

## Эффекты радиального прироста болотных сосняков в ракурсе фитосоциальной парадигмы

С. П. ЕФРЕМОВ<sup>1</sup>, Т. Т. ЕФРЕМОВА<sup>1</sup>, А. В. ПИМЕНОВ<sup>1</sup>, М. В. СЕДЕЛЬНИКОВ<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН – обособленное подразделение

ФИЦ КНЦ СО РАН

660036, Красноярск, Академгородок, 50/28

E-mail: efr2@ksc.krasn.ru, pimenov@ksc.krasn.ru

<sup>2</sup>Сибирский федеральный университет, Гуманитарный институт

660041, Красноярск, пр. Свободный, 82А

E-mail: MSedelnikov@sfu-kras.ru

Статья поступила 29.02.2024

После доработки 12.03.2024

Принята к печати 09.04.2024

### АННОТАЦИЯ

Закономерности радиального прироста сосны (*Pinus sylvestris* L.) изучали в пределах южно-таежной подзоны Западной Сибири. Объектами исследования послужили сосновые древостои: суходольные – на песчаных подзолах, болотные различных условий водно-минерального питания и пирогенного воздействия. Методами многомерного статистического анализа (кластерный, дискриминантный) по данным циклических колебаний радиального прироста (повышение, снижение или дублирование последующего относительно предыдущего) выделено четыре кластера. Болотные сосняки – эвтрофные, олигомезотрофные, олиготрофные и суходол. Итоговый результат корректно классифицированных объектов – 100 %. Средняя ширина годичных колец в условиях суходола составляет 1,05 мм, в эвтрофных болотных сосняках – 0,81 мм, олигомезотрофных – 0,57, олиготрофных – 0,39 мм. Основная тенденция изменения ширины годичных колец во времени (тренд) детерминируется параболой второго порядка ( $p$ -уровень  $<0,001$ ). Знаки и высокосignificant коэффициенты регрессионных уравнений постулируют. В олиготрофных сосняках ширина колец в среднем ежегодно повышалась на 0,80 мм с ежегодным средним замедлением на 0,004 мм, экстремум 190 лет (точка перегиба), в олигомезотрофных – на 0,95 и 0,002 мм, экстремум 340 лет, суходольных – на 4,27 и 0,068 мм, экстремум 62 года. В эвтрофных сосняках, согласно линейному тренду, увеличение ширины годичных колец за 1 год составляло в среднем 0,715 мм. Относительные частоты циклических колебаний повышения и снижения годичных колец характеризуют равнозначные соотношения их встречаемости: 45–48 % – в эвтрофных и суходольных сосняках, 40–41 % – в олигомезотрофных и олиготрофных. Эти равновозможные эпизоды повторяемости можно причислить к одному из механизмов формирования социума путем вероятностных добрососедских взаимоотношений деревьев в интересах целого. Частоты встречаемости дублирующих вариантов в эвтрофных и суходольных сосняках 7–9 % возрастают до 18–20 % в олиготрофных и олигомезотрофных: чем тяжелее условия, тем выше согласительное начало.

**Ключевые слова:** кластеры местообитаний, ширина годичных колец, цепные радиальные приросты, уравнения тренда, русская фитосоциология.

## ВВЕДЕНИЕ

Успешное формирование и развитие лесных насаждений проявляется в динамике линейного и радиального прироста древостоев. Традиционно считается, что ведущее значение имеют внешние факторы – климат, условия почвенной среды, различные катаклизмы и антропогенное воздействие [Ваганов, Качаев 1992; Ваганов, Шашкин, 2000; Bigler и др., 2003; Pärn, 2006; Бабушкина и др., 2011; Das, 2012; Kirdyanov и др., 2013; Махныкина и др., 2017; Фонти, Прокушкин, 2021; и др.]. Вместе с тем уже на рубеже XIX–XX вв. сформировалось представление, что физико-географические условия среды не характеризуют в полной мере всей жизненной обстановки растений: внутри сообщества существует целый мир социальных отношений. Такое понимание почти одновременно обосновали не связанные взаимными контактами русские ботаники А. А. Алексин, С. И. Коржинский, П. Н. Крылов, Г. Ф. Морозов, В. Н. Сукачев, И. К. Пачоский, которым принадлежит и авторство термина “фитосоциология”. Параллельно подобные представления развивались и в ряде зарубежных стран – США, Швеции, Швейцарии, дискутируется время, место появления термина и исключается заимствование. История вопроса подробно обсуждается в работах [Линник, 2013; Шмерлина, 2019]. Термин “фитосоциология”, метафорически схватив нечто очень важное в природе, оказался очень удобным, что привело к его широкому употреблению [Сукачев, 1975]. Сущность понятия В. Н. Сукачев формулирует так: “в строение сообщества вложен принцип стремления ослабить борьбу за существование и дать возможность бок о бок существовать большому числу индивидуумов”, создавая гармоничное, оптимальное, выгодное неравноправие для всех членов фации [Сукачев, 1975, с. 100]. Далее он пишет: “задача фитосоциологии состоит в том, чтобы возможно глубже выяснить весь механизм сообщества, направленный к осуществлению этого принципа” [Сукачев, 1975, с. 277]. Автор подчеркивает, что в противоположность человеческому обществу фитосоциология культивирует в своей организации выгоду целого, а не отдельных составляющих его элементов, хотя в терминологическом и содержательном плане термин отражает параллелизм в организации растительных и человеческих сообществ. С начала

