

Д.В. Баркан, Д.Э. Раупова, Д.А. Данилов

**ФАКТОР КОНКУРЕНЦИИ
В ПРАКТИКЕ ВЫРАЩИВАНИЯ СМЕШАННЫХ ДРЕВОСТОЕВ
С УЧАСТИЕМ ХВОЙНЫХ ПОРОД (ОБЗОР)**

Введение. Формирование смешанных древостоев, при сочетании различных видов древесных растений, может быть привлекательным вариантом для достижения устойчивости и повышения продуктивности насаждений за счет положительного баланса между стимулирующими эффектами и конкуренцией между видами [Bouillet et al., 2013]. На сегодняшний день смешение пород для повышения продуктивности или устойчивости широко применяется. Однако исследования влияния смешивания на продуктивность и потребление ресурсов до сих пор давали скорее несогласованные результаты [Pretzsch et al., 2012].

В связи с актуальностью данной проблематики для различных регионов мира при выращивании и формировании смешанных хвойных древостоев был проведён анализ влияния конкурентных взаимоотношений в полидоминантных насаждениях с участием хвойных древостоев.

Межвидовая конкуренция – ключевой процесс, определяющий динамику смешанных древостоев и влияющий на продуктивность смешанных древостоев [Seidel et al., 2011].

Продуктивность, устойчивость и особенности функционирования смешанных насаждений, как правило, отличается от монокультур. Однако масштабы и направление этих различий трудно предсказать, поскольку взаимодействие видов может быть изменено многими потенциально влияющими на древостой факторами, такими как климатические и почвенные условия, структура (состав) древостоя и проведенные хозяйственные мероприятия [Forrester et al., 2017].

Проведённые эксперименты на северо-востоке Польши показали, что смешанные насаждения сосны обыкновенной и ели европейской имеют более высокую продуктивность, чем чистые насаждения сосны на 34% и ели на 83%. При этом неблагоприятные климатические условия (засуха) усиливает положительные эффекты смешения древесных пород при создании искусственных насаждений, что объясняется различным проявлением

конкурентных взаимоотношений на основе гипотезы градиента стресса [Bielak et al., 2014].

В условиях лесов центральной Швеции преимущества смешанных древостоев сосны обыкновенной и ели европейской не так очевидны. Если сосна в смешанных древостоях давала прибавку по продуктивности, то запас древесины ели снижался. Данное наблюдение объясняется особенностями конкурентных взаимоотношений двух видов. Сосна обыкновенная занимает доминантное положение в древостое, что угнетает ель и снижает темпы ее роста по сравнению с чистыми насаждениями [Holmström et al., 2018].

Сходные закономерности выявили исследования, проведенные в Норвегии. В смешанных насаждениях сосны обыкновенной и ели европейской негативное влияние конкуренции доминантной сосны на продуктивность ели сохранялось даже после проведения прореживания и снижения густоты древостоя [Houtmeyers et al., 2020].

При исследовании конкуренции в смешанных древостоях ели европейской и березы на территории Ленинградской области было установлено, что отсутствие своевременного изреживания лиственного полога негативно влияет как на продуктивность, так и на устойчивость смешанных березово-еловых насаждений. В таких условиях к возрасту спелости березовый ярус теряет устойчивость к неблагоприятным условиям, а у елового снижается продуктивность и увеличивается выход мелкотоварной древесины, что снижает общую ликвидность древостоя [Данилов и др., 2014].

Изучая влияние пространственного размещения деревьев в смешанных сосново-березовых древостоях на таксационные параметры сосны, ученые из Республики Беларусь, показали, что при увеличении примеси березы радиальный прирост сосны снижается с 32 до 12% от среднего показателя по биогруппе. Кроме того, пространственное размещение деревьев показывало достоверную корреляцию с высотой деревьев и толщиной ствола [Севко и др., 2017].

Интересным представляется исследование морфологии и характера вертикального распределения живых тонких корней в чистых и смешанных насаждениях ели и бука. Это исследование было направлено на определение влияния межвидовой конкуренции на корневую структуру и пространственное распределение мелких корней обоих видов. В смешанном насаждении обнаружено вертикальное расслоение тонких корневых систем бука и ели за счет смещения тонких корней бука из верхних слоев почвы в нижние, что указывает на пластичность стратегия бука по поиску пищевых ресурсов, направленную на повышение эффективности использования

почвы и захвата пространства в слоях почвы, менее занятых конкурентами. Ель, напротив, следовала более консервативной стратегии, поддерживая постоянство неглубокого вертикального укоренения и морфологии корней как в чистых, так и в смешанных насаждениях. Симметричная подземная конкуренция между буком и елью в смешанном насаждении наблюдалась, поскольку живые тонкие корни обоих видов были недостаточно представлены по сравнению с чистыми древостоями. Однако невысокая эффективность освоения почвенного пространства предполагает невысокую конкурентоспособность ели в борьбе за пищевые ресурсы в смешанных древостоях [Bolte et al., 2006; Rewald et al., 2009].

Используя подход пространственного соседства, чтобы количественно оценить влияние местной конкуренции на размер отдельных крон деревьев, канадские исследователи количественно определили радиус и длину кроны как функции от размера дерева и конкуренции, оцененные по видовой принадлежности и пространственному расположению соседних деревьев. Исследования проходили в северной и центральной частях Британской Колумбии, где в лесах преобладают пихта, сосна и ель. Размер кроны деревьев у всех видов зависел от размера ствола. У всех видов конкуренция со стороны соседей оказывала большое влияние на размер кроны [Thorpe et al., 2010].

