будет во многом зависеть решение и всех остальных, ранее обозначенных проблем» (с. 43, 63).

## 6. Заключение

Рассмотрено влияние смещения конкурирующих и комплементарных древесных видов на их продуктивность в сравнении с чистыми насаждениями по материалам специально заложенных пробных площадей. Установлено, что совместное культивирование сосны и берёзы, лиственницы и берёзы, сосны и лиственницы характеризуется «односторонне-отрицательными» взаимовлияниями древесных видов, т.е. угнетающим влиянием одного из видов на другой. Анализ результатов роста опытных смешанных культур в широком диапазоне комплементарных видов в сравнении с чистыми культурами, напротив, показал, что подобные смещения дают не только прибавочную продуктивность, но и повышают её темпоральную стабильность, т.е. устойчивость продуктивности во времени.

На региональном и глобальном уровнях показаны преимущества смешанных насаждений перед чистыми по показателям продуктивности и устойчивости по материалам соответствующих баз данных на трёх уровнях: (1) продуктивность как функция только видового разнообразия; (2) продуктивность как функция разнообразия и структуры древостоев и (3) продуктивность как функция разнообразия, структуры древостоев и климатических показателей. В конце обзора рассмотрены некоторые климатические парадоксы биоразнообразия. Общий вывод сводится к тому, что проблема биораз-

нообразия применительно к растительным сообществам зависит от организационного уровня объекта (биом, древостой, вид, особь) и не имеет пока однозначного решения.

Можно заключить, что неопределённости и парадоксы свойственны не только проблеме соотношений биоразнообразия и продуктивности растительных сообществ, изложенной в первых четырёх разделах, но и проблеме соотношений технологий Big Data и облачных технологий, показанной в предыдущем разделе. Даст ли совмещённое исследование двух названных проблем положительный результат, покажет будущее. Возможно, мы сегодня даже не представляем, насколько быстро это будущее может наступить.

### Список использованной литературы

- Ахромейко А.И.* О выделении корнями растений минеральных веществ // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1936. № 1. С. 215-251.
- Ахромейко А.И.* Физиологическое обоснование степного лесоразведения // Лесное хозяйство. 1949. № 2. С. 12-22.
- Вересин М.М., Мамырин М.А., Шемякин И.Я., Якубюк А.Н.* Столетний опыт лесоразведения в Савальском лесничестве. М.: Гослесбумиздат, 1963. 162 с.
- Верзунов А.И.* Взаимовлияние лиственницы с компонентами и густота ее культур в Северном Казахстане // Труды КазНИИЛХА. 1975. Том 9. С. 111-120.
- Георгиевский Н.П.* Некоторые соображения о выращивании лесных культур // Лесное хозяйство. 1957. № 6. С. 40-43.
- Гордеев А.В.* Продовольственная безопасность - проблема XXI века // Продовольственная безопасность России / Сборник докладов Международной конференции, 12-14 марта 2002 г. М.: «Росинформагротех», 2002. С. 11-40.
- Гурвич А.Г.* Теория биологического поля. М.: «Сов. наука», 1944. 155 с.
- Гурский А.В.* Принципы подбора пород для смешения лесных культур // Лесное хозяйство. 1939. № 11. С. 18-24.
- Данченко А.М., Фриккель Я.А., Верзунов А.И.* Формирование искусственных молодняков берёзы. Томск: Томский научный центр, 1991. 199 с.
- Дмитриев А.С.* Big Data, 4V: Volume, Velocity, Variety, Value // Мониторинг общественного мнения. 2015. № 2 (126). С. 156-159.
- Доронин С.И.* Квантовая магия. СПб.: ИГ «Весь», 2007. 336 с.
- Енькова Е.И., Науменко Е.Н.* Из лесной практики Кокчетавской области // Лесное хозяйство. 1957. № 9. С. 50-56.
- Колесниченко М.В.* Биохимические взаимовлияния древесных растений. М.: Лесная промышленность, 1976. 184 с.
- Кондратьев К.Я., Лосев К.С., Ананичева М.Д., Чеснокова И.В.* Баланс углерода в мире и в России // Изв. РАН. Сер. географическая. 2002. № 4. С. 7-17.
- Кузьмичев В. В., Секретенко О.П.* Связь горизонтальной структуры и динамики состава сосново-лиственничных культур // Лесоведение. 2001. № 5. С. 60-67.
- Кузьмичев В.В.* Закономерности роста древостоев. Новосибирск: Наука, 1977. 160 с.
- Кучерявых Е.Г.* Лесные культуры Закарпатья // Лесное хозяйство. 1948. № 1. С. 85-91.
- Лавриненко Д.Д.* Взаимодействие древесных пород в различных типах леса. М.: «Лесная промышленность», 1965. 248 с.
- Майер-Шенбергер В., Кукьер К.* Большие данные. Революция, которая изменит то, как мы живем, работаем и мыслим. М.: «Манн, Иванов и Фербер», 2014. 240 с.
- Манкузо С., Виола А.* О чем думают растения: Тайная жизнь, скрытая от посторонних глаз / пер. с англ. Т.П. Мосоловой. М.: «Эксмо», 2019. 208 с.

- Марченко И.С.* Биополе лесных экосистем. Брянск: «Придесенье», 1995. 188 с.
- Марченко И.С.* Биополе лесных экосистем. М.: ВДНХ СССР, 1983. 56 с.
- Марченко И.С.* Руководство по уходу в смешанных молодняках. Брянск: Приокское книжное изд-во, 1976. 63 с.
- Матюк И.С.* Результаты межвидовой борьбы в лесных сообществах на песках // Агробиология. 1950. № 2.
- Морозов Г.Ф.* Биология наших лесных пород. М.: "Новая Деревня", 1922. 106 с.
- Набатов Н.М.* Культуры сосны посевом и посадкой. М.: «Лесная промышленность», 1968. 107 с.
- Набатов Н.М.* Роль берёзы в культурах сосны // Лесное хозяйство. 1964. № 1. С. 41-43.
- Налимов В.В.* Теория эксперимента. М.: «Наука», 1971. 208 с.
- Неволин О.А.* Основы хозяйства в высокопродуктивных сосняках Севера. Архангельск: Северо-зап. книжное изд-во, 1969. 103 с.
- Нестеров В.Г.* Вопросы современного лесоводства. М.: Сельхозгиз, 1961. 384 с.
- Никитин К.Е.* Лиственница на Украине. Киев: «Урожай», 1966. 331 с.
- Олейникова В.И.* Взаимовлияние сосны и берёзы в культурах // Лесное хозяйство. 1962. № 5. С. 12-17.
- Паракин В.В.* Особенности динамики структуры некоторых лесных культур различного породного состава на Лесной опытной даче ТСХА // Устойчивость и продуктивность лесоаграрных экосистем в условиях техногенеза. М.: Московская с.-х. академия, 1993. С. 24-33.
- Пахомов С.* Квантовый компьютер // КомпьютерПресс. 2007. № 5 (<http://www.compress.ru/article.aspx?id=17653&iid=817>).
- Поляков А.Н., Ипатов Л.Ф., Успенский В.В.* Продуктивность лесных культур. М.: Агропромиздат, 1986. 240 с.
- Прокопьев М.Н.* Смешанные посадки сосны и ели // Лесное хозяйство. 1976. № 5. С. 37-41.
- Прокопьев М.Н.* Создание смешанных культур сосны и берёзы // Лесное хозяйство. 1978. № 1. С. 53-57.
- Протасов А.Н.* Культуры лиственницы в зоне темно-каштановых почв Казахстана // Лесное хозяйство. 1952. № 2. С. 31-33.
- Протасов А.Н.* Типы лесных культур Казахстана. Алма-Ата: «Кайнар», 1965. 218 с.
- Рахтеенко И.Н.* Корневые системы древесных и кустарниковых пород. М.: Гослесбумиздат, 1952. 102 с.
- Рахтеенко И.Н.* Рост и взаимодействие корневых систем древесных растений. Минск: Изд-во АН БССР, 1963. 253 с.
- Рахтеенко И.Н., Мартинович Б.С.* Исследование взаимоотношений ели и осины в различных классах возраста // Эколого-физиологические особенности взаимоотношений растений в растительных сообществах / Ред. Н.Д. Нестерович. Минск: «Наука и техника», 1968. С. 30-42.
- Рахтеенко И.Н., Мартинович Б.С., Крот Л.А., Кабашикова Г.И.* Взаимоотношения древесных пород в чистых и смешанных насаждениях // Эколого-физиологические основы взаимодействия растений в фитоценозах / Ред. Н.Д. Нестерович. Минск: «Наука и техника», 1976. С. 23-94.
- Розенберг Г.С., Гелашвили Д.Б.* 100 основных экологических проблем: взгляд из Великобритании // Биосфера. 2013. Т. 5. № 4. С. 375-384.
- Романов В.С.* Изучение сосново-березовых культур в лесах БССР: Автореф. дис... канд. с.-х. наук. Минск: Акад. наук Белорусской ССР, 1955. 18 с.

*Рубцов В.И.* Культуры сосны в лесостепи. М.: «Лесная промышленность», 1969. 286 с.

*Рубцов В.И.* Культуры сосны в лесостепи центрально-черноземных областей. М.: «Лесная промышленность», 1964. 316 с.

*Савельев А.И.* Проблемы применения законодательства о персональных данных в эпоху «Больших данных» (Big Data) // Право. Журнал Высшей школы экономики. 2015. № 1. С. 43–66.

*Салмина Ю.Н.* Влияние смешения лиственницы сибирской в культурах Московской области на ее биологическую продуктивность: Автореф. дис... канд. биол. наук. М.: МГУ, 1973. 23 с.

*Самойлова И.А.* Технологии обработки больших данных // Молодой ученый. 2017. № 49. С. 26-28. URL <https://moluch.ru/archive/183/46957/> (дата обращения: 24.03.2019).

*Санников С.Н., Санникова Н.С.* Лес как подземно-сомкнутая дендроценоэкосистема // Сибирский лесной журнал. 2014. № 1. С. 25–34.

*Сеннов С.Н.* О методе моделирования производительности // Моделирование и контроль производительности древостоев / Сб. науч. тр. ЛитСХА, 1983. С. 44-46.

*Снегирева А.В.* Опыт экспериментального изучения борьбы за существование в природе // Советская ботаника. 1936. № 6.