1930-х годов любые рассуждения о фитосоциологии растительных группировок подвергались политико-идеологическим преследованиям. Взамен концепции фитосоциологии вводилось понятие “фитоценология”. В текущий период русский термин фитосоциология, его законность и корректность активно возрождаются [Маслаков и др., 1999; Суховольский, 2004; Линник, 2013; Семечкин, 2020; и др.].

В социальном отношении наиболее высоко развитыми среди других фитоценозов называют лесные сообщества. Учение о лесе как “социальном организме” создано Г. Ф. Морозовым [1949]. Он выделял сам лес, его внутреннюю, однажды созданную среду в качестве одного из главных лесообразующих факторов в дальнейшей жизни и преобразовании лесного сообщества. Вследствие разнообразных взаимных влияний и приспособлений совместного существования внутренняя социальная среда обуславливает:

- развитие отдельного элемента как результат преимущественно непосредственного взаимовлияния и интегрированного воздействия сообщества на своих членов;
- конкурентную борьбу за ограниченные ресурсы внешней среды;
- дифференциацию социального статуса деревьев в соответствии с уровнем приспособленности и вытеснение слабых (плохо приспособленных);
- структурирование взаимоотношений путем установления временного режима доступа к ресурсам;
- активное взаимодействие со средой и изменение среды под влиянием жизни.

Целостность лесного сообщества проявляется в специфике взаимного расположения деревьев, в ранговом расчленении по размерам (высота и диаметр), в явлении ярусности, сезонности, возрастной структуре, т. е. на разных стартах своей организации. Модель социума как некоего взаимосвязанного единства, выражающая сущность фитосоциологии, сама собой предполагает наличие границы сохранения системной целостности, самоорганизации и развития популяционного объекта [Линник, 2013; Шмерлина, 2019]. Границы в природе – это не только лишь “место непрерывных экзосмосов и эндосмосов со всем, находящимся по ту сторону”, а также место наиболее ярких проявлений системной

динамики [Зиммель, 2006, с. 48]. Понятие границы в ракурсе фитосоциологии созвучно современным процессуальным моделям социологии (текущая современность, пространство потоков, социология мобильностей, социология потоков) как стремление уйти от фиксированных рамок социального [Шмерлина, 2019].

В свете изложенных представлений, вплетающих в границы природной среды поток процессов, сформулировали цель настоящего сообщения. Охарактеризовать структуру и закономерности развития годичных колец болотных сосняков с позиций фитосоциологии путем разграничения уровней цепного радиального прироста древостоев – увеличение (снижение) или дублирование последующих показателей относительно предыдущих. Частные задачи:

- структурировать методами многомерного статистического анализа болотные сосняки различных условий произрастания по цепным показателям ширины годичных колец и оценить их уровень в сгруппированных классах древостоев;

- обсудить частоту встречаемости показателей повышения, понижения и дублирования ширины годичных колец в качестве одного из механизмов взаимодействия и взаимовлияния деревьев друг на друга в интересах единства и целостности лесного сообщества;

- определить основные тенденции формирования линейной ширины годичных колец в виде математической функции от времени.