Исследование внутри- и межвидовой конкуренции в двух- и трехвидовых смешанных лесах (ель, пихта и бук) на территории Центральной Европы (Швейцария) показало, что на рост ели и пихты положительно повлияло увеличение доли других пород в смеси с елью или пихтой. Однако отрицательные эффекты были обнаружены при увеличении присутствия бука. Было обнаружено, что взаимодействия для ели и пихты были больше связаны с конкуренцией, симметричной по размеру. Последнее указывает на то, что взаимодействия видов могут быть в большей степени связаны с конкуренцией за подземные ресурсы. При неизменной площади основания древостоя рост бука выигрывал от увеличения примеси ели и пихты. Для этого вида модели конкурентных взаимодействий, симметричных по размеру и асимметричных по размеру, были схожими, что указывает на то, что произрастание буковых насаждений обусловлено сильной внутривидовой конкуренцией как за наземные, так и за подземные ресурсы. Итоговые результаты показывали, что индексы конкуренции для конкретных видов могут быть интегрированы в функции роста отдельных деревьев, чтобы выразить различные способы конкуренции между видами, и подчеркивают важность учета симметрии конкуренции наряду с конкурентными взаимо-

действиями в моделях, нацеленных на отображение роста в смешанных насаждениях [Mina et al., 2018].

Основная цель исследования, проведенного в смешанных насаждениях Канады, заключалась в установлении взаимосвязей между темпами роста насаждений и режимом конкуренции между деревьями в насаждениях с преобладанием различных древесных пород: тополь дрожащий (*Populus tremuloides* Michx.), сосна Банкса (*Pinus banksiana* Lamb.), береза белая (*Betula papyrifera* Marsh.), ель черная (*Picea mariana* [Mill.] BSP) и пихта бальзамическая (*Abies balsamea* [L.] Mill.). Данные, собранные на пробных площадях, использовались для расчета коэффициентов доминирования роста (КДР), который использовался для описания режима конкуренции деревьев. Самые высокие значения КДР наблюдались в насаждениях с преобладанием светолюбивой осины, а самые низкие значения наблюдались в насаждениях с преобладанием теневыносливой ели черной и пихты бальзамической. Увеличение разнообразия диаметров древостоев было связано с линейным уменьшением КДР для всех видов деревьев [Pothier, 2017].

Исследование, проведенное в смешанных насаждениях на северо-западе Северной Америки с использованием данных постоянных пробных площадей, показало, что влияние конкуренции на выживаемость деревьев было связано с теневыносливостью видов и составом древостоя. При этом светолюбивые виды хвойных деревьев (сосны Банкса и скрученная), были более сильно затронуты конкуренцией, чем светолюбивые лиственные породы (осина и тополь бальзамический) и теневыносливые породы ели (ель белая и черная). Конкуренция со стороны более крупных елей (*Picea spp.*), пихты (*Abies spp.*) и лиственных пород (например, *Populus spp.* и *Betula spp.*) оказала более сильное влияние на выживание, чем видов сосны (*Pinus spp.*). Таким образом, сосна является наиболее «дружелюбным» видом, подходящим для формирования смешанных насаждений [Cortini et al., 2017].

Успех посадки смешанных насаждений из разных пород деревьев зависит от баланса между положительными и отрицательными взаимодействиями. Хорошим примером положительного баланса взаимовлияния являются плантации акации и эвкалипта, где выгода от совместного произрастания выше, чем негативное влияние межвидовой конкуренции. В смешанных насаждениях эвкалипт растёт выше, а акации – толще по сравнению с монокультурами. Количество азота, полученного из атмосферы, в смеси также на 60% выше, чем ожидалось с учетом количества, обнаруженного в чистых насаждениях акации. Также было достигнуто уменьшение конкуренции за свет и почвенную воду, что объясняется более

высокой внутривидовой конкуренцией акации и эвкалипта по сравнению с взаимодействием этих видов [Tchichelle et al., 2017].

Еще одним примером положительного взаимодействия разных видов древесных пород в смешанных посадках может служить плантации каштанника (*Castanopsis hystrix* Miq.) и сосны Массона (*Pinus massoniana* Lamb.) По данным ученых из Китая накопление углерода в такой экосистеме в целом, а также в слоях деревьев и почвы смешанных плантаций значительно больше, чем значения, предсказанные на основе средних значений монокультурных насаждений. Эти результаты показывают, что плантации разновозрастных смесей *P. massoniana* и *C. hystrix* способствуют связыванию углерода посредством положительного взаимодействия [You et al., 2018].

Целью исследования в Национальном лесу в Ирати на юге Бразилии было оценить конкуренцию за рост и выживание между хвойными деревьями (*Araucaria angustifolia*) и двумя группами лиственных (теневыносливые и светолюбивые) с использованием индекса конкуренции, зависящего от расстояния. Результаты показали, что араукарии подвергались жесткой внутривидовой конкуренции, в то время как светолюбивые виды терпели лишь умеренную конкуренцию со стороны араукарии. Теневыносливые виды испытали небольшую конкуренцию со стороны какой-либо видовой группы. Но не было обнаружено эмпирических данных, подтверждающих гипотезу о том, что оценки конкуренции улучшают прогнозы смертности в простой модели, основанной на величине диаметра ствола [Orellana et al., 2018].