*Спахов Ю.М.* О роли аллелопатии в изменении физиологического состояния молодых древесных растений при совместном произрастании: Автореф. дис... канд. биол. наук. Воронеж: Воронеж. гос. ун-т, 1971. 24 с.

*Сукачев В.Н.* О внутривидовых и межвидовых взаимоотношениях среди растений // Ботанический журнал. 1953. Т. 38. № 1. С. 57-96.

*Тимофеев В.П.* Второй ярус как условие повышения устойчивости и продуктивности сосновых насаждений // Лесное хозяйство. 1974. № 2. С. 17-24.

*Тимофеев В.П.* Лесные культуры лиственницы. М.: «Лесная промышленность», 1977. 216 с.

*Тимофеев В.П.* Лиственница в культуре. М.: «Лесная промышленность», 1981. 162 с.

*Тимофеев В.П.* Отмирание ели в связи с недостатком влаги // Лесное хозяйство. 1939. № 9. С. 6-15.

*Тимофеев В.П.* Роль лиственницы в поднятии продуктивности лесов. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 160 с.

*Титов Ю.В.* Эффект группы у растений. Л.: «Наука», 1978. 151 с.

*Ткаченко М.Е.* Общее лесоводство. М.-Л.: Гослесбумиздат, 1952. 600 с.

*Травень Ф.И.* О взаимодействии корневых систем древесно-кустарниковых пород на степных почвах // Лес и степь. 1949. № 2. С. 50-53.

*Тюрмер К.Ф.* Пятьдесят лет лесохозяйственной практики. М.: Тип. Э. Лиснера и Ю. Романа, 1891. 183 с.

*Усольцев В.А.* Биоразнообразие в экосистемах: краткий обзор проблемы // Эко-потенциал. 2019. № 1 (25). С. 9-47.

*Фирсова М.И.* К вопросу о взаимоотношениях древесных пород в двучленных насаждениях на начальном этапе их формирования // Взаимоотношения растений в растительном сообществе. Казань: Изд-во Казан. ун-та. 1964. С. 245-289.

*Фриккель Я.А.* Рост и продуктивность чистых и смешанных культур березы бородавчатой // Интенсификация лесного хозяйства. Алма-Ата: «Кайнар», 1978. С. 72-82 (Тр. КазНИИЛХА. Т. 10).

*Харитонов Г.А., Видякова А.Л.* Культура лиственницы на Среднем Урале // Лесной журнал. 1965. № 3. С. 3-7.

*Харитонович Ф.Н.* Устойчивость и рост черешчатого дуба в степи в смешении с кустарниками и древесными породами // Лесное хозяйство. 1948. № 1. С. 50-55.

*Харитонович Ф.Н., Четвериков А.В.* Влияние березы на рост и продуктивность сосны обыкновенной в смешанных культурах // Выращивание высокопродуктивных лесов. Минск: "Урожай", 1963. С. 67-76.

*Шебалов А.М.* Лиственница Сукачева в культуре на Южном Урале // Леса Урала и хоз-во в них. Вып. 2. Свердловск: УралЛЮС ВНИИЛМ, 1968. С. 124-125.

*Шебалов А.М.* Лиственницы Сукачева в лесах зеленой зоны г. Свердловска // Сб. научн. трудов № 32: Лесное хоз-во. Свердловск: УЛТИ, 1976. С. 68-71.

*Шумаков В.С.* Типы лесных культур и плодородие почв. М.: Гослесбумиздат, 1963. С. 184 с.

*Яблоков А.С.* Культура лиственницы и уход за насаждениями. М.: Гослесбумиздат, 1934. 128 с.

*Яруткин И.А.* О взаимоотношении дуба и ели в Среднем Поволжье // Лесоведение. 1968. № 5. С. 24-32.

*Adams W.M., Aveling R., Brockington D., Dickson B., Elliott Jo, Hutton J., Roe D., Vira B., Wolmer W.* Biodiversity conservation and the eradication of poverty // Science. 2004. Vol. 306. P. 1146–1149. DOI: 10.1126/science.1097920; pmid: 15539593.

*Allan E., Weisser W., Weigelt A., Roscher C., Fischer M., Hillebrand H.* More diverse plant communities have higher functioning over time due to turnover in complementary dominant species // Proceedings of the National Academy of Science USA. 2011. Vol. 108. P. 17034–17039.

*Ammer C.* Converting Norway spruce stands with beech - a review of arguments and techniques // Austrian Journal of Forest Science. 2008. Vol. 125. P. 3–26.

*Amoroso M.M., Turnblom E.C.* Comparing productivity of pure and mixed Douglas-fir and western hemlock plantations in the Pacific Northwest // Canadian Journal of Forest Research. 2006. Vol. 36. P. 1484–1496.

*Assmann E.* The principles of forest yield study. Oxford: Pergamon Press, 1970. 506 p.

*Assmann E.* Waldertragskunde. Organische Produktion, Struktur, Zuwachs und Ertrag von Waldbeständen. München, Bonn, Wien: BLV Verlagsgesellschaft, 1961. 490 S.

*Baker T.R., Philips O.L., Malhi Y., Almeida S., Arroyo L., Di Fiore A., Erwin T., Higuichi N., Killeen T.J., Laurance S.G., Laurance W.F., Lewis S.L., Monteagudo A., Neill D.A., Vargas P.N., Pitman N.C.A., Silva J.N.M., Martínez R.V.* Increasing biomass in Amazonian forest plots // Philosophical Transactions of the Royal Society. 2004. Vol. B359. P. 353–365.

*Banin L., Lewis S.L., Lopez-Gonzalez G., Baker T.R., Quesada C.A., Chao K.J., Burslem D.F.R.P., Nilus R., Salim K.A., Keeling H.C., Tan S., Davies S.J., Mendoza A.M., Vásquez R., Llosgy J., Neill D.A., Pitman N., Phillips O.L.* Tropical forest wood production: a cross-continental comparison // Journal of Ecology. 2014. Vol. 102. P. 1025–1037.

*Bauhus J., Van Winden A.P., Nicotra A.B.* Aboveground interactions and productivity in mixed-species plantations of *Acacia mearnsii* and *Eucalyptus globulus* // Canadian Journal of Forest Research. 2004. Vol. 34. P. 686–694. doi:10.1139/x03-243.

*Bielak K., Dudzińska M., Pretzsch H.* Mixed stands of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and Norway spruce [*Picea abies* (L.) Karst] can be more productive than monocultures. Evidence from over 100 years of observation of long-term experiments // Forest Systems. 2014. Vol. 23(3). P.573–589.

*Blüthgen N., Simons N.K., Jung K., Prati D., Renner S.C., Boch S., Fischer M., Hölzel N., Klaus V.H., Kleinebecker T., Tschapka M., Weisser W.W., Gossner M.M.* Land use imperils plant and animal community stability through changes in asynchrony rather than diversity // Nature Communications. 2016. Vol. 7. 10697.

*Bohn F.J., Huth A.* The importance of forest structure to biodiversity – productivity relationships // Royal Society Open Science. 2017. Vol. 4(1):160521.

*Boivenu C., Running S.* Impacts of climate change on natural forest productivity - evidence since the middle of the 20th century // *Global Change Biology*. 2006. Vol. 12. P. 862–882.

*Bourdier T., Cordonnier T., Kunstler G., Piedallu C., Lagarrigues G., Courbaud B.* Tree size inequality reduces forest productivity: an analysis combining inventory data for ten European species and a light competition model // *PLoS One*. 2016. Vol. 11: e0151852.

*Boyden S., Binkley D., Stape J.L.* Competition among eucalyptus trees depends on genetic variation and resource supply // *Ecology*. 2008. Vol. 89. P. 2850–2859.

*Brassard B.W., Chen H.Y.H., Bergeron Y., Pare' D.* Differences in fine root productivity between mixed- and single-species stands // *Functional Ecology*. 2011. Vol. 25. P. 238–246.

*Burger H.* Beitrag zur Frage der reinen oder gemischten Bestände // *Mitteilungen der Schweizerischen Anstalt für das Forstliche Versuchswesen*. 1941. Bd. 22. S. 164–203.

*Caldeira M.C., Hector A., Loreau M., Pereira J.S.* Species richness, temporal variability and resistance of biomass production in a Mediterranean grassland // *Oikos*. 2005. Vol. 110. P. 115–123.

*Caldwell M.M., Dawson T.E., Richards J.H.* Hydraulic lift: consequences of water efflux from the roots to plants // *Oecologia*. 1998. Vol. 113. P. 151–161.

*Callaway R.M., Walker L.R.* Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities // *Ecology*. 1997. Vol. 78. P. 1958–1965.

*Cardinale B.J., Duffy J.E., Gonzalez A., Hooper D.U., Perrings Ch., Venail P., Narwani A., Mac G.M., Tilman D., Wardle D.A., Kinzig A., Daily G.C., Loreau M., Grace J.B., Larigauderie A., Srivastava D.S., Naeem Sh.* Biodiversity loss and its impact on humanity // *Nature*. 2012. Vol. 486. P. 59–67 (DOI:10.1038/nature11148).

*Cardinale B.J., Wright J.P., Cadotte M.W., Carroll I.T., Hector A., Srivastava D.S., Loreau M., Weis J.J.* Impacts of plant diversity on biomass production increase through time because of species complementarity // *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. 2007. Vol. 104. P. 18123–18128.

*Cavard X., Bergeron Y., Chen H.Y.H., Pare D.* Mixed-species effect on tree above-ground carbon pools in the east-central boreal forests // *Canadian Journal of Forest Research*. 2010. Vol. 40. P. 37–47.

*Chen H.Y., Klinka K., Mathey A.H., Wang X., Varga P., Chourmouzis C.* Are mixed-species stands more productive than single species stands: an empirical test of three forest types in British Columbia and Alberta // *Canadian Journal of Forest Research*. 2003. Vol. 33 (7). P. 1227–1237.

*Chen H.Y.H., Klinka K.* Aboveground productivity of western hemlock and western redcedar mixed-species stands in southern coastal British Columbia // *Forest Ecology and Management*. 2003. Vol. 184. P. 55–64.

*Chen M., Mao Sh., Liu Y.* Big Data: A Survey // *Mobile Networks and Applications*. 2014. Vol. 19. Issue 2. P. 171–209. DOI 10.1007/s11036-013-0489-0.

*Chertov O.* Impact of temperature increase and precipitation alteration at climate change on forest productivity and soil carbon in boreal forest ecosystems in Canada and Russia: simulation approach with the EFIMOD model /Rodriguez-Morales A., Risquez A., Echezuria L. (eds). *Impact of climate change on health and disease in Latin America*. London: InTech Open Access Publisher, 2010.