Актуальность и новизна выполненных исследований заключается в следующем. Впервые обоснована количественная связь ширины годичных колец болотных сосняков с типом водно-минерального питания. Выполнена статистическая группировка сосняков на базе цепных показателей радиального прироста. Использован детерминированный компонент – тренд, позволивший охарактеризовать основную тенденцию радиального прироста древостоев во времени. Впервые на старте цепных показателей ширины годичных колец обсуждается социальная структура болотных сосняков.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования выполнялись в северной части междуречья Оби и Томи в пределах Томской области. Изучались однородные по

составу (10С) разновозрастные древостои болотных и суходольных сосняков (*Pinus sylvestris* L.) мшистой группы типов леса. Болотные древостои атмосферно-грунтового питания пройдены пожаром и существенно различаются в связи с интенсивностью, типом пожара и глубиной залегания пирогенного торфа. Исследованиями охвачено 12 пробных площадей (пр. пл.), характеризующих различные типы местообитаний. Олиготрофные (индекс О) – 3 пр. пл., О, пройденные пожаром (Оп), – 1, олигомезотрофные (О-М) – 3, О-М, пройденные пожаром (О-Мп), – 2, эвтрофные (Э) – 2, суходол (С) – 1 пр. пл. Численность выборки в пределах каждой пробной площади составляла от 15 до 280 деревьев. Репрезентативность выборки достигалась методом рандомизации. Возраст древостоев – в пределах 22–367 лет, высота – 3–23 м, полнота – 0,69–0,95, класс бонитета <Vb–IV (табл. 1). Подробная таксационная и типологическая характеристика насаждений приведена в публикациях [Ефремова, Ефремов, 1994; Ефремов и др., 2022].

Керны отбирали осенью буравами длиной от 10 до 80 см с южной стороны базального основания стволов в 35–40 см от поверхности почвы. Ширину годичных колец измеряли стереоскопическим бинокулярным микроскопом на отшлифованных древесных кернах с точностью до 0,01 мм. Она считается вполне достаточной в морфометрии колец древесных видов, в том числе избыточно влажных условий произрастания [Ваганов, Шашкин, 2000]. Чтобы выявить и определить интенсивность и направление ширины годичных колец за базу сравнения приняли начальный уровень временного ряда. Мы назвали его кольцом старта. Вычисление абсолютного прироста в пределах протяженности керна основывалось на сопоставлении каждого последующего уровня с предыдущим. Такие временные ряды называются цепными [Чекотовский, 2002]. Числовую разницу характеризовали так: в случае увеличения – положительный знак, снижения – отрицательный, повторы – дублирование. Эти показатели цепного радиального прироста с точки зрения фитосоциологии целесообразнее трактовать не только как влияние климата и ресурсов внешней среды, но и как самосогласованную совокупность древостоев.

Т а б л и ц а 1

**Таксационные показатели и типы сосняков различных условий произрастания**

| № пробной<br>площади, индекс<br>местообитания | Численность<br>выборки<br>деревьев   | Лимит возраста /<br>среднее, лет | Полнота | Лимит<br>высоты, м | Класс<br>бонитета |
|---|--|----------------------------------|---------|--------------------|-------------------|
| 1 О   | Сосняк сфагново-осоково-чернично-кустарничковый, Киргизное болото – подножие |                                  |         |                    |                   |
|   | 280  | 66–360/224                       | 0,87    | 7–16               | V                 |
| 2 О   | Сосняк сфагново-лишайниково-кустарничковый, Киргизное болото – склон         |                                  |         |                    |                   |
|   | 279  | 100–318/225                      | 0,84    | 8–15               | Va                |
| 3 Оп  | Сосняк сфагново-лишайниково-брусничный, Киргизное болото – вершина           |                                  |         |                    |                   |
|   | 75   | 85–367/168                       | 0,78    | 11–17              | V                 |
| 4 О-М   | Сосняк сфагново-осоково-бруснично-лишайниковый, Кирсановское болото          |                                  |         |                    |                   |
|   | 42   | 56–314/157                       | 0,89    | 5–12               | Vb                |
| 5 О-Мп  | Сосняк сфагново-осоково-чернично-багульниковый, Прогонное болото             |                                  |         |                    |                   |
|   | 187  | 86–309/139                       | 0,83    | 10–17              | V                 |
| 6 О-Мп  | Сосняк сфагново-осоково-хвощево-кустарничковый, Цыганово болото              |                                  |         |                    |                   |
|   | 96   | 68–206/102                       | 0,69    | 11–23              | V                 |
| 7 О-М   | Сосняк сфагново-гипно-бруснично-кустарничковый, Круглое болото               |                                  |         |                    |                   |
|   | 53   | 112–275/187                      | 0,78    | 10–17              | V                 |
| 8 О-М   | Сосняк сфагново-бруснично-кустарничковый, Газопроводное болото               |                                  |         |                    |                   |
|   | 17   | 163–305/239                      | 0,95    | 11–17              | Va                |
| 9 О   | Сосняк сфагново-осоково-морошково-кустарничковый, Озерное болото             |                                  |         |                    |                   |
|   | 198  | 22–160/92                        | 0,65    | 3–8                | <Vb               |
| 10 Э  | Сосняк мшисто-разнотравный, Клюквенное болото                                |                                  |         |                    |                   |
|   | 15   | 109–300/152                      | 0,85    | 12–17              | V                 |
| 11 Э  | Сосняк мшисто-разнотравный, Жуковское болото                                 |                                  |         |                    |                   |
| 12 С  |  |                                  |         |                    |                   |
|   | 120  | 53–257/112                       | 0,87    | 14–21              | V                 |
|   | Сосняк лишайниково-брусничный, суходол                                       |                                  |         |                    |                   |
|   | 120  | 60–130/109                       | 0,94    | 15–23              | IV                |