При исследовании смешанных лесов на северо-западе Дуранго (Мексика) было изучено двадцать два вида древесных пород. Они были разделены на четыре группы: *Pinus* (семь видов), другие хвойные деревья (три вида), другие широколиственные (четыре вида) и *Quercus* (восемь видов). Для выбора соседних деревьев использовались четыре метода и были рассчитаны 12 индексов конкуренции. Результаты показали, что внутривидовая конкуренция значительно снизила рост диаметра для всех групп видов, за исключением группы *Quercus*. Группы *Pinus*, другие хвойные деревья и *Quercus* оказали значительное отрицательное влияние на соседство с другими видами широколиственных пород. Группа *Quercus* также оказала отрицательное влияние на соседство с *Pinus* и другими группами хвойных пород. Сосна и другие группы видов хвойных пород оказали негативное влияние друг на друга по соседству [Quiñonez-Barraza et al., 2018].

Смешанные лесные насаждения интродуцентов с местными видами имеют особое значение для практики лесного хозяйства. Целью исследова-

ния, проведенного в северном Иране, был долгосрочный анализ эффектов смешения видов *Populus deltoides* Bartr. ex Marsh и *Alnus subcordata* CA Mey. Результаты показывают, что межвидовая и внутривидовая конкуренция и круговорот питательных веществ оказали наиболее выраженное влияние на рост древостоя с течением времени. Тополь выиграл от выращивания в смеси в связи с тем, что стратификация полога снижает межвидовую конкуренцию за свет. Напротив, ольха была чувствительна к конкуренции и имела самый высокий рост в чистых насаждениях. В целом положительное взаимодействие между двумя видами привело к самому высокому относительному общему запасу и продуктивности в двувидовых насаждениях по сравнению с чистыми насаждениями. В рамках этого эксперимента кажется, что относительные пропорции 50% *Populus deltoides* и 50% *Alnus subcordata* могут обеспечить экономические и экологические преимущества и повысить стабильность и продуктивность древостоев [Ghorbani et al., 2018].

Исследования в чистых и смешанных насаждениях ели европейской (*Picea abies* [L.] Karst.) и бука европейского (*Fagus sylvatica* L.) на территории Германии показывают, что ель обыкновенная использует доступные ресурсы в первую очередь на рост ствола по объему, что указывает на более высокую устойчивость к потере массы кроны, вызванной механическими повреждениями. В то же время бук европейский продемонстрировал совершенно иную реакцию, используя ресурсы в первую очередь для наращивания кроны. Таким образом, из двух изученных теневыносливых пород, ель является более подходящей для создания смешанных насаждений [Bayer et al., 2017].

Масштабное исследование по обобщению результатов практики лесовыращивания было проведено в Нидерландах, где был изучен потенциальный механизм повышения продуктивности смешанных насаждений в зависимости от сочетания пород, возраста насаждений и плодородия почвы. Исследование охватывало пять двувидовых насаждений и соответствующие им монокультурные насаждения. Повышение продуктивности по сравнению с чистыми насаждениями в смешанных древостоях псевдотсуги и бука, а также сосны и дуба сохранялось с течением времени, вероятно, из-за интенсивного прореживания и достигалось на более бедных почвах. На уровне отдельных деревьев внутривидовая конкуренция не обязательно была сильнее, чем межвидовая конкуренция, и это снижение конкуренции было менее заметно при более низком плодородии почвы и зависело от комбинации смешения видов. Более того, асимметричная по размеру конкуренция за свет больше была связана с ростом

деревьев по диаметру, чем с симметричной по размеру конкуренцией за почвенные ресурсы. В целом это исследование подтверждает значительный потенциал выращивания смешанных насаждений для повышения продуктивности лесов [Lu et al., 2018].

Канадские исследователи изучили влияние красной ольхи (*Alnus rubra* [Bong.]) на рост псевдотсуги (*Pseudotsuga menziessi* (Mirb.) Franco) красной туи (*Thuja plicata* Donn.). Ольха красная – самая распространенная лиственная древесная порода на северо-западе Тихого океана и широко распространена в составе смешанных насаждений с хвойными деревьями. Она быстро опережает в росте молодые хвойные деревья и является сильным конкурентом. Однако ольха красная также является симбиотическим фиксатором азота и может способствовать улучшению содержания азота в почве, а также выполнять другие функции, такие как улучшение биоразнообразия и здоровья лесов. Результаты показывают, что количество ольхи до 400 экземпляров на гектар может быть оказывать положительный эффект на продуктивность смешанных древостоев и, возможно, желательной на участках с дефицитом азота. Рост псевдотсуги может быть усилен, когда густота ольхи красной относительно невысока в более старшем возрасте. Было обнаружено, что конкурентное влияние ольхи красной на рост хвойных было ниже, чем их внутривидовая конкуренция [Fang et al., 2019].

Китайские ученые изучили конкуренцию между бамбуком (*Phyllostachys pubescens* (Pradelle) Mazel ex J.Houz.) и широколиственными деревьями в смешанном лесу. Результаты показали, что бамбук, растущий на расстоянии не менее 3 м от любого из широколиственных деревьев, превосходил по размерам средние значения по древостою, а диаметр на высоте груди был больше, чем у деревьев, растущих ближе, что означает, что широколиственные деревья подавляли рост бамбука [Yan et al., 2018].