*Chisholm R.A., Muller-Landau H.C., Rahman K.A., Bebbler D.P., Bin Y., Bohlman S.A., Bourg N.A., Brinks J., Bunyavejchewin S., Butt N., Cao H., Cao M., Cardenas D., Chang Li-Wan, Chiang Jyh-Min, Chuyong G., Condit R., Dattaraja H.S., Davies S., Duque A., Fletcher Ch., Gunatilleke N., Gunatilleke S., Hao Zh., Harrison R.D., Howe R., Hsieh Ch.-Fu, Hubbell S.P., Itoh A., Kenfack D., Kiratiprayoon S., Larson A.J., Lian J., Lin D., Liu H., Lutz J.A., Ma K., Malhi Y., McMahan S., McShea W., Meegaskumbura M., Razman S.M., Morecroft M.D.,*

*Nyctch Ch.J., Oliveira A., Parker G.G., Pulla S., Punchi-Manage R., Romero-Saltos H., Sang W., Schurman J., Su Sh.-Hsin, Sukumar R., Sun I.-F., Suresh H.S., Tan S., Thomas D., Thomas S., Thompson J., Valencia R., Wolf A., Yap S., Ye W., Yuan Z., Zimmerman J.K.* Scale-dependent relationships between tree species richness and ecosystem function in forests // *Journal of Ecology*. 2013. Vol. 101. P. 1214–1224 (doi: 10.1111/1365-2745.12132).

*Cotta von H.* Anweisung zum Waldbau. 4. Auflage. Dresden, Leipzig: Arnoldische Buchhandlung, 1828. 413 p.

*Crowther T.W., Glick H.B., Covey K.R., Bettigole C., Maynard D.S., Thomas S.M., Smith R., Hintler G., Duguid M.C., Amatulli G., Tuanmu M.-N., Jetz W., Salas C., Stam C., Piotta D., Tavani R., Green S., Bruce G., Williams S.J., Wiser S.K., Huber M.O., Hengeveld G.M., Nabuurs G.-J., Tikhonova E., Borchardt P., Li C.-F., Powrie L.W., Fischer M., Hemp A., Homeier J., Cho P., Vibrans A.C., Umunay P.M., Piao S.L., Rowe C.W., Ashton M.S., Crane P.R., Bradford M.A.* Mapping tree density at a global scale // *Nature*. 2015. Vol. 525. P. 201–205.

*Curry E.* The Big Data Value Chain: Definitions, Concepts, and Theoretical Approaches // *New Horizons for a Data-Driven Economy: A Roadmap for Usage and Exploitation of Big Data in Europe* / J.M. Cavanillas et al. (eds.). Berlin – Heidelberg: Springer, 2016. P. 29-37. DOI 10.1007/978-3-319-21569-3\_3.

*Danescu A., Albrecht A.T., Bauhus J.* Structural diversity promotes productivity of mixed, uneven-aged forests in southwestern Germany // *Oecologia*. 2016. Vol. 182. P. 319–333.

*Day M., Baldauf C., Rutishauer E., Sunderland T.C.H.* Relationships between tree species diversity and aboveground biomass in Central African rainforests: implications for REDD // *Environmental Conservation*. 2013. Vol. 41 (1). P. 64–72.

*DeBell D.S., Cole Th.G., Whitesell C.D.* Growth, development, and yield in pure and mixed stands of *Eucalyptus* and *Albizia* // *Forest Science*. 1997. Vol. 43 (2). P. 286-298.

*Dieler J.* Biodiversität und Waldbewirtschaftung - Auswirkungen auf Artenvielfalt, Strukturdiversität und Produktivität // DVFFA, Sektion Ertragskunde: Beiträge zur Jahrestagung, 2013. P. 25–34.

*Dieler J., Uhl E., Biber P., Müller J., Rötzer T., Pretzsch H.* Effect of forest stand management on species composition, structural diversity, and productivity in the temperate zone of Europe // *European Journal of Forest Research*. 2017. Vol. 136. Issue 4. P. 739–766.

*Dios-Garcia J., Pardos M., Calama R.* Interannual variability in competitive effects in mixed and monospecific forests of Mediterranean stone pine // *Forest Ecology and Management*. 2015. Vol. 358. P. 230–239.

*Dirzo R., Young H.S., Galetti M., Ceballos G., Isaac N.J.B., Collen B.* Defaunation in the Anthropocene // *Science*. 2014. Vol. 345 (6195). P. 401–406.

*Duffy J.E., Godwin C.M., Cardinale B.J.* Biodiversity effects in the wild are common and as strong as key drivers of productivity // *Nature*. 2017. Vol. 549. P. 261-264.

*Edgar C.B., Burk T.E.* Productivity of aspen forests in northeastern Minnesota, U.S.A., as related to stand composition and canopy structure // *Canadian Journal of Forest Research*. 2001. Vol. 31. P. 1019–1029.

*Erskine P.D., Lamb D., Bristow M.* Tree species diversity and ecosystem function: can tropical species plantations generate greater productivity // *Forest Ecology and Management*. 2006. Vol. 233. P. 205–210.

*Ewel J.J.* Designing agricultural systems for the humid tropics // *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*. 1986. Vol. 17. P. 245–271.

*Fahey R.T., Fotis A.T., Woods K.D.* Quantifying canopy complexity and effects on productivity and resilience in late-successional hemlock–hardwood forests // *Ecological Applications*. 2015. Vol. 25. P. 834–847. DOI:10.1890/14-1012.1.

*Fichtner A., Forrester D.I., Härdtle W., Sturm K., von Oheimb G.* Facilitative-competitive interactions in an old-growth forest: the importance of large-diameter trees as benefactors and stimulators for forest community assembly // *PLoS One*. 2015. Vol. 10: e0120335.

*Fleming R., Brown N., Jenik J., Kahumbu P., Plesnik J.* UNEP Year Book 2011, United Nations Environment Program. (UNEP, Nairobi, Kenya, 2011). P. 46–59.

*Forrester D.I.* The spatial and temporal dynamics of species interactions in mixed-species forests: from pattern to process // *Forest Ecology and Management*. 2014. Vol. 312. P. 282–292.

*Forrester D.I.* Transpiration and water-use efficiency in mixed-species forests versus monocultures: effects of tree size, stand density and season // *Tree Physiology*. 2015. Vol. 35. P. 289–304.

*Forrester D.I., Bauhus J., Cowie A.L., Vanclay J.K.* Mixed-species plantations of *Eucalyptus* with nitrogen-fixing trees: a review // *Forest Ecology and Management*. 2006. Vol. 233. P. 211–230.

*Forrester D.I., Pretzsch H.* Tamm Review: On the strength of evidence when comparing ecosystem functions of mixtures with monocultures // *Forest Ecology and Management*. 2015. Vol. 356. P. 41–53. DOI: 10.1016/j.foreco.2015.08.016.

*Gamfeldt L., Snäll T., Bagchi R., Jonsson M., Gustafsson L., Petter Kjellander P., Ruiz-Jaen M.C., Fröberg M., Stendahl J., Philipson C.D., Mikusinski G., Andersson E., Westerlund B., Andren H., Moberg F., Moen J., Bengtsson J.* Higher levels of multiple ecosystem services are found in forests with more tree species // *Nature Communications*. 2013. Vol. 4: 1340.

*Garber S.M., Maguire D.A.* Stand productivity and development in two mixed-species spacing trials in the central Oregon cascades // *Forest Science*. 2004. Vol. 50. P. 92–105.

*Gardner T.A., Burgess N.D., Aquilar-Amuchastegui N., Barlow J., Berenguer E., Clements T., Danielsen F., Ferreira J., Foden W., Kapos V., Khan S.M., Lees A.C., Parry L., Roman-Cuesta R.M., Schmitt C.B., Strange N., Theilade I., Vieira I.C.G.* A framework for integrating biodiversity concerns into national REDD programmes // *Biological Conservation*. 2012. Vol. 154. P. 61–71. DOI: 10.1016/j.biocon.2011.11.018.

*Gentry A.H.* Tree species richness of upper Amazonian forests // *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. 1988. Vol. 85. P. 156–159.

*Gibbs K.G., Brown S., Niles J.O., Foley J.A.* Monitoring and estimating tropical forest carbon stocks: making REDD a reality // *Environmental Research Letters*. 2007. Vol. 2. P. 045023.

*Gough C.M., Vogel C.S., Hardiman B., Curtis P.S.* Wood net primary production resilience in an unmanaged forest transitioning from early to middle succession // *Forest Ecology and Management*. 2010. Vol. 260. P. 36–41. DOI:10.1016/j.foreco.2010.03.027.

*Grace J.B., Anderson T.M., Seabloom E.W., Borer E.T., Adler P.B., Harpole W.S., Hautier Y., Hillebrand H., Lind E.M., Pärtel M., Bakker J.D., Buckley Y.M., Crawley M.J., Damschen E.I., Davies K.F., Fay P.A., Firn J., Gruner D.S., Hector A., Knops J.M., MacDougall A.S., Melbourne B.A., Morgan J.W., Orrock J.L., Prober S.M., Smith M.D.* Integrative modelling reveals mechanisms linking productivity and plant species richness // *Nature*. 2016. Vol. 529. P. 390–393. DOI: 10.1038/nature16524; pmid: 26760203.

*Griess V.C., Knoke Th.* Growth performance, windthrow, and insects: meta-analyses of parameters influencing performance of mixed-species stands in boreal and northern temperate biomes // *Canadian Journal of Forest Research*. 2011. Vol. 41. P. 1141–1158.

*Griffin J.N., O’Gorman E.J., Emmerson M.C., Jenkins S.R., Klein A.-M., Loreau M., Symstad A.* Biodiversity and the stability of ecosystem functioning // *Biodiversity, Ecosystem Functioning, & Human Wellbeing: An Ecological and Economic Perspective* / S. Naeem et al. (eds.) Ch. 6. Oxford Univ. Press, 2009. P. 78–93.

Gross K., Cardinale B.J., Fox J.W., Gonzalez A., Loreau M., Polley H.W., Reich P.B., van Ruijven J. Species richness and the temporal stability of biomass production: a new analysis of recent biodiversity experiments // *The American Naturalist*. 2014. Vol. 183. P. 1–12.