П р и м е ч а н и е. Типы местообитаний: О – олиготрофный; Оп – олиготрофный, пройденный пожаром; О-М – олигомезотрофный; О-Мп – олигомезотрофный, пройденный пожаром; Э – эвтрофный; С – суходол.

Обследовано 1482 дерева. Подсчитано 244 702 годичных кольца, измерена их линейная ширина, сумма составила 151 788 мм. Аналогичные показатели характеризуют древесные кольца, дифференцированные по знакам линейного прироста.

Анализ данных радиального прироста выполнен с использованием методов многомерного статистического анализа по руководству [Халафян, 2007]. Группировка ширины годичных колец проведена по знакам радиального прироста с помощью кластерного анализа – методом *k*-средних и способом древовидной кластеризации. Применили евклидово расстояние как наиболее прямой путь вычисления расстояний в многомерном пространстве

признаков и метод полной связи, который хорошо работает, когда объекты происходят из реально различных групп. Меру сходства / различия между кластерами оценивали методом дисперсионного анализа по уровню значимости квадратов расстояния Махаланобиса. Наблюдаемые расстояния с целью визуализации итогов объединения воспроизвели в двумерном пространстве (на плоскости) методом многомерного шкалирования, эффективность разбиения объектов характеризовали величиной критерия согласия, стрессом (чем меньше значения стресса, тем лучше матрица исходных расстояний согласуется с матрицей результирующих расстояний). Основная тенденция развития временных рядов радиального

прироста за исследуемый период оценивалась методом наименьших квадратов как некая математическая функция от времени – уравнением тренда. Выбор наиболее значимого уравнения осуществляли с помощью индекса детерминации  $R^2$ ,  $F$ -критерия и  $p$ -уровня значимости [Чекотовский, 2002].

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Эвтрофный тип произрастания формируется в условиях грунтового питания преимущественно жесткими гидрокарбонатно-кальциевыми водами (пробная площадь 10 Э, 11 Э). Эвтрофные торфяные почвы характеризуются наиболее высоким потенциальным плодородием. Отличаются повышенной зольностью (14,8–29,5 %), плотностью сложения (0,10–0,17 г/см<sup>3</sup>), слабокислой реакцией среды ( $pH_{H_2O}$  5,4–6,7). Содержание азота и элементов минерального питания составляет, %: N – 1,92–3,45,  $P_2O_5$  – 0,30–3,34, CaO – 1,4–4,35,  $Fe_2O_3$  – 2,50–19,11,  $K_2O$  – 0,06–0,14.

Мезотрофный и олигомезотрофный типы местообитания атмосферно-грунтового питания формируются при участии мягких гидрокарбонатно-кальциевых вод (пр. пл. 4 О-М, 7 О-М, 8 О-М). Почвы характеризуются нормальной зольностью (3,3–12,4 %), кислой реакцией среды (3,7–4,8), низкой объемной массой (0,05–0,08 г/см<sup>3</sup>). Содержание азота и зольных элементов составляет, %: N – 0,81–1,72,  $P_2O_5$  – 0,10–0,35, CaO – 0,40–0,61,  $Fe_2O_3$  – 0,23–0,83,  $K_2O$  – 0,04–0,20.