Испанские ученые проанализировали взаимодействия деревьев в *Pinus halepensis* Mill. и *Pinus pinea* L. на смешанных плантациях с использованием индивидуальных моделей соседства с деревьями и индексов конкуренции, учитывающих симметричную и асимметричную конкуренцию. Результаты показали, что основной вид конкуренции был симметричным, что могло быть связано с ограничениями по водным ресурсам, характерным для средиземноморского климата. Деревья *P. halepensis* и *P. pinea* имели схожую реакцию роста на конкуренцию, что указывает на то, что эти два вида справляются с конкуренцией одинаковым образом [Cattaneo et al., 2018].

Для обобщения изученного опыта, был проведен сравнительный анализ характера конкуренции в смешанных насаждениях, состоящих из различных древесных пород (таблица).

Сравнительный анализ характера конкуренции в смешанных насаждениях, состоящих из различных древесных пород

Comparative analysis of the nature of competition in mixed plantations consisting of different tree species

Источник	Порода	Страна, регион	Продуктивность и устойчивость по сравнению с чистыми насаждениями	Характер конкуренции
Bielak K., Dudzińska M., Pretzsch H., 2014 [Bielak K. et al., 2014]	Сосна обыкновенная (<i>Pinus sylvestris</i> L.), Ель европейская (<i>Picea abies</i> (L.) Karst)	Польша, северо-восток	Продуктивность повышается, устойчивость усиливается	Изменяется по градиенту стресса
Holmström E., Goude M., Nilsson O. et al., 2018 [Holmström E. et al., 2018]	Сосна обыкновенная (<i>Pinus sylvestris</i> L.), Ель европейская (<i>Picea abies</i> (L.) Karst)	Швеция, центральная часть	Продуктивность у сосны повышается, у ели снижается	Сосна угнетает ель
Houtmeyers S., Brunner A., 2020 [Houtmeyers S. et al., 2020]	Сосна обыкновенная (<i>Pinus sylvestris</i> L.), Ель европейская (<i>Picea abies</i> (L.) Karst)	Норвегия	Продуктивность ели снижается.	Сосна угнетает ель даже после проведения прореживания
Данилов Д.А., Беляева Н.В., Ишук Т.А., 2014 [Данилов Д.А. и др., 2014]	Ель европейская (<i>Picea abies</i> (L.) Karst), Береза повислая (<i>Betula pendula</i> Roth.)	Россия, Ленинградская область	Продуктивность ели снижается. Береза теряет устойчивость к неблагоприятным условиям	Береза угнетает ель. Негативный эффект снижается после проведения прореживания
Севко О.А., Пуленко А.В., 2017 [Севко О.А. и др., 2017]	Сосна обыкновенная (<i>Pinus sylvestris</i> L.), Береза (<i>Betula spp.</i>)	Республика Беларусь	При увеличении примеси березы продуктивность сосны снижается	Береза угнетает сосну
Bolte A., Villanueva I., 2006 [Bolte A. et al., 2006]	Ель европейская (<i>Picea abies</i> (L.) Karst), Бук европейский (<i>Fagus sylvatica</i> L.)	Центральная Европа	Нет данных	Симметричная подземная конкуренция. Бук имеет преимущество в конкуренции за пищевые ресурсы
Thorpe H.C., Astrup R., Trowbridge A. et al., 2010 [Thorpe H.C. et al., 2010]	Пихта шершавоплодная (<i>Abies lasiocarpa</i>), Сосна скрученная (<i>Pinus contorta</i>), Ель гибридная (<i>Picea glauca</i> x <i>P. engelmannii</i>)	Канада, северная и центральная части Британской Колумбии	Нет данных	У всех трех видов конкуренция со стороны соседей оказывала большое влияние на размер кроны

Продолжение таблицы

Источник	Порода	Страна, регион	Продуктивность и устойчивость по сравнению с чистыми насаждениями	Характер конкуренции
Mina M., del Río M., Huber M.O. et al., 2018 [Mina M. et al., 2018]	Ель европейская (<i>Picea abies</i> (L.) Karst), Пихта белая, (<i>Abies alba</i> Mill.) Бук европейский (<i>Fagus sylvatica</i> L.)	Швейцария	Продуктивность ели и пихты снижалась при увеличении присутствия бука. Рост бука выигрывал от увеличения примеси ели и пихты	Взаимодействия для ели и пихты были больше связаны с конкуренцией, симметричной по размеру
Pothier D., 2017 [Pothier D., 2017]	Тополь дрожащий (<i>Populus tremuloides</i> Michx.), Сосна Банкса (<i>Pinus Banksiana</i> Lamb.), Береза белая (<i>Betula papyrifera</i> Marsh.), Ель черная (<i>Picea mariana</i> [Mill.] BSP), Пихта бальзамическая (<i>Abies balsamea</i> [L.] Mill.)	Канада	Нет данных	Наибольшее доминирование наблюдалось в насаждениях с преобладанием светолюбивой осины, наименьшее теневыносливых ели и пихты
Cortini F., Comeau P.G., Strimbu V.C., et al., 2017 [Cortini F. et al., 2017]	Сосна скрученная (<i>Pinus contorta</i> Douglas ex Loudon), Сосна Банкса (<i>Pinus Banksiana</i> Lamb.), Ель черная (<i>Picea mariana</i> (Mill.) BSP.), Ель белая (<i>Picea glauca</i> (Moench) Voss), Ель Энгельмана (<i>Picea engelmannii</i> Parry ex Engelm.), Пихта бальзамическая (<i>Abies balsamea</i> (L.) Mill.), Осина (<i>Populus tremuloides</i> Michx.), Тополь бальзамический (<i>Populus balsamifera</i> L.)	Северная Америка, северо-западная часть	Нет данных	Сосна при доминировании оказывала наименьший уровень негативного влияния на другие породы
You Y., Huang X., Zhu H. et al., 2018 [You Y. et al., 2018]	Каштанник (<i>Castanopsis hystrix</i> Miq.), Сосна Массона (<i>Pinus massoniana</i> Lamb.)	Китай	Продуктивность значительно увеличилась	Нет данных
Orellana E., Vanclay J.K., 2018 [Orellana E. et al., 2018]	Араукария (<i>Araucaria angustifolia</i>), две группы лиственных пород (теневыносливые и светолюбивые)	Бразилия, Южная часть (Ирати)	Нет данных	Араукария испытывала жесткое давление внутривидовой конкуренции. Светолюбивые породы терпели лишь умеренную конкуренцию со стороны араукарии
Quiñonez-Barraza G., Zhao D., De Los Santos Posadas H.M. et al., 2018 [Quiñonez-Barraza G. et al., 2018]	Сосна (<i>Pinus</i> spp. – семь видов), другие хвойные деревья (три вида), Дуб (<i>Quercus</i> spp. – восемь видов), другие широколиственные (четыре вида)	Мексика, северо-запад Дуранго	Нет данных	Сосны, другие хвойные деревья и дубы оказали значительное отрицательное влияние на другие виды широколиственных пород. Дубы оказала отрицательное влияние на сосны и другие группы хвойных пород. Сосны и другие хвойные оказали негативное влияние друг на друга