Grossiord C., Granier A., Ratcliffe S., Bouriaud O., Bruelheide H., Chečko E., Forrester D.I., Dawud S.M., Finér L., Pollastrini M., Scherer-Lorenzen M., Valladares F., Bonal D., Gessler A. Tree diversity does not always improve resistance of forest ecosystems to drought // *Proceedings of the National Academy of Science USA*. 2014. Vol. 111(41). P. 14812–14815.

Häberle K.-H., Weigt R., Nikolova P., Reiter I.M., Cermak J., Wieser G., Blaschke H., Rötzer T., Pretzsch H., Matyssek R. Case study „Kranzberger Forst“— growth and defence in European beech (*Fagus sylvatica*) and Norway spruce (*Picea abies*) // R. Matyssek et al. (eds). *Growth and defence in plants*. Springer, Berlin. Ecological Studies. 2012.

Hakkenberg C.R., Song C., Peet R.K., White P.S., Rocchini D. Forest structure as a predictor of tree species diversity in the North Carolina Piedmont // *Journal of Vegetation Science*. 2016. Vol. 27. P. 1151–1163.

Hallett L.M., Hsu J.S., Cleland E.E., Collins S.L., Dickson T.L., Farrer E.C.E.A. Biotic mechanisms of community stability shift along a precipitation gradient // *Ecology*. 2014. Vol. 95. P. 1693–1700.

Hanewinkel M., Kuhn T., Bugmann H., Lanz A., Brang P. Vulnerability of uneven-aged forests to storm damage // *Forestry*. 2014. Vol. 87. P. 525–534.

Hardiman B.S., Bohrer G., Gough C.M., Vogel C.S., Curtis P.S. The role of canopy structural complexity in wood net primary production of a maturing northern deciduous forest // *Ecology*. 2011. Vol. 92. P. 1818–1827. DOI:10.1890/10-2192.1.

Hardiman B.S., Gough C.M., Halperin A., Hofmeister K.L., Nave L.E., Bohrer G., Curtis P.S. Maintaining high rates of carbon storage in old forests: a mechanism linking canopy structure to forest function // *Forest Ecology and Management*. 2013. Vol. 298. P. 111–119.

Harper J.L. *Population biology of plants*. New York: Academic Press, 1977. 892 p.

Hartig G.L. *Anweisung zur Holzzucht für Förster*. Marburg: Neue Akademische Buchhandlung, 1791. 197 p.

Hector A., Hautier Y., Saner P., Wacker L., Bagchi R., Joshi J., Scherer-Lorenzen M., Spehn E.M., Bazeley-White E., Weilenmann M., Caldeira M.C., Dimitrakopoulos P.G., Finn J.A., Huss-Danell K., Jumpponen A., Mulder C.P.H., Palmborg C., Pereira J.S., Siamantziouras A.S.D., Terry A.C., Troumbis A.Y., Schmid B., Loreau M. General stabilizing effects of plant diversity on grassland productivity at multiple sites through population asynchrony and overyielding // *Ecology*. 2010. Vol. 91. P. 2213–2220.

Hill J.L., Curran P.J. Area, shape and isolation of tropical forest fragments: effects on tree species diversity and implications for conservation // *Journal of Biogeography*. 2003. Vol. 30. P. 1391–1403.

Holmgren M., Scheffer M., Huston M.A. The interplay of facilitation and competition in plant communities // *Ecology*. 1997. Vol. 78 (7). P. 1966–1975.

Houghton R.A. Aboveground forest biomass and the global carbon balance // *Global Change Biology*. 2005. Vol. 11. P. 945–958.

Huston M.A., Aarssen L.W., Austin M.P., Cade B.S., Fridley J.D., Garnier E., Grime J.P., Hodgson J., Lauenroth W.K., Thompson K., Vandermeer J.H., Wardle D.A. No consistent effect of plant diversity on productivity // *Science*. 2000. Vol. 289 (5483). P. 1255.

Isbell F., Craven D., Connolly J., Loreau M., Schmid B., Beierkuhnlein C., Bezemer T.M., Bonin C., Bruelheide H., de Luca E., Ebeling A., Griffin J.N., Guo Q., Hautier Y., Hector A., Jentsch A., Kreyling J., Lanta V., Manning P., Meyer S.T., Mori A.S., Naeem S., Niklaus P.A., Polley H.W., Reich P.B., Roscher Ch., Seabloom E.W., Smith M.D., Thakur M.P., Tilman D., Tracy B.F., van der Putten W.H., van Ruijven J., Weigelt A., Weisser W.W., Wilsey

*B., Eisenhaue N.* Biodiversity increases the resistance of ecosystem productivity to climate extremes // *Nature*. 2015. Vol. 526. P. 574–577. DOI: 10.1038/nature15374.

*Isbell F., Tilman D., Polasky S., Loreau M.* The biodiversity dependent ecosystem service debt // *Ecological Letters*. 2015. Vol. 18. P. 119–134.

*Ishii H.T., Tanabe S., Hiura T.* Exploring the relationships among canopy structure, stand productivity, and biodiversity of temperate forest ecosystems // *Forest Science*. 2004. Vol. 50. P. 342–355.

*Ives A.R., Carpenter S.R.* Stability and diversity of ecosystems // *Science*. 2007. Vol. 317. P. 58–62.

*Jacob M., Leuschner C., Thomas F.M.* Productivity of temperate broad-leaved forest stands differing in tree species diversity // *Annals of Forest Science*. 2010. Vol. 67 (5). P. 503–503.

*Jiang L., Pu Z.* Different effects of species diversity on temporal stability in single-trophic and multitrophic communities // *American Naturalist*. 2009. Vol. 174. P. 651–659.

*Jost L.* Entropy and diversity // *Oikos*. 2006. Vol. 113. P. 363–375.

*Jucker T., Avăcăriței D., Bărnoaiea I., Duduman G., Bouriaud O., Coomes D.A.* Climate modulates the effects of tree diversity on forest productivity // *Journal of Ecology*. 2016. Vol. 104. P. 388–398. DOI: 10.1111/1365-2745.12522.

*Jucker T., Bouriaud O., Avacariei D., Coomes D.A.* Stabilizing effects of diversity on aboveground wood production in forest ecosystems: linking patterns and processes // *Ecology Letters*. 2014. Vol. 17. P. 1560–1569.

*Jucker T., Bouriaud O., Avacariței D., Dănilă I., Duduman G., Valladares F., Coomes D.A.* Competition for light and water play contrasting roles in driving diversity—productivity relationships in Iberian forests // *Journal of Ecology*. 2014. Vol. 102 (5). P.1202–1213.

*Jucker T., Bouriaud O., Coomes D.A.* Crown plasticity enables trees to optimize canopy packing in mixed-species forests // *Functional Ecology*. 2015. Vol. 29. P. 1078–1086.

*Jucker T., Caspersen J., Chave J., Antin C., Barbier N., Bongers F., Dalponte M., van Ewijk K.Y., Forrester D.I., Heani M., Higgins S.I., Holdaway R.J., Iida Y., Lorimer C., Marshall P.M., Momo S., Moncrieff G.R., Ploton P., Poorter L., Rahman K.A., Schlund M., Sonké B., Sterck F.J., Trugman A.T., Usoltsev V.A., Vanderwel M.C., Waldner P., Wedeux B., Wirth C., Wöll H., Woods M., Xiang W., Zimmermann N. and Coomes D.A.* Allometric equations for integrating remote sensing imagery into forest monitoring programmes // *Global Change Biology*. 2017. Vol. 23. P. 177–190. DOI: 10.1111/gcb.13388.

*Kahmen A., Perner J., Buchmann N.* Diversity-dependent productivity in seminatural grasslands following climate perturbations // *Functional Ecology*. 2005. Vol. 19. P. 594–601.

*Kelty M.J., Cameron I.R.* Plot design for the analysis of species interactions in mixed stands // *Com. Forest. Review*. 1995. Vol. 74. P. 322–332.

*Kennel R.* Untersuchungen über die Leistung von Fichte und Buche im Rein- und Mischbestand // *Allgemeine Forst und Jagdzeitung*. 1965. Bd.136. S. 149–161, 173–189.

*Klamroth K.* *Larix europaea* (D.C.), *L. decidua* (Mill.) und ihr Anbau im Harz // *Forstwissenschaftliches Centralblatt*. 1929. H. 2. S. 345–368, 522–536.

*Knoke T., Ammer C., Stimm B., Mosandl R.* Admixing broadleaved to coniferous tree species: a review on yield, ecological stability and economics // *European Journal of Forest Research*. 2008. Vol. 127. P. 89–101.

*Kölling C., Zimmermann L.* Die Anfälligkeit der Wälder Deutschlands gegenüber dem Klimawandel // *Gefahrstoffe-Reinhaltung der Luft*. 2007. Bd. 67 (6). S. 259–268.

*Laney D.* 3D Data Management: Controlling Data Volume, Velocity, and Variety // *Application Delivery Strategies*. META Group Inc., 2001. P. 1-3 (<https://blogs.gartner.com/doug-laney/files/2012/01/ad949-3D-Data-Management-Controlling-Data-Volume-Velocity-and-Variety.pdf>).

*Le Quere C., Moriarty R., Andrew R.M., Canadell J.G., Sitch S., Korsbakken J.I., Zeng N.* Global Carbon Budget–2015 // *Earth System Science Data*. 2015. Vol. 7(2). P. 349–396.

*Lebourgeois F., Gomez N., Pinto P., Mérian P.* Mixed stands reduce *Abies alba* tree-ring sensitivity to summer drought in the Vosges mountains, western Europe // *Journal of Forest Research*. 2013. Vol. 303. P. 61–71.

*Lehman C.L., Tilman D.* Biodiversity, stability and productivity in competitive communities // *American Naturalist*. 2000. Vol. 156. P. 534–552.

*Lei X., Wang W., Peng C.* Relationships between stand growth and structural diversity in spruce-dominated forests in New Brunswick, Canada // *Canadian Journal of Forest Research*. 2009. Vol. 39. P. 1835–1847. DOI:10.1139/X09-089.

*Leuschner C., Jungkunst H.F., Fleck S.* Functional role of forest diversity: Pros and cons of synthetic stands and across-site comparisons in established forests // *Basic and Applied Ecology*. 2009. Vol. 10. P. 1–9.

*Lewis S.L., Edwards D.P., Galbraith D.* Increasing human dominance of tropical forests // *Science*. 2015. Vol. 349. P. 827–832. DOI: 10.1126/science.aaa9932.