Олиготрофные местообитания атмосферного питания (пр. пл. 1 О, 2 О, 9 О) наименее плодородны. Отличаются низкой зольностью (1,6–7,5 %), кислой реакцией среды ( $pH$  3,4–4,1), малой объемной массой (0,03–0,08 г/см<sup>3</sup>). Содержание азота и минеральных компонентов варьирует в пределах, %: N – 0,51–1,02,  $P_2O_5$  – 0,06–0,17, CaO – 0,25–0,48,  $Fe_2O_3$  – 0,09–0,66,  $K_2O$  – 0,02–0,22.

Контраст в содержании биогенных элементов и железа значительно возрастает при расчете запасов в слое 0–30 см (современная торфяная почва). Так, в олиготрофных, мезотрофных и эвтрофных почвах содержится соответственно, кг/га:  $Fe_2O_3$  – 265–701, 649–1504 и 13273–51111, N – 748–1377, 2098–3167 и 7585–11034,  $P_2O_5$  – 118–191, 255–711 и 2337–7108,  $K_2O$  – 98–196, 145–283 и 257–428.

Почвы эвтрофного типа характеризуются сравнительно высокой степенью гумификации органического вещества (сумма гуминовых и фульвокислот) – 36–54 %, и обогащенностью азотом, отношение C : N – 14–22. Отличаются относительно высокими запасами гумуса в слое 0–20 см – 67–110 т/га, преимущественно гуматного типа, отношение  $C_{гк} : C_{фк} \geq 1,5–2,0$ .

Степень гумификации мезотрофных почв составляет 26–42 %, отношение C : N – 30–50, запасы гумуса 28–58 т/га фульватно-гуматного и гуматно-фульватного типов –  $C_{гк} : C_{фк} 0,8–1,5$ .

Почвы олиготрофного типа отличаются слабой степенью гумификации – 16–33 %, низкой обогащенностью органического вещества азотом – C : N 55–115, очень малыми запасами гумуса – 9–22 т/га, преимущественно фульватного типа –  $C_{гк} : C_{фк} \leq 0,5$ .

Своеобразный тип местопроизрастания формируется под воздействием пожаров в болотных лесах преимущественного олиготрофного и олигомезотрофного ряда развития (пр. пл. 3 Оп, 5 О-Мп, 6 О-Мп). Возгорание происходит, когда атмосферные осадки составляют 60–80 % средних многолетних данных за пожарный сезон и при стоянии уровня болотных вод ниже 50 см [Гундар, 1978]. Пласты торфа в зависимости от интенсивности и типа пожара выделяются рядом морфологических признаков: сажистой примазкой, тонкой прослойкой (0,5–1,0 см) мелких углистых частиц, включением обильных древесных углей, серовато-сизыми скоплениями золы, оформленными структурными агрегатами, и высокой, подобно глине, пластичностью торфа. Более подробное описание приведено в работах [Ефремова, Ефремов, 1994, 2006]. Количество зольных веществ, высвобождающихся под воздействием огня, тесно связано с его интенсивностью. В горизонтах интенсивного прогорания зольность повышается до 5–13 %. В зонах тления она не изменяется и соответствует зольности торфов (2–4 %) естественного хода накопления. Наиболее полное изменение трофности субстрата проявляется в запасах азота и минеральных компонентов вследствие значительного уплотнения торфа за счет возросшей в 1,5–2 раза и более объемной массы. В пирогенных пластах запасы азота возрастают в 2,7–7,5 раза, фосфо-



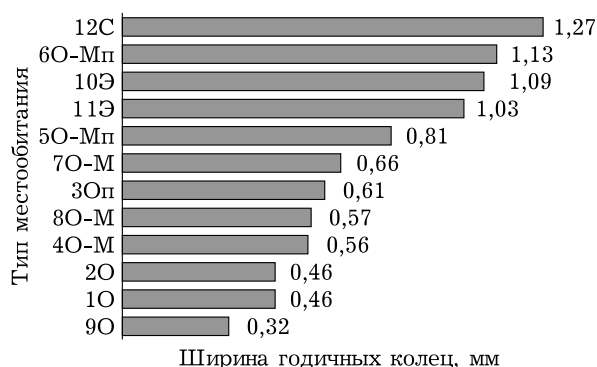


Рис. 1. Средняя ширина годовых колец сосняков различных местообитаний за период жизни насаждений. О – олиготрофный тип; Оп – олиготрофный, пройденный пожаром; О-М – олигомезотрофный; О-Мп – олигомезотрофный, пройденный пожаром; Э – эвтрофный; С – суходол

ра – 1,7–3,7, калия – 1,7, железа – 2,7, кальция – 1,7–3,5, зольных веществ – в 1,8–2,8 раза по сравнению с естественной залежью. Влияние огня по типу тления торфяного субстрата активно способствует процессам гумификации. В результате запасы гумуса в слое 0–20 см пирогенных горизонтов увеличиваются в 3–5 раз – с 11,2–27,0 до 52,8–116,6 т/га в олиготрофных торфах и до 85,5–150,9 т/га в верхово-переходных.