Окончание таблицы

Источник	Порода	Страна, регион	Продуктивность и устойчивость по сравнению с чистыми насаждениями	Характер конкуренции
Ghorbani M., Sohrabi H., Sadati S.E. et al., 2018 [Ghorbani M. et al., 2018]	Тополь дельтовидный (<i>Populus deltoides</i> Bartr. ex Marsh), Олива субтропическая (<i>Alnus subcordata</i> C.A Mey)	Иран, северная часть	Продуктивность тополя и в целом насаждения увеличились, а ольхи снизилась	За счет образования ярусов снизилась межвидовая конкуренция за свет
Bayer D., Pretzsch H., 2017 [Bayer D. et al., 2017]	Ель европейская (<i>Picea abies</i> (L.) Karst), Бук европейский (<i>Fagus sylvatica</i> L.)	Германия	Нет данных	В условиях влияния конкуренции ель использует доступные ресурсы в первую очередь на рост ствола по объему, а бук наращивает крону
Lu H., Mohren G.M.J., Del Rio M., Schelhaas M.-J. et al., 2018 [Lu H. et al., 2018]	Псевдотсуга Мензиса (<i>Pseudotsuga menziesii</i> (Mirb.) Franco), Бук европейский (<i>Fagus sylvatica</i> L.), Сосна обыкновенная (<i>Pinus sylvestris</i> L.), Дуб черешчатый (<i>Quercus robur</i> L.), Береза повислая (<i>Betula pendula</i> Roth.)	Нидерланды	Повышение продуктивности сохранялось с течением времени, вероятно, из-за интенсивного прореживания и достигалось на более бедных почвах	Внутривидовая конкуренция не обязательно была сильнее, чем межвидовая конкуренция, и это снижение конкуренции было менее заметно при более низком плодородии почвы и зависело от комбинации смешения видов. Асимметричная по размеру конкуренция за свет больше была связана с ростом деревьев по диаметру, чем с симметричной по размеру конкуренцией за почвенные ресурсы
Fang C., Comeau P.G., Harper G.J., 2019 [Fang C. et al., 2019]	Красная ольха (<i>Alnus rubra</i> (Bong.)], Псевдотсуга Мензиса (<i>Pseudotsuga menziesii</i> (Mirb.) Franco), Красная туя (<i>Thuja plicata</i> Donn.)	Канада	Плотность ольхи до 400 на гектар может оказывать положительный эффект на продуктивность смешанных древостоев и, возможно, желательный на участках с дефицитом азота. Рост псевдотсуги может быть усилен, когда плотность ольхи красной относительно невысока в более старшем возрасте	Конкурентное влияние ольхи красной на рост хвойных было ниже, чем их внутривидовая конкуренция
Yan Y., Xia M., Fan S., et al., 2018 [Yan Y. et al., 2018]	Бамбук (<i>Phyllostachys pubescens</i> (Pradelle) Mazel ex J. Houz.), Широколиственные деревья	Китай	Нет данных	Широколиственные деревья подавляли рост бамбука
Cattaneo N., Bravo-Oviedo A., Bravo F., 2018 [Cattaneo N. et al., 2018]	Сосна алепская (<i>Pinus halepensis</i> Mill.), Сосна каменная (<i>Pinus pinea</i> L.)	Испания	Нет данных	Основной вид конкуренции был симметричным, что могло быть связано с ограничениями по водным ресурсам, характерными для средиземноморского климата

Выводы. Результаты сравнительного анализа показывают, что в большинстве случаев при создании и выращивании смешанных древостоев их продуктивность больше по сравнению с чистыми по составу насаждениями. При этом данный эффект достигается как за счет усиления роста главной породы, так и за счет увеличения производительности нескольких пород, входящих в состав смешанного насаждения. Наблюдаемый эффект больше обусловлен оптимальным сочетанием древесных пород, чем проявлением факторов внешней среды. Древесные породы рода *Pinus* показывают не только наилучшие результаты роста в смешанных насаждениях, но меньше всего угнетают сопутствующие породы. Наибольший эффект от смешения пород наблюдается, когда межвидовая конкуренция слабее внутривидовой.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Библиографический список

Данилов Д.А., Беляева Н.В., Ицук Т.А. Определение конкурентных межвидовых взаимоотношений в лиственно-хвойных древостоях // Лесотехнический журнал. 2014. Т. 4. № 3 (15). С. 9–20.