*Lewis S.L., Lopez-Gonzalez G., Sonké B., Affum-Baffoe K., Baker T.R., Ojo L.O., Phillips O.L., Reitsma J.M., White L., Comiskey J.A., Djuikouo M.N., Ewango C.E.N., Feldpausch T.R., Hamilton A.C., Gloor M., Hart T., Hladik A., Lloyd J., Lovett J.C., Makana J.R., Malhi Y., Mbago F.M., Ndangalasi H.J., Peacock J., Peh K.S.H., Sheil D., Sunderland T., Swaine M.D., Taplin J., Taylor D., Thomas S.C., Votere R., Wöll H.* Increasing carbon storage in intact African tropical forests // *Nature*. 2009. Vol. 457. P. 1003–1007.

*Lewis S.L., Sonke B., Sunderland T., Begne S.K., Lopez-Gonzalez G., van der Heijden G.M.F., Phillips O.L., Affum-Baffoe K., Baker T.R., Banin L., Bastin J.-F., Beekman H., Boeckx P., Bogaert J., De Canniere Ch., Chezeaux E., Clark C.J., Collins M., Djangbletey G., Droissart V., Doucet J.-L., Ewango C., Fauset S., Feldpausch T.R., Foli E.G., Gillet J.-F., Hamilton A.C., Harris D.J., Hart T.B., de Haulleville Th., Hladik A., Hufkens K., Huygens D., Jeanmart Ph., Jeffery K., Kamdem M.-N.D., Kearsley E., Leal M.E., Lloyd J., Lovett J.C., Makana J.-R., Malhi Y., Marshall A.R., Ojo L., Peh K.S.-H., Pickavance G., Poulsen J.R., Reitsma J.M., Sheil D., Simo M., Steppe K., Taedoumg H.E., Talbot J., Taplin J.R.D., Taylor D., Thomas S.C., Toirambe B., Verbeeck H., Vleminckx J., White L.J.T., Willcock S., Woell H., Zemagho L.* Above-ground biomass and structure of 260 African tropical forests // *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2013. Vol. 368.

*Liang J., Buongiorno J., Monserud R.A., Kruger E.L., Zhou M.* Effects of diversity of tree species and size on forest basal area growth, recruitment, and mortality // *Forest Ecology and Management*. 2007. Vol. 243. P. 116–127. DOI:10.1016/j.foreco.2007.02.028.

*Liang J., Crowther T. W., Picard N., Wiser S., Zhou M., Alberti G., Schulze E.-D., McGuire A. D., Bozzato F., Pretzsch H., de-Miguel S., Paquette A., Hérault B., Scherer-Lorenzen M., Barrett C. B., Glick H. B., Hengeveld G. M., Nabuurs G.-J., Pfautsch S., Viana H., Vibrans A. C., Ammer C., Schall P., Verbyla D., Tchebakova N. M., Fischer M., Watson J. V., Chen H. Y. H., Lei X., Schelhaas M.-J., Lu H., Gianelle D., Parfenova E. I., Salas C., Lee E., Lee B., Kim H. S., Bruelheide H., Coomes D. A., Piotta D., Sunderland T., Schmid B., Gourlet-Fleury S., Sonké B., Tavani R., Zhu J., Brandl S., Vayreda J., Kitahara F., Searle E. B., Neldner V. J., Ngugi M. R., Baraloto C., Frizzera L., Balazy R., Oleksyn J., Zawila-Niedzwiecki T., Bouriaud O., Bussotti F., Finér L., Jaroszewicz B., Jucker T., Valladares F., Jagodzinski A. M., Peri P. L., Gonmadje C., Marthy W., O'Brien T., Martin E. H., Marshall A. R., Rovero F., Bitariho R., Niklaus P. A., Alvarez-Loayza P., Chamuya N., Valencia R., Mortier F., Wortel V., Engone-Obiang N. L., Ferreira L. V., Odeke D. E., Vasquez R. M., Lewis S. L., Reich P. B.* Positive biodiversity-productivity relationship predominant in global forests // *Science*. 2016. Vol. 354. Issue 6309. P. 196–208. DOI: 10.1126/science.aaf8957.

Liang J.J., Zhou M., Tobin P.C., McGuire A.D., Reich P.B. Biodiversity influences plant productivity through niche-efficiency // Proceedings of the National Academy of Sciences USA. 2015. Vol. 112. P. 5738–5743. DOI: 10.1073/pnas.1409853112.

Lindenmayer D., Messier C., Sato C. Avoiding ecosystem collapse in managed forest ecosystems // Frontiers in Ecology and the Environment. 2016. Vol. 14. P. 561–568.

Lokers R., Knapen R., Janssen S., van Randen Y., Jansen J. Analysis of big data technologies for use in agro-environmental science // Environmental Modelling and Software. 2016. Vol. 84. P. 494–504.

Long J.N., Shaw J.D. The influence of compositional and structural diversity on forest productivity // Forestry. 2010. Vol. 83. P. 121–128. DOI:10.1093/forestry/cpp033.

Loreau M. Biodiversity and ecosystem functioning: A mechanistic model // Proceedings of the National Academy of Sciences USA. 1998. Vol. 95. P. 5632–5636.

Loreau M., de Mazancourt C. Biodiversity and ecosystem stability: a synthesis of underlying mechanisms // Ecology Letters. 2013. Vol. 16. P. 106–115.

Loreau M., deMazancourt C. Species synchrony and its drivers: neutral and nonneutral community dynamics in fluctuating environments // American Naturalist. 2008. Vol. 172. P. E48–E66.

Loreau M., Hector A. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments // Nature. 2001. Vol. 412. P. 72–76. DOI:10.1038/35083573.

Lüpke von B., Spellmann H. Aspekte der Stabilität und des Wachstums von Mischbeständen aus Fichte und Buche als Grundlage für waldbauliche Entscheidungen // Forstarchiv. 1997. Bd. 68. S. 167–179.

MacPherson D.M., Lieffers V.J., Blenis P.V. Productivity of aspen stands with and without a spruce understory in Alberta's boreal mixedwood forests // Forestry Chronicle. 2001. Vol. 77. P. 351–356.

Maniatis D., Malhi Y., SaintAndre L., Mollicone D., Barbier N., Saatchi S., Henry M., Tellier L., Schwartzberg M., White L. Evaluating the potential of commercial forest inventory data to report on the forest carbon stock and forest carbon stock changes for REDD under the UNFCCC // International Journal of Forestry Research. 2011. Vol. 4. 134526.

Manthey M., Leuschner C., Härdtle W. Buchenwälder und Klimawandel // Natur und Landschaft. 2007. Bd. 82 (9/10). S. 441–445.

Martonne de E. Une nouvelle fonction climatologique: l'indice d'aridité // La Météorologie. 1926. Vol. 21. P. 449–458.

Matthews H.D., Graham T.L., Keeverian S., Lamontagne C., Seto D., Smith T.J. National contributions to observed global warming // Environmental Research Letters. 2014. Vol. 9. 014010 (9 pp.). DOI:10.1088/1748-9326/9/1/014010.

McCann S.K. The diversity–stability debate // Nature. 2000. Vol. 405. P. 228–233.

McCarthy D.P., Donald P.F., Scharlemann J.P.W., Buchanan G.M., Balmford A., Green J.M.H., Bennun L.A., Burgess N.D., Fishpool L.D.C., Garnett S.T., Leonard D.L., Maloney R.F., Morling P., Schaefer H.M., Symes A., Wiedenfeld D.A., Butchart S.H.M. Financial costs of meeting global biodiversity conservation targets: Current spending and unmet needs // Science. 2012. Vol. 338. P. 946–949. DOI: 10.1126/science.1229803.

MCPFE. Resolution HI: general guidelines for the sustainable management of forests in Europe. Proceedings of the 2<sup>nd</sup> ministerial conference on the protection of forests in Europe, Helsinki, 1993 ([http://www.foresteurope.org/docs/MC/MC\\_helsinki\\_resolutionH1.pdf](http://www.foresteurope.org/docs/MC/MC_helsinki_resolutionH1.pdf)).

Merlin M., Perot T., Perret S., Korboulewsky N., Vallet P. Effects of stand composition and tree size on resistance and resilience to drought in sessile oak and Scots pine // Forest Ecology and Management. 2015. Vol. 339. P. 22–33.

Mettin C. Betriebswirtschaftliche und ökologische Zusammenhänge zwischen Standortskraft und Leistung in Fichtenreinbeständen und Fichten/Buchen-Mischbeständen //

Allgemeine Forstzeitschrift für Waldwirtschaft und Umweltvorsorge. 1985. Bd. 40. S. 803–810.

*Metz J., Annighöfer P., Schall P., Zimmermann J., Kahl T., Schulze E.D., Ammer C.* Site-adapted admixed tree species reduce drought susceptibility of mature European beech // *Global Change Biology*. 2016. Vol. 22. P. 903–920.

*Midgley G.F., Bond W.J., Kapos V.K., Ravilious C., Scharlemann J.P.W., Woodward F.I.* Terrestrial carbon stocks and biodiversity: key knowledge gaps and some policy implications // *Current Opinion in Environmental Sustainability*. 2010. Vol. 2. P. 264–270.

*Miles L., Dickson B.* REDD-plus and biodiversity: opportunities and challenges // *Unasylva*. 2010. Vol. 236 (61). P. 56–63.

*Mittermeier R.A., Robles-Gil P., Hoffman M., Pilgrim J.D., Brooks T., Mittermeier C.G., Da Fonseca G.A.B.* (eds.). Hotspots revisited: Earth's Biologically Richest and Most Endangered Terrestrial Ecoregions. Mexico City: Conservation International. 2004. 392 p.

*Monsi M., Uchijima Z., Oikawa T.* Structure of foliage canopies and photosynthesis // *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 1973. Vol. 4. P. 301–327.

*Morin X., Fahse L., de Mazancourt C., Scherer-Lorenzen M., Bugmann H.* Temporal stability in forest productivity increases with tree diversity due to asynchrony in species dynamics // *Ecology Letters*. 2014. Vol. 17. P. 1526–1535.

*Morin X., Fahse L., Scherer-Lorenzen M., Bugmann H.* Tree species richness promotes productivity in temperate forests through strong complementarity between species // *Ecology Letters*. 2011. Vol. 14. P. 1211–1219.

*Naeem S., Duffy J.E., Zavaleta E.* The functions of biological diversity in an age of extinction // *Science*. 2012. Vol. 336. P. 1401–1406.