В автоморфных условиях под лишайниковыми и зеленомошно-лишайниковыми сосняками (пр. пл. 12 С) формируются песчаные и супесчаные подзолистые почвы. Они характеризуются низким содержанием общего азота (0,02–0,15 %) и углерода (0,41–2,41 %), подвижного фосфора и калия (20–42,5 и 33–40 мг/кг почвы соответственно) [Кахаткина и др., 1975]. Величина рН солевой вытяжки колеблется

в пределах 4,3–4,6, степень насыщенности основаниями – 68–75 %. Содержание гумуса составляет 0,35–2,63 %. Тип гумуса преимущественно фульватный –  $C_{\text{тк}} : C_{\text{фк}}$  0,37–0,78. Подзолистые песчаные и супесчаные почвы, обладая рядом неблагоприятных агрохимических показателей, не лишены и некоторых положительных свойств. Они отличаются малой влагоемкостью и большой водопроницаемостью, не подвержены переувлажнению и заболачиванию, обладают благоприятными тепловыми свойствами и хорошей аэрацией.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Средняя величина радиального прироста в сосняках за период жизни насаждения (частное суммы ширины и количества годовых колец), заметно варьируя в диапазоне 0,32–1,27 мм, проявляет тенденцию к постепенному возрастанию от бедных условий произрастания к богатым и далее суходолам (рис. 1). Соответствующие результаты по циклическим колебаниям ширины годовых колец приведены в табл. 2. Близкие по знакам радиального прироста сосняки объединяли в группы способом древовидной кластеризации, алгоритм которой использует некоторую меру сходства или расстояние между объектами. Чем меньше расстояние между объектами, тем они более схожи. Вертикальная древовидная диаграмма представлена четырьмя организованными кластерами (рис. 2, а). Для большей достоверности итогов применили метод *k*-средних, в котором, согласно алгоритму объединения, предварительно задали четыре класса. Принадлежность объектов к выделенным кластерам подтвердилась. Группировка методом *k*-средних осуществ-

Т а б л и ц а 2

Ширина годовых колец по знакам прироста в выборочной совокупности сосняков различных местообитаний

| № пр. пл.,<br>индекс<br>местообитания | Ширина годовых колец, мм |          |              | № пр. пл.,<br>индекс<br>местообитания | Ширина годовых колец, мм |          |              |
|---------------------------------------|--------------------------|----------|--------------|---------------------------------------|--------------------------|----------|--------------|
|                                       | Увеличение               | Снижение | Дублирование |                                       | Увеличение               | Снижение | Дублирование |
| 1 О                                   | 0,54                     | 0,42     | 0,25         | 7 О-М                                 | 0,77                     | 0,61     | 0,52         |
| 2 О                                   | 0,57                     | 0,44     | 0,30         | 8 О-М                                 | 0,67                     | 0,52     | 0,46         |
| 3 Оп                                  | 0,73                     | 0,58     | 0,41         | 9 О                                   | 0,42                     | 0,30     | 0,24         |
| 4 О-М                                 | 0,69                     | 0,53     | 0,36         | 10 Э                                  | 1,24                     | 1,09     | 0,74         |
| 5 О-Мп                                | 0,95                     | 0,76     | 0,55         | 11 Э                                  | 1,16                     | 0,94     | 0,50         |
| 6 О-Мп                                | 1,32                     | 1,02     | 0,74         | 12 С                                  | 1,41                     | 1,19     | 0,68         |

П р и м е ч а н и е. Услов. обозн. индексов местообитания см. табл. 1; пр. пл. – пробная площадь.

влялась в следующей последовательности. Кластер I – эвтрофное болото и олигомезотрофное со следами пожара на глубине 25–40 см, обозначили как эвтрофный класс. Кластер II – болота в основном олигомезотрофного ряда развития. Кластер III – олиготрофные болота. Кластер IV – суходол, эвтрофное болото с сетью естественных дренажных ручьев и олигомезотрофное с пожарной прослойкой в горизонте 5–10 см – зоны концентрации сосущих корней [Ефремов, Ефремова, 1973]. При даль-

нейшем обсуждении фигурирует как суходол – объект сравнения. По уровню трофности местообитаний болотных сосняков кластеры I и IV характеризуют достаточно высокий лесорастительный потенциал, кластер II – низкий, кластер III – очень низкий.