Севко О.А., Пупенко А.В. Влияние пространственной структуры сосново-березовых древостоев на таксационные показатели деревьев сосны // Труды БГТУ. Серия 1. Лесное хозяйство, природопользование и переработка возобновляемых ресурсов. 2017. № 2 (198). С. 37–42.

Bayer D., Pretzsch H. Reactions to gap emergence: Norway spruce increases growth while European beech features horizontal space occupation – evidence by repeated 3D TLS measurements // Silva Fennica. 2017. Vol. 51, no. 5 article 7748.

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. 23(3). P. 573–589.

Bolte A., Villanueva I. Interspecific competition impacts on the morphology and distribution of fine roots in European beech (*Fagus sylvatica* L.) and Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) // Eur. J. Forest Res. 2006. No. 125. P. 15–26.

Bouillet J., Laclau J., de Moraes Gonçalves J.L. et al. Eucalyptus and Acacia tree growth over entire rotation in single- and mixed-species plantations across five sites in Brazil and Congo // Forest Ecology and Management. 2013. Vol. 301. P. 89–101.

Cattaneo N., Bravo-Oviedo A., Bravo F. Analysis of tree interactions in a mixed Mediterranean pine stand using competition indices // Eur. J. Forest Res. 2018. Vol. 137. P. 109–120.

Cortini F., Comeau P.G., Strimbu V.C., Hogg E.H. (Ted), Bokalo M., Huang S. Survival functions for boreal tree species in northwestern North America // Forest Ecology and Management. 2017. Vol. 402. P. 177–185.

Fang C., Comeau P.G., Harper G.J. Effects of red alder on growth of Douglas-fir and western redcedar in southwestern British Columbia // *Forest Ecology and Management*. 2019. Vol. 434. P. 244–254.

Forrester D.I., Ammer Ch., Annighöfer P.J. et al. Predicting the spatial and temporal dynamics of species interactions in *Fagus sylvatica* and *Pinus sylvestris* forests across Europe // *Forest Ecology and Management*. 2017. Vol. 405. P. 112–133.

Ghorbani M., Sohrabi H., Sadati S.E., Babaei F. Productivity and dynamics of pure and mixed-species plantations of *Populus deltoides* Bartr. ex Marsh and *Alnus subcordata* C.A. Mey // *Forest Ecology and Management*. 2018. Vol. 409. P. 890–898.

Holmström E., Goude M., Nilsson O., Nordin A., Lundmark T., Nilsson U. Productivity of Scots pine and Norway spruce in central Sweden and competitive release in mixtures of the two species // *Forest Ecology and Management*. 2018. Vol. 429. P. 287–293.

Houtmeyers S., Brunner A. Thinning responses of individual trees in mixed stands of Norway spruce and Scots pine // *Scandinavian Journal of Forest Research*. 2020. Vol. 35, no. 7. P. 351–366.

Lu H., Mohren G.M.J., Del Río M., Schelhaas M-J., Bouwman M., Sterck F.J. Species Mixing Effects on Forest Productivity: A Case Study at Stand-, Species- and Tree-Level in the Netherlands // *Forests*. 2018. Vol. 9, no. 11. P. 713.

Mina M., del Río M., Huber M.O., Thürig E., Rohner B. The symmetry of competitive interactions in mixed Norway spruce, silver fir and European beech forests // *J. Veg Sci*. 2018. 29. P. 775–787.

Orellana E., Vanclay J.K. Competition and dominance between angiosperms and *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Kuntze in the Atlantic Forest in southern Brazil // *Forest Ecology and Management*. 2018. Vol. 425. P. 119–125.

Pothier D. Relationships between patterns of stand growth dominance and tree competition mode for species of various shade tolerances // *Forest Ecology and Management*. 2017. Vol. 406. P. 155–162.

Pretzsch H., Dieler J., Seifert T. et al. Climate effects on productivity and resource-use efficiency of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) and European beech (*Fagus sylvatica* [L.]) in stands with different spatial mixing patterns // *Trees*. 2012. Vol. 26. P. 1343–1360.

Quiñonez-Barraza G., Zhao D., De Los Santos Posadas H.M. et al. Considering neighborhood effects improves individual dbh growth models for natural mixed-species forests in Mexico // *Annals of Forest Science*. 2018. Vol. 75. P. 78.

Rewald B., Leuschner C. Belowground competition in a broad-leaved temperate mixed forest: pattern analysis and experiments in a four-species stand // *Eur. J. Forest Res.* 2009. No. 128. P. 387–398.

Seidel D., Leuschner C., Müller A. et al. Crown plasticity in mixed forests—Quantifying asymmetry as a measure of competition using terrestrial laser scanning. *Forest Ecology and Management*. 2011. Vol. 261, no. 11. P. 2123–2132.

Tchichelle S.V., Mareschal L., Koutika L., Epron D. Biomass production, nitrogen accumulation and symbiotic nitrogen fixation in a mixed-species plantation of eucalypt

and acacia on a nutrient-poor tropical soil // *Forest Ecology and Management*. 2017. Vol. 403. P. 103–111.