*Nunes L., Gower S.T., Monteiro M.L., Lopes D., Rego F.C.* Growth dynamics and productivity of pure and mixed *Castanea sativa* Mill. and *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco plantations in northern Portugal // *iForest*. 2014. Vol. 7. P. 92–102.

*Nymand-Andersen P.* Big data: The hunt for timely insights and decision certainty // *Irving Fisher Committee on Central Bank Statistics. Working Papers No 14. Bank for International Settlements*, 2016. 23 p.

*Pan Y., Birdsey R.A., Fang J., Houghton R., Kauppi P.E., Kurz W.A., Philips O.L., Schvidenko A., Lewis S.L., Canadell J.G., Ciais P., Jackson R.B., Pacala S.W., McGuire A.D., Piao S., Rautiainen A., Sitch S., Hayes D.* A large and persistent carbon sink in the world's forests // *Science*. 2011. Vol. 333. P. 988–993.

*Paquette A., Messier C.* The effect of biodiversity on tree productivity: from temperate to boreal forests // *Global Ecology and Biogeography*. 2011. Vol. 20 (1). P. 170–180.

*Paquette A., Vayreda J., Coll L., Messier C., Retana J.* Climate change could negate positive tree diversity effects on forest productivity: A study across five climate types in Spain and Canada // *Ecosystems*. 2018. Vol. 21. Issue 5. P. 960–970.

*Parmentier I., Malhi Y., Senterre B., Whittaker R.J., Alonso A.T.D.N.A., Balinga M.P.B., Bakayoko A., Bongers F., Chatelain C., Comiskey J.A., Cortay R., Djuikouo M.N.K., Kamdem M.N., Doucet J.L., Gautier L., Hawthorne W.D., Issembe Y.A., Kouamé F.N., Kouka L.A., Leal M.E., Lejoly J., Lewis S.L., Nusbaumer L., Parren M.P.E., Peh K.S.H., Philips O.L., Sheil D., Sonké B., Sosef M.S.M., Sunderland T.C.H., Stropp J., Steege H.T., Swaine M.D., Tchouto M.G.P., Van Gemerden S., Van Valkenburn J.L.C.H., Wöll H.* The odd man out? Might climate explain the lower tree alpha-diversity of African rain forests relative to Amazonian rain forests? // *Journal of Ecology*. 2007. Vol. 95. P. 1058–1071.

*Petráš R., Mecko J., Bošela M., Šebeň V.* Wood quality and value production in mixed fir-spruce-beech stands: long-term research in the Western Carpathians // *Lesnícky časopis - Forestry Journal*. 2016. Vol. 62. P. 98–104. DOI: 10.1515/forj-2016-0010.

Petri H. Versuch einer standortgerechten, waldbaulichen und wirtschaftlichen Standortregelung von Buchen-Fichten-Mischbeständen // Mitteilungen der Landesforstverwaltung Rheinland-Pfalz. 1966. Bd. 13. 145 S.

Pfisterer A.B., Schmid B. Diversity-dependent production can decrease the stability of ecosystem functioning // Nature. 2002. Vol. 416. P. 84–86.

Phillips O.L., Malhi Y., Higuchi N., Laurance W.F., Nunez P.V., Vasquez R.M., Laurance S.G., Ferreira L.V., Stern M., Brown S., Grace J. Changes in the carbon balance of tropical forest: evidence from long-term plots // Science. 1998. Vol. 282. P. 439–442.

Piotto D. A meta-analysis comparing tree growth in monocultures and mixed plantations // Forest Ecology and Management. 2008. Vol. 255 (3). P. 781–786.

Poorter H., Jagodzinski A.M., Ruiz-Peinado R., Kuyah S., Luo Y., Oleksyn J., Usoltsev V.A., Buckley T.N., Reich P.B., Sack L. How does biomass allocation change with size and differ among species? An analysis for 1200 plant species from five continents // New Phytologist. 2015. Vol. 208. Issue 3. P. 736–749. DOI:10.1111/nph.13571.

Poorter L.L., van der Sande M.T., Thompson J., Arets E.J.M.M., Alarcón A., Álvarez-Sánchez J., Ascarrunz N., Balvanera P., Barajas-Guzmán G., Boit A., Bongers F., Carvalho F.A., Casanoves F., Cornejo-Tenorio G., Costa F.R.C., de Castilho C.V., Duivenvoorden J.F., Dutrieux L.P., Enquist B.J., Fernández-Méndez F., Finegan B., Gormley L.H.L., Healey J.R., Hoosbeek M.R., Ibarra-Manríquez G., Junqueira A.B., Levis C., Licona J.C., Lisboa L.S., Magnusson W.E., Martínez-Ramos M., Martínez-Yrizar A., Martorano L.G., Maskell L.C., Mazzei L., Meave L., Mora F., Muñoz R., Nyctch C., Pansonato M.P., Parr T.W., Paz H., Pérez-García E.A., Rentería L.Y., Rodríguez-Velázquez J., Rozendaal D.M.A., Ruschel A.R., Sakschewski B., Salgado-Negret B., Schiatti J., Simões M., Sinclair F.L., Souza P.F., Souza F.C., Stropp J., Steege ter H., Swenson N.G., Thonicke K., Toledo M., Uriarte M., van der Hout P., Walker P., Zamora N., Peña-Claros M. Diversity enhances carbon storage in tropical forests // Global Ecology and Biogeography. 2015. Vol. 24 (11). P. 1314.

Pretzsch H., Schütze G. Transgressive overyielding in mixed compared with pure stands of Norway spruce and European beech in Central Europe: Evidence on stand level and explanation on individual tree level // European Journal of Forest Research. 2009. Vol. 128. P. 183–204.

Pretzsch H. Diversity and productivity in forests: evidence from long-term experimental plots / M. Scherer-Lorenzen, C. Körner, E.-D. Schulze (eds.). Forest diversity and function. Vol. 176. Springer, Heidelberg, 2005. P. 41–64.

Pretzsch H., Biber P. Tree species mixing can increase maximum stand density // Canadian Journal of Forest Research. 2016. Vol. 46. P. 1179–1193.

Pretzsch H., Bielak K., Block J., Bruchwald A., Dieler J., Ehrhart H.-P., Kohnle U., Nagel J., Spellmann H., Zasada M., Zingg A. Productivity of pure versus mixed stands of oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl. and *Quercus robur* L.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) along an ecological gradient // European Journal of Forest Research. 2013a. Vol. 132 (2). P. 263–280.

Pretzsch H., Block J., Dieler J., Dong P.H., Kohnle U., Nage J., Spellmann H., Zingg A. Comparison between the productivity of pure and mixed stands of Norway spruce and European beech along an ecological gradient // Annals of Forest Science. 2010. Vol. 67. P. 712p1-712p12 (DOI: 10.1051/forest/2010037).

Pretzsch H., del Rio M., Ammer Ch., Avdagic A., Barbeito I., Bielak K., Brazaitis G., Coll L., Dirnberger G., Drössler L., Fabrika M., Forrester D.I., Godvod K., Heym M., Hurt V., Kurylyak V., Löf M., Lombardi F., Matovic' B., Mohren F., Motta R., den Ouden J., Pach M., Ponette Q., Schütze G., Schweig J., Skrzyszewski J., Sramek V., Sterba H., Stojanovic' D., Svoboda M., Vanhellemont M., Verheyen K., Wellhausen K., Zlatanov T., Bravo-Oviedo A. Growth and yield of mixed versus pure stands of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and Europe-

an beech (*Fagus sylvatica* L.) analysed along a productivity gradient through Europe // European Journal of Forest Research. 2015. Vol. 134. P. 927–947.

Pretzsch H., Forrester D.I., Rötzer T. Representation of species mixing in forest growth models. A review and perspective // Ecological Modelling. 2015. Vol. 313. P. 276–292.

Pretzsch H., Rötzer T., Matyssek R., Grams T.E.E., Häberle K.H., Pritsch K., Kerner R., Munch J.C. Mixed Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst) and European beech (*Fagus sylvatica* [L.]) stands under drought: from reaction pattern to mechanism // Trees. 2014. Vol. 28. P. 1305–1321.

Pretzsch H., Schütze G. Crown allometry and growing space efficiency of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) in pure and mixed stands // Plant Biology. 2005. Vol. 7. P. 628–639.

Pretzsch H., Schütze G., Uhl E. Resistance of European tree species to drought stress in mixed versus pure forests: evidence of stress release by interspecific facilitation // Plant Biology. 2013b. Vol. 15. P. 483–495.

Puettmann K.J., Coates K.D., Messier C. A critique of silviculture: managing for complexity. Washington DC: Island Press, 2008. 188 p.

Puettmann K.J., Wilson S.M., Baker S.C., Donoso P.J., Drössler L., Amente G., Harvey B.D., Knoke T., Lu Y., Nocentini S., Putz F.E., Yoshida T., Bauhus J. Silvicultural alternatives to conventional even-aged forest management - what limits global adoption? // Forest Ecosystems. 2015. Vol. 2. P. 8.

Reineke L.H. Perfecting a stand–density index for even-aged forests // Journal of Agricultural Research. 1933. Vol. 46. No. 7. P. 627–638.

Richards A.E., Forrester D.I., Bauhus J., Scherer-Lorenzen M. The influence of mixed tree plantations on the nutrition of individual species: a review // Tree Physiology. 2010. Vol. 30 (9). P. 1192–1208.

Rio M., Condés S., Pretzsch H. Analyzing size-symmetric vs. size-asymmetric and intra- vs. inter-specific competition in beech (*Fagus sylvatica* L.) mixed stands // Forest Ecology and Management. 2014a. Vol. 325. P. 90–98.

Rio M., Pretzsch H., Ruiz-Peinado R., Ampoorter E., Annighöfer P., Barbeito I., Bielak K., Brazaitis G., Coll L., Drössler L., Fabrika M., Forrester D.I., Heym M., Hurt V., Kurylyak V., Löf M., Lombardi F., Madrickiene E., Matovic B., Mohren F., Motta R., den Ouden J., Pach M., Ponette Q., Schütze G., Skrzyszewski J., Sramek V., Sterba H., Stojanovic D., Svoboda M., Zlatanov T.M., Bravo-Oviedo A. Species interactions increase the temporal stability of community productivity in *Pinus sylvestris*–*Fagus sylvatica* mixtures across Europe // Journal of Ecology. 2017. Vol. 105. No. 4. P. 1032 - 1043.