Высокозначимые уровни квадратов расстояния Махаланобиса доказывают достоверность межгрупповых различий (табл. 3). Итоговый результат корректно классифицированных объектов составляет 100 %. Наиболее сходны

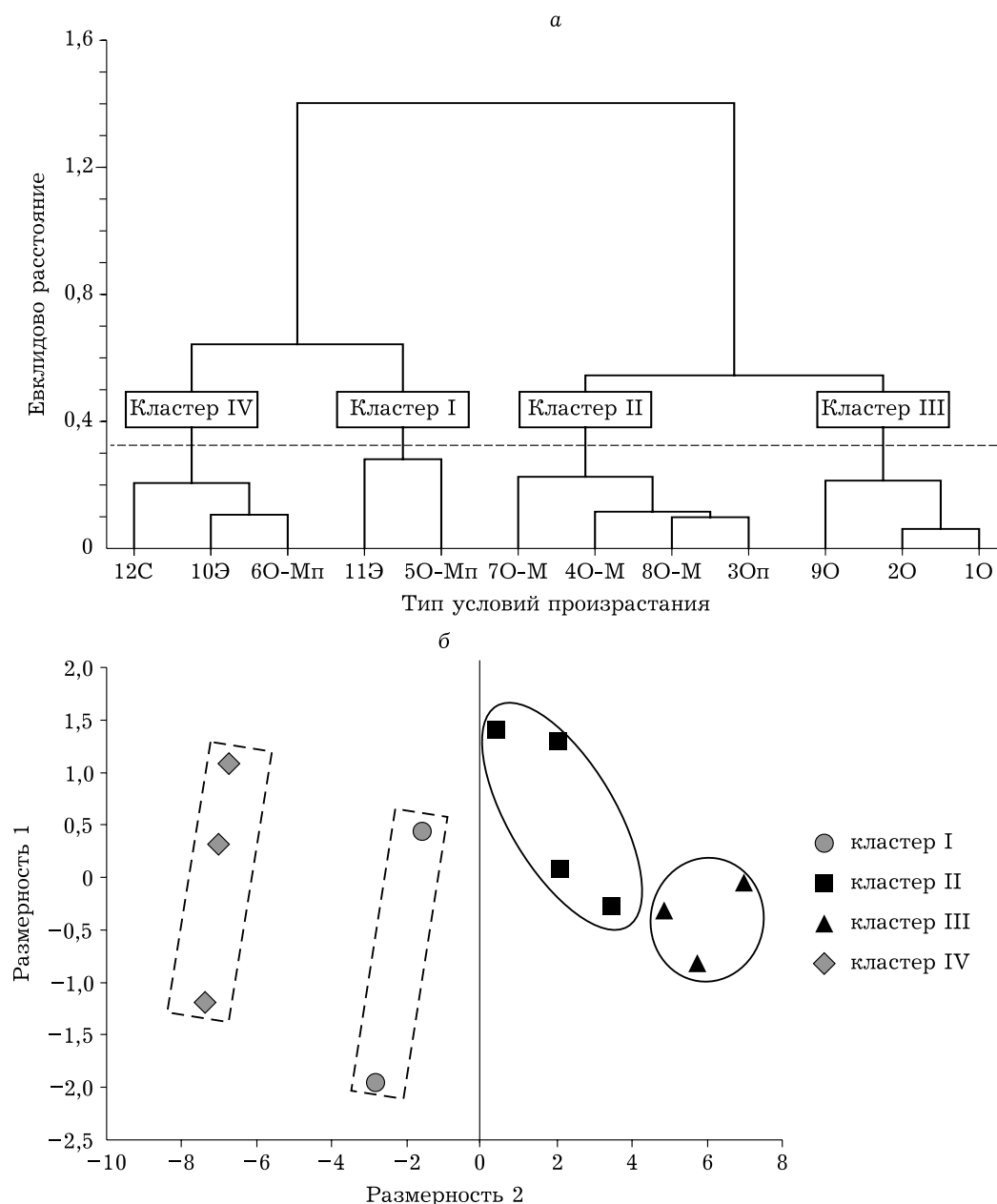


Рис. 2. Группировка сосновых древостоев по знакам показателей радиального прироста (а) и размещение кластеров на плоскости в многомерном пространстве признаков (б). Усл. обозн. см. на рис. 1