Thorpe H.C., Astrup R., Trowbridge A., Coates K.D. Competition and tree crowns: A neighborhood analysis of three boreal tree species // *Forest Ecology and Management*. 2010. Vol. 259, no. 8. P. 1586–1596.

Yan Y., Xia M., Fan S., Zhan M., Guan F. Detecting the Competition between Moso Bamboos and Broad-Leaved Trees in Mixed Forests Using a Terrestrial Laser Scanner // *Forests*. 2018. Vol. 9, no. 9. P. 520.

You Y., Huang X., Zhu H. et al. Positive interactions between *Pinus massoniana* and *Castanopsis hystrix* species in the uneven-aged mixed plantations can produce more ecosystem carbon in subtropical China // *Forest Ecology and Management*. 2018. Vol. 410. P. 193–200.

References

Bayer D., Pretzsch H. Reactions to gap emergence: Norway spruce increases growth while European beech features horizontal space occupation – evidence by repeated 3D TLS measurements. *Silva Fennica*, 2017, vol. 51, no. 5 article 7748.

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, 23(3), pp. 573–589.

Bole A., Villanueva I. Interspecific competition impacts on the morphology and distribution of fine roots in European beech (*Fagus sylvatica* L.) and Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.). *Eur. J. Forest Res.*, 2006, no. 125, pp. 15–26.

Bouillet J., Laclau J., de Moraes Gonçalves J.L. et al. Eucalyptus and Acacia tree growth over entire rotation in single- and mixed-species plantations across five sites in Brazil and Congo. *Forest Ecology and Management*, 2013, vol. 301, pp. 89–101.

Cattaneo N., Bravo-Oviedo A., Bravo F. Analysis of tree interactions in a mixed Mediterranean pine stand using competition indices. *Eur. J. Forest Res.*, 2018, vol. 137, pp. 109–120.

Cortini F., Comeau P.G., Strimbu V.C., Hogg E.H. (Ted), Bokalo M., Huang S. Survival functions for boreal tree species in northwestern North America. *Forest Ecology and Management*, 2017, vol. 402, pp. 177–185.

Danilov D.A., Belyaeva N.V., Ischuk T.A. Determination of competitive interspecific relationships in deciduous and coniferous stands. *Forest Engineering Journal*, 2014, vol. 4, no. 3 (15), pp. 9–20. (In Russ.)

Fang C., Comeau P.G., Harper G.J. Effects of red alder on growth of Douglas-fir and western redcedar in southwestern British Columbia. *Forest Ecology and Management*, 2019, vol. 434, pp. 244–254.

Forrester D.I., Ammer Ch., Annighöfer P.J. et al. Predicting the spatial and temporal dynamics of species interactions in *Fagus sylvatica* and *Pinus sylvestris* forests across Europe. *Forest Ecology and Management*, 2017, vol. 405, pp. 112–133.

Ghorbani M., Sohrabi H., Sadati S.E., Babaei F. Productivity and dynamics of pure and mixed-species plantations of *Populus deltoids* Bartr. ex Marsh and *Alnus subcordata* C.A. Mey. *Forest Ecology and Management*, 2018, vol. 409, pp. 890–898.

Holmström E., Goude M., Nilsson O., Nordin A., Lundmark T., Nilsson U. Productivity of Scots pine and Norway spruce in central Sweden and competitive release in mixtures of the two species. *Forest Ecology and Management*, 2018, vol. 429, pp. 287–293.

Houtmeyers S., Brunner A. Thinning responses of individual trees in mixed stands of Norway spruce and Scots pine. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 2020, vol. 35, no. 7, pp. 351–366.

Lu H., Mohren G.M.J., Del Rio M., Schelhaas M.-J., Bouwman M., Sterck F.J. Species Mixing Effects on Forest Productivity: A Case Study at Stand-, Species- and Tree-Level in the Netherlands. *Forests*, 2018, vol. 9 no. 11, p. 713.

Mina M., del Rio M., Huber M.O., Thürig E., Rohner B. The symmetry of competitive interactions in mixed Norway spruce, silver fir and European beech forests. *J. Veg. Sci.*, 2018, 29, pp. 775–787.

Orellana E., Vanclay J.K. Competition and dominance between angiosperms and *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Kuntze in the Atlantic Forest in southern Brazil. *Forest Ecology and Management*, 2018, vol. 425, pp. 119–125.

Pothier D. Relationships between patterns of stand growth dominance and tree competition mode for species of various shade tolerances. *Forest Ecology and Management*, 2017, vol. 406, pp. 155–162.

Pretzsch H., Dieler J., Seifert T. et al. Climate effects on productivity and resource-use efficiency of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) and European beech (*Fagus sylvatica* [L.]) in stands with different spatial mixing patterns. *Trees*, 2012, vol. 26, pp. 1343–1360.

Quiñonez-Barraza G., Zhao D., De Los Santos Posadas H.M. et al. Considering neighborhood effects improves individual dbh growth models for natural mixed-species forests in Mexico. *Annals of Forest Science*, 2018, vol. 75, p. 78.

Rewald B., Leuschner C. Belowground competition in a broad-leaved temperate mixed forest: pattern analysis and experiments in a four-species stand. *Eur. J. Forest Res.*, 2009, no. 128, pp. 387–398.

Seidel D., Leuschner C., Müller A. et al. Crown plasticity in mixed forests—Quantifying asymmetry as a measure of competition using terrestrial laser scanning. *Forest Ecology and Management*, 2011, vol. 261, no. 11, pp. 2123–2132.