Rio M., Schütze G., Pretzsch H. Temporal variation of competition and facilitation in mixed species forests in Central Europe // Plant Biology. 2014. Vol. 16. P. 166–176.

Rio M., Sterba H. Comparing volume growth in pure and mixed stands of *Pinus sylvestris* and *Quercus pyrenaica* // Annals of Forest Science. 2009. Vol. 66(5). P. 1–11.

Rothe A. Einfluß des Baumartenanteils auf Durchwurzlung, Wasserhaushalt, Stoffhaushalt und Zuwachsleistung eines Fichten-Buchen-Mischbestandes am Standort Höglwald // Forstliche Forschungsberichte München. 1997. Bd. 163. 174 S.

Ruijven J. van, Berendse F. Diversity enhances community recovery, but not resistance, after drought // Journal of Ecology. 2010. Vol. 98. P. 81–86.

Ryan M.G., Stape J.L., Binkley D., Fonseca S., Loos R.A., Takahashi E.N., Silva C.R., Silva S.R., Hakamada R.E., Ferreira J.M. Factors controlling *Eucalyptus* productivity: how water availability and stand structure alter production and carbon allocation // Forest Ecology and Management. 2010. Vol. 259. P. 1695–1703. DOI:10.1016/j.foreco.2010.01.013.

Saatchi S.S., Harris N.L., Brown S., Lefsky M., Mitchard E.T.A., Salas W., Zutta B.R., Buermann W., Lewis S.L., Hagen S., Petrova S., White L., Silman M., Morel A. Benchmark

map of forest carbon stocks in tropical regions across three continents // Proceedings of the National Academy of Sciences USA. 2011. Vol.108. P. 9899–9904.

*Scherer-Lorenzen M., Körner C., Schulze E.-D.* Forest diversity and function // Ecological Studies. 2005. Vol. 176. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg. 399 p.

*Schröter D., Cramer W., Leemans R., Prentice I.C., Araújo M.B., Arnell N.W., Bondeau A., Bugmann H., Carter T.R., Gracia C.A., de la Vega-Leinert A.C., Erhard M., Ewert F., Glendinning M., House J.I., Kankaanpää S., Klein R.J.T., Lavorel S., Lindner M., Metzger M.J., Meyer J., Mitchell T.D., Reginster I., Rounsevell M., Sabate S., Sitch S., Smith B., Smith J., Smith P., Sykes M.T., Thonicke K., Thuiller W., Tuck G., Zaehle S., Zierl B.* Ecosystem service supply and vulnerability to global change in Europe // Science. 2005. Vol. 310. P. 1333–1337.

*Slik J.W.F., Aiba, S.-I., Brearley F.Q., Cannon Ch.H., Forshed O., Kitayama K., Nagamasu H., Nilus R., Payne J., Paoli G., Poulsen A.D., Raes N., Sheil D., Sidiyasa K., Suzuki E., van Valkenburg J.L.C.H.* Environmental correlates of tree biomass, basal area, wood specific gravity and stem density gradients in Borneo's tropical forests // Global Ecology and Biogeography. 2010. Vol. 19. P. 50–60. DOI: 10.1111/j.1466-8238.2009.00489.x.

*Slik J.W.F., Arroyo-Rodríguez V., Aiba Sh.-I., Alvarez-Loayza P., Alves L.F., Ashton P., Balvanera P., Bastian M.L., Bellingham P.J., van den Berg E., Bernacci L., da Conceição Bispo P., Blanc L., Böhning-Gaese K., Boeckx P., Bongers F., Boyle B., Bradford M., Brearley F.Q., Hockemba M.B.-N., Bunyavejchewin S., Matos D.C.L., Castillo-Santiago M., Catharino E.L.M., Chai S.L., Chen Yu., Colwell R.K., Chazdon R.L., Clark C., Clark D.B., Clark D.A., Culmsee H., Damas K., Dattaraja H.S., Dauby G., Davidar P., DeWalt S.J., Doucet J.-L., Duque A., Durigan G., Eichhorn K.A.O., Eisenlohr P.V., Eler E., Ewango C., Farwig N., Feeley K.J., Ferreira L., Field R., de Oliveira Filho A.T., Fletcher Ch., Forshed O., Franco G., Fredriksson G., Gillespie Th., Gillet J.-F., Amarnath G., Griffith D.M., Grogan J., Gunatilleke N., Harris D., Harrison R., Hector A., Homeier J., Imai N., Itoh A., Jansen P.A., Joly C.A., de Jong B.H.J., Kartawinata K., Kearsley E., Kelly D.L., Kenfack D., Kessler M., Kitayama K., Kooyman R., Larney E., Laumonier Y., Laurance S., Laurance W.F., Lawes M.J., do Amaral I.L., Letcher S.G., Lindsell J., Lu X., Mansor A., Marjokorpi A., Martin E.H., Meilby H., Melo F.P.L., Metcalfe D.J., Medjibe V.P., Metzger J.P., Millet J., Mohandass D., Montero J.C., de Morisson Valeriano M., Mugerwa B., Nagamasu H., Nilus R., Ochoa-Gaona S., Navendu Page O., Parolin P., Parren M., Parthasarathy N., Paudel E., Permana A., Piedade M.T.F., Pitman N.C.A., Poorter L., Poulsen A.D., Poulsen J., Powers J., Prasad R.C., Puyravaud J.-P., Razafimahaimodison J.-C., Reitsma J., dos Santos J.R., Spironello W.R., Romero-Saltos H., Rovero F., Rozak A.H., Ruokolainen K., Rutishauser E., Saiter F., Saner Ph., Santos B.A., Santos F., Sarker S.K., Satdichanh M., Schmitt Ch.B., Schöngart J., Schulze M., Suganuma M.S., Sheil D., da Silva Pinheiro E., Sist P., Stevart T., Sukumar R., Sun I.-F., Sunderland T., Suresh H.S., Suzuki E., Tabarelli M., Tang J., Targhetta N., Theilade I., Thomas D.W., Tchouto P., Hurtado J., Valencia R., van Valkenburg J.L.C.H., Do T.V., Vasquez R., Verbeeck H., Adekunle V., Vieira S.A., Webb C.O., Whitfeld T., Wich S.A., Williams J., Wittmann F., Wöll H., Yang X., Yao C.Y.A., Yap S.L., Yoneda T., Zahawi R.A., Zakaria R., Zang R., de Assis R.L., Luize B.G., Venticinque E.M.* An estimate of the number of tropical tree species // Proceedings of the National Academy of Sciences USA. 2015. Vol. 112 (24). P. 7472-7477.

*Soares A.A.V., Leite H.G., Souza A.L., Silva S.R., Lourenço H.M., Forrester D.I.* Increasing stand structural heterogeneity reduces productivity in Brazilian eucalyptus monoclonal stands // Forest Ecology and Management. 2016. Vol. 373. P. 26–32.

*Spellmann H.* Leistung und Windstabilität von Fichten-Buchen-Mischbeständen // Tagungsbericht der Sektion Ertragskunde des Deutschen Verband Forstlichen Forschungsanstalten in Neresheim. 1996. S. 46–56.

Steege H., Pitman N.C.A., Killeen T.J., Laurance W.F., Peres C.A., Guevara J.E., Salomão R.P., Castilho C.V., Amaral I.L., de Almeida Matos F.D., de Souza Coelho L., Magnusson W.E., Phillips W.E.O.L., de Andrade Lima Filho D., de Jesus Veiga Carim M., Irumé M.V., Martins M.P., Molino J.-F., Sabatier D., Wittmann F., López D.C., da Silva Guimarães J.R., Mendoza A.M., Vargas P.N., Manzatto A.G., Reis N.F.C., Terborgh J., Casula K.R., Montero J.C., Feldpausch T.R., Coronado E.N.H., Montoya A.J.D., Zartman Ch.E., Mostacedo B., Vasquez R., Assis R.L., Medeiros M.B., Simon M.F., Andrade A., Camargo J.L., Laurance S.G.W., Nascimento H.E.M., Marimon B.S., Marimon B.-H.Jr., Costa F., Targhetta N., Vieira I.C.G., Brienen R., Castellanos H., Duivenvoorden J.F., Mogollón H.F., Piedade M.T.F., Aymard G.A., Comiskey J.A., Damasco G., Dávila N., García-Villacorta R., Diaz P.R.S., Vincentini A., Emilio T., Levis C., Schiatti J., Souza P., Alonso A., Dallmeier F., Ferreira L.V., Neill D., Araujo-Murakami A., Arroyo L., Carvalho F.A., Souza F.C., do Amaral D.D., Gribel R., Luize B.G., Pansonato M.P., Venticinque E., Fine P., Toledo M., Baraloto Ch., Cerón C., Engel J., Henkel T.W., Jimenez E.M., Maas P., Mora M.C.P., Petronelli P., Revilla J.D.C., Silveira M., Stropp J., Thomas-Caesar R., Baker T.R., Daly D., Paredes M.R., da Silva N.F., Fuentes A., Jørgensen P.M., Schöngart J., Silman M.R., Arboleda N.C., Cintra B.B.L., Valverde F.C., Di Fiore A., Phillips J.F., van Andel T.R., von Hildebrand P., Barbosa E.M., de Matos Bonates L.C., de Castro D., de Sousa Farias E., Gonzales Th., Guillaumet J.-L., Hoffman B., Malhi Y., de Andrade Miranda I.P., Prieto A., Rudas A., Ruschell A.R., Silva N., Vela C.I.A., Vos V.A., Zent E.L., Zent S., Cano A., Nascimento M.T., Oliveira A.A., Ramirez-Angulo H., Ramos J.F., Sierra R., Tirado M., Medina M.N.U., van der Heijden G., Torre E.V., Vriesendorp C., Wang O., Young K.R., Baidar C., Balslev H., de Castro N., Farfan-Rios W., Ferreira C., Mendoza C., Mesones I., Torres-Lezama A., Giraldo L.E.U., Villarreal D., Zagt R., Alexiades M.N., Garcia-Cabrera K., Hernandez L., Huamantupa-Chuquimaco I., Milliken W., Cuenca W.P., Pansini S., Pauletto D., Arevalo F.R., Sampaio A.F., Sandoval E.H.V., Gamarra L.V. Estimating the global conservation status of more than 15,000 Amazonian tree species // *Science Advances*. 2015. Vol. 1. No. 10, e1500936.