Sevko O.A., Pupenko A.V. The influence of the spatial structure of pine and birch stands on the taxation parameters of pine trees. *Proceedings of the BSTU. Series 1: Forestry, Nature Management and Processing of Renewable Resources*, 2017, no. 2 (198), pp. 37–42. (In Russ.)

Tchichelle S.V., Mareschal L., Koutika L., Epron D. Biomass production, nitrogen accumulation and symbiotic nitrogen fixation in a mixed-species plantation of eucalypt and acacia on a nutrient-poor tropical soil. *Forest Ecology and Management*, 2017, vol. 403, pp. 103–111.

Thorpe H.C., Astrup R., Trowbridge A., Coates K.D. Competition and tree crowns: A neighborhood analysis of three boreal tree species. *Forest Ecology and Management*, 2010, vol. 259, no. 8, pp. 1586–1596.

Yan Y., Xia M., Fan S., Zhan M., Guan F. Detecting the Competition between Moso Bamboos and Broad-Leaved Trees in Mixed Forests Using a Terrestrial Laser Scanner. *Forests*, 2018, vol. 9, no. 9, p. 520.

You Y., Huang X., Zhu H. et al. Positive interactions between *Pinus massoniana* and *Castanopsis hystrix* species in the uneven-aged mixed plantations can produce more ecosystem carbon in subtropical China. *Forest Ecology and Management*, 2018, vol. 410, pp. 193–200.

Материал поступил в редакцию 08.02.2023

Баркан Д.В., Раупова Д.Э., Данилов Д.А. Фактор конкуренции в практике выращивания смешанных древостоев с участием хвойных пород (обзор) // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2024. Вып. 248. С. 27–42. DOI: 10.21266/2079-4304.2024.248.27-42

В разных странах и в различных экологических условиях были проведены исследования по оценке продуктивности смешанных насаждений. Результаты этих сравнительных исследований показывают, что смешанные насаждения имеют тенденцию быть более продуктивными по сравнению с чистыми насаждениями, при этом оптимальные комбинации древесных пород дают наибольший эффект. Это достигается за счет усиления роста основного вида и повышения продуктивности нескольких видов в смешанном древостое. Исследования также показывают, что межвидовая конкуренция слабее внутривидовой, причем наибольший эффект наблюдается именно в этом случае.

Ключевые слова: устойчивые насаждения, сосна, ель, конкуренция, чистые насаждения, продуктивность, смешанные насаждения.

Barkan D.V., Raupova D.E., Danilov D.A. The competition factor in the practice of growing mixed stands with conifers. *Izvestia Sankt-Peterburgskoj Lesotehneskoj Akademii*, 2024, iss. 248, pp. 27–42 (in Russian with English summary). DOI: 10.21266/2079-4304.2024.248.27-42

Studies have been conducted in different countries and under different ecological conditions to assess the productivity of mixed stands. The results of these comparative studies show that mixed stands tend to be more productive than pure stands, with optimal combinations of tree species having the greatest effect. This is accomplished by enhancing the growth of the main species and increasing the productivity of several species in a mixed stand. Studies also show that interspecific competition is weaker than intraspecific competition, with the greatest effect.

Keywords: sustainable stand, pine, spruce, competition, pure stands, productivity, mixed stands.

БАРКАН Джульетта Васильевна – соискатель ученой степени кандидата наук Санкт-Петербургского государственного лесотехнического университета имени С.М. Кирова.

194021, Институтский пер., д. 5, Санкт-Петербург, Россия. E-mail: jutacleo@mail.ru

BARKAN Juliette V. – PhD student of St.Petersburg State Forest Technical University.

194021. Institutskiy per. 5. St. Petersburg. Russia. E-mail: jutacleo@mail.ru

РАУПОВА Диана Эдуардовна – аспирант Санкт-Петербургского государственного лесотехнического университета имени С.М. Кирова. SPIN-код: 8604-1191, ORCID: 0000-0002-3275-5913, Researcher ID: ABN-5523-2022

194021, Институтский пер., д. 5, Санкт-Петербург, Россия. E-mail: diana.raupova@bk.ru

RAUPOVA Diana E. – PhD student of St.Petersburg State Forest Technical University. SPIN-code: 8604-1191, ORCID: 0000-0002-3275-5913, Researcher ID: ABN-5523-2022.

194021. Institutskiy per. 5. St. Petersburg. Russia. E-mail: diana.raupova@bk.ru

ДАНИЛОВ Дмитрий Александрович – профессор кафедры лесоводства Санкт-Петербургского государственного лесотехнического университета имени С.М. Кирова, доктор сельскохозяйственных наук.

194021, Институтский пер., д. 5, Санкт-Петербург, Россия;

главный научный сотрудник Ленинградского НИИСХ «Белогорка» – филиала ФГБНУ «Федеральный исследовательский центр картофеля им. А.Г. Лорха». ORCID: 0000-0002-7504-5743.

188338, Институтская ул., д. 1, д. Белогорка, Гатчинский район, Ленинградская область, Россия. E-mail: stown200@mail.ru

DANILOV Dmitry A. – DSc (Agriculture), Professor of Forestry Department, St.Petersburg State Forestry Thechnical University.

194021. Institutskiy per. 5. St. Petersburg. Russia;

principal researcher of Department of Agrochemistry and Agrolandscapes, Leningrad Research Agriculture Institute Branch of Russian Potato Research Centre. ORCID: 0000-0002-7504-5743

188338. Institutskaya str. 1, Belogorka, Leningrad Region, Russia. E-mail: stown200@mail.ru