Steiner C.F., Long Z.T., Krumins J.A., Morin P.J. Population and community resilience in multitrophic communities // *Ecology*. 2006. Vol. 87. P. 996–1007.

Stocker T.F., Qin D., Plattner G.-K., Tignor M., Allen S.K., Doschung J., Nauels A., Xia Y., Bex V., Midgley P.M. (eds.). IPCC, 2013: Summary for policymakers // *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge Univ. Press, 2013. P. 3-29. DOI:10.1017/CBO9781107415324.004.

Strassburg B.B.N., Kelly A., Balmford A., Davies R.G., Gibbs H.K., Lovett A., Miles L., David C., Orme L., Turner K.R., Rodrigues A.S.L. Global congruence of carbon storage and biodiversity in terrestrial ecosystems // *Conservation Letters*. 2009. Vol. 3. P. 98–105.

Sullivan M.J.P., Talbot J., Lewis S.L., Phillips O.L., Qie L., Begne S.K., Chave J., Cuni-Sanchez A., Hubau W., Lopez-Gonzalez G., Miles L., Monteagudo-Mendoza A., Sonké B., Sunderland T., Steege H., White L.J.T., Affum-Baffoe K., Aiba Sh., de Almeida E.C., de Oliveira E.A., Alvarez-Loayza P., Dávila E.Á., Andrade A., Aragão L.E.O.C., Ashton P., Aymard G.A., Baker T.R., Balinga M., Banin L.F., Baraloto Ch., Bastin J.-F., Berry N., Bogaert J., Bonal D., Bongers F., Brienen R., Camargo J.L.C., Cerón C., Moscoso V.C., Chezeaux E., Clark C.J., Pacheco Á.C., Comiskey J.A., Valverde F.C., Coronado E.N.H., Dargie G., Davies S.J., De Canniere Ch., Djuikouo M.N., Doucet J.-L., Erwin T.L., Espejo J.S., Ewango C.E.N., Fauset S., Feldpausch T.R., Herrera R., Gilpin M., Gloor E., Hall J.S., Harris D.J., Hart T.B., Kartawinata K., Kho L.Kh., Kitayama K., Laurance S.G.W., Laurance W.F., Leal M.E., Lovejoy Th., Lovett J.C., Lukasu F.M., Makana J.-R., Malhi Y., Maracahipes L., Marimon B.S., Marimon B.H. Jr., Marshall A.R., Morandi P.S., Mukendi J.T., Mukinzi J., Nilus R., Vargas P.N., Camacho N.C.P., Pardo G., Peña-Claros M., Pétronelli P., Pickavance G.C., Poulsen A.D., Poulsen J.R., Primack R.B., Priyadi H., Quesada C.A., Reitsma J., Réjou-

Méchain M., Restrepo Z., Rutishauser E., Salim K.A., Salomão R.P., Samsedin I., Sheil D., Sierra R., Silveira M., Slik J.W.F., Steel L., Taedoumg H., Tan S., Terborgh J.W., Thomas S.C., Toledo M., Umunay P.M., L.V. Gamarra L.V., Vieira I.C.G., Vos V.A., Wang O., Willcock S., Zomagho L. Diversity and carbon storage across the tropical forest biome // Scientific Reports. 2017. Vol. 7. P. 39102.

Szwagrzyk J., Gazda A. Above-ground standing biomass and tree species diversity in natural stands of Central Europe // Journal of Vegetation Science. 2007. Vol. 18. P. 555–562.

Talbot J.D. Carbon and biodiversity relationships in tropical forests. Multiple Benefits. Series 4. Report prepared on behalf of the UN-REDD Programme. School of Geography, University of Leeds, Leeds /UNEP World Conservation Monitoring Centre. Cambridge, 2010.

The Montréal Process Criteria and indicators for the conservation and sustainable Management of Temperate and Boreal Forests, 2015 (<http://www.mpci.org>).

Thomas C.D., Cameron A., Green R.E., Bakkenes M., Beaumont L.J., Collingham Y.C., Erasmus B.F.N., De Siqueira M.F., Grainger A., Hannah L., Hughes L., Huntley B., Van Jaarsveld A.S., Midgley G.F., Miles L., Ortega-Huerta M.A., Peterson A.T., Phillips O.L., Williams S.E. Extinction risk from climate change // Nature. 2004. Vol. 427. P. 145–148.

Thompson I., Garnder T., Guariguata M., Koh L.P., Okabe K., Pan Y., Schmitt C.B., Tylianakis J., Barlow J., Kapos V., Kurz W.A., Parrotta J.A., Spalding M.D., van Vliet N. Forest biodiversity, carbon and other ecosystem service: relationships and impacts of deforestation and forest degradation // Understanding relationships between biodiversity, carbon, forests and people: The key to achieving REDD+ Objectives / J.A. Parrotta et al. (eds.). 2012. P. 21–52 (IUFRO World Series. Vol. 31. Vienna, Austria: IUFRO).

Tilman D. The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles // Ecology. 1999. Vol. 80. P. 1455–1474.

Tilman D., Downing J.A. Biodiversity and stability in grasslands // Nature. 1994. Vol. 367. P. 363–365.

Tilman D., Isbell F., Cowles, J.M. Biodiversity and ecosystem functioning // Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics. 2014. Vol. 45. P. 471–493.

Tilman D., Lehman C.L., Bristow C.E. Diversity-stability relationships: statistical inevitability or ecological consequence? // American Naturalist. 1998. Vol. 151. P. 277–282.

Tilman D., Lehman C.L., Thomson K.T. Plant diversity and ecosystem productivity: theoretical considerations // Proceedings of the National Academy of Sciences USA. 1997. Vol. 94. P. 1857–1861.

Tilman D., Reich P.B., Knops J., Wedin D., Mielke T., Lehman C. Diversity and productivity in a long-term grassland experiment // Science. 2001. Vol. 294. P. 843–845.

Toigo M., Vallet P., Perot T., Bontemps J., Piedallu C., Courbaud B. Overyielding in mixed forests decreases with site productivity // Journal of Ecology. 2015. Vol. 103. P. 502–512.

Trenbath B.R. Biomass productivity of mixtures // Advances in Agronomy. 1974. Vol. 26. P. 177–210.

Trenbath B.R. Light-use efficiency of crops and the potential for improvement through intercropping // R.W. Willey (ed.). Proceedings of the international workshop on intercropping. ICRISTAT, Hyderabad, India. 1981. P. 141–154.

Vallet P., Perot T. Silver fir stand productivity is enhanced when mixed with Norway spruce: evidence based on large-scale inventory data and a generic modelling approach // Journal of Vegetation Science. 2011. Vol. 22 (5). P. 932–942.

Van Nevel L. Tree species effects on Cd and Zn mobility after afforestation of contaminated soils in the Campine region (Northern Belgium) / PhD thesis. Ghent University, Ghent, Belgium, 2015. 238 p.

Vandermeer J. The ecology of intercropping. Cambridge: Cambridge University Press, 1989. 237 p.

*Vilà M., Carrillo-Gavilan A., Vayreda J., Bugmann H., Fridman J., Grodzki W., Haase J., Kunstler G., Schelhaas M., Trasobare A.* Disentangling biodiversity and climatic determinants of wood production // PLoS ONE. 2013. Vol. 8, e53530.

*Vilà M., Vayreda J., Gracia C., Ibanez J.J.* Does tree diversity increase wood production in pine forests? // Oecologia. 2003. Vol. 135. P. 299–303.

*Vogel A., Scherer-Lorenzen M., Weigelt A.* Grassland resistance and resilience after drought depends on management intensity and species richness // PLoS ONE. 2012. Vol. 7, e36992.

*Wang J., Cheng Y., Zhang C., Zhao Y., Zhao X., von Gadow K.* Relationships between tree biomass productivity and local species diversity // Ecosphere. 2016. Vol. 7 (11). P. 1-11.

*Wang Y., Yu S., Wang J.* Biomass-dependent susceptibility to drought in experimental grassland communities // Ecology Letters. 2007. Vol. 10. P. 401–410.

*Wiedemann E.* Der gleichaltrige Fichten-Buchen-Mischbestand // Mitteilungen aus Forstwirtschaft und Forstwissenschaft. 1942. Bd. 13. S. 1–88.

*Wiedemann E.* Ertragskundliche und waldbauliche Grundlagen der Forstwirtschaft. Frankfurt am Main: JD Sauerländer's Verlag, 1951. 346 p.

*Wohlgenuth T.* Climate change and tree responses in central European Forests // Annals of Forest Science. 2015. Vol. 72. P. 285–287.

*Wright A.J., Ebeling A., de Kroon H., Roscher Ch., Weigelt A., Buchmann N., Buchmann T., Fischer Ch., Hacker N., Hildebrandt A., Leimer S., Mommer L., Oelmann Y., Scheu S., Steinauer K., Strecker T., Weisser W., Wilcke W., Eisenhauer N.* Flooding disturbances increase resource availability and productivity but reduce stability in diverse plant communities // Nature Communications. 2015. Vol. 6. P. 1-6. DOI: 10.1038/ncomms7092.

*Xu Z., Ren H., Li M.H., van Ruijven J., Han X., Wan S., Li H., Yu Q., Jiang Y., Jiang L.* Environmental changes drive the temporal stability of semi-arid natural grasslands through altering species asynchrony // Journal of Ecology. 2015. Vol. 103. P. 1308–1316.

*Yachi S., Loreau M.* Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: the insurance hypothesis // Proceedings of the National Academy of Science USA. 1999. Vol. 96. P. 1463–1468.

*Yang Y.* Factors affecting forest growth and possible effects of climate change in the Taihang Mountains, northern China // Forestry. 2005. Vol. 79. P. 135–147.

*Zeller L., Liang J., Pretzsch H.* Tree species richness enhances stand productivity while stand structure can have opposite effects, based on forest inventory data from Germany and the United States of America // Ecosystems. 2018. Vol. 5; 4.

*Zhang Y., Chen H.Y.H.* Individual size inequality links forest diversity and above-ground biomass // Journal of Ecology. 2015. Vol. 103. P. 1245–1252.

*Zhang Y., Chen H.Y.H., Reich P.B.* Forest productivity increases with evenness, species richness and trait variation: a global meta-analysis // Journal of Ecology. 2012. Vol. 100 (3). P. 742–749.

*Работа выполнена в рамках Государственного задания Ботанического сада УрО РАН.*

**Рецензент статьи:** доктор сельскохозяйственных наук, профессор С.В. Залесов.