## Оценка межгрупповой дисперсии кластеров сосновых древостоев по знакам радиального прироста

| Индекс кластера | Квадраты расстояний Махаланобиса, $p$ -уровни значимости |        |        |     | Матрица классификации |                 |    |     |    |
|-----------------|--|--------|--------|-----|-----------------------|-----------------|----|-----|----|
|                 | I  | II     | III    | IV  | % попадания           | Число попаданий |    |     |    |
|                 |  |        |        |     |                       | I               | II | III | IV |
| I               | –  | 19     | 65     | 24  | 100                   | 2               | 0  | 0   | 0  |
| II              | 0,026  | –      | 16     | 82  | 100                   | 0               | 4  | 0   | 0  |
| III             | 0,002  | 0,023  | –      | 166 | 100                   | 0               | 0  | 3   | 0  |
| IV              | 0,020  | <0,001 | <0,001 | –   | 100                   | 0               | 0  | 0   | 3  |
|                 |  |        |        |     | Итоги классификации:  |                 |    |     |    |
|                 |  |        |        |     | 100                   | 2               | 4  | 3   | 3  |

П р и м е ч а н и е. Квадраты расстояний Махаланобиса – над чертой,  $p$ -уровни значимости различий – под чертой. Кластеры: I – эвтрофный, II – олигомезотрофный, III – олиготрофный, IV – суходол.

между собой кластеры, группирующие обедненные экотипы II и III (16 условных единиц), а различаются III и IV (166) – крайне бедные и суходол. Наблюдаемые квадраты расстояния Махаланобиса с целью визуализации воспроизвели в двумерном пространстве (рис. 2, б). Полученная конфигурация точек и величина стресса 0,000021 указывают на высокий уровень классификации и четко дифференцируют сосняки по лесорастительному потенциалу: наиболее продуктивные (кластеры I и IV) в левой области диаграммы, низко продуктивные (II и III) – в правой.

Статистические показатели радиального прироста кластеров сосновых древостоев приведены в табл. 4. В изучаемой выборке коэффициенты вариации характеризуют преимущественно низкую изменчивость во всех вариантах радиального прироста и только в олиготрофных местообитаниях составляют среднюю величину. Средняя линейная ширина годовых колец в кластерах болотных сосняков определяется лесорастительным потенциалом. Радиальный прирост в эвтрофных местообитаниях составляет в среднем 0,81 мм, в олигомезотрофных – ниже на 27 %, в олиготрофных – 52 %. Суходол (в составе кластера IV) отличается максимальной шириной годового кольца – 1,05 мм. Относительно данной величины средний радиальный прирост эвтрофных местообитаний болотных сосняков ниже на 23 %, олигомезотрофных – на 46 %, олиготрофных – на 63 %.

Абсолютные показатели ширины годовых колец по знакам прироста соотносятся

так: повышение > снижение > дублирование. Различаясь величиной в зависимости от условий произрастания, они характеризуются в среднем примерно одинаковыми темпами снижения показателей относительно друг друга. В условиях суходола показатели повышения, снижения и дублирования радиального прироста составляет соответственно 1,32, 1,10 и 0,72 мм. По сравнению с эвтрофными сосняками это выше в 1,2–1,4 раза, олигомезотрофными – 1,6–2 и олиготрофными – в 2,3–2,8 раза.

Относительные частоты встречаемости годовых колец по знакам линейной ширины в кластерах сосновых насаждений представлены на рис. 3. Ситуация увеличения (снижения) последующего радиального прироста относительно предыдущего повторяется практически в равных долях: 45–48 % – в кластерах эвтрофных и суходольных сосняков, 40–41 % – олигомезотрофных и олиготрофных. Равновозможная встречаемость знаков ширины годовых колец позволяет причислить данное обстоятельство образа действия к одному из механизмов формирования социальной структуры лесного сообщества на основе благоприятствования одних деревьев другим в интересах целого. В. Н. Сукачев утверждал, что общая тенденция в растительном сообществе – осуществлять борьбу за взаимность и устойчивость, а борьба за существование направлена на снижение меры угнетения [Сукачев, 1975]. По его мнению, в лесных насаждениях борьба за существование уменьшает свою интенсивность в неблагоприятных условиях: чем тяже-



**Статистическая оценка ширины годовичных колец в кластерах сосновых древостоев в целом (пул)  
и по знакам радиального прироста, мм**

| Ширина колец                  | Статистический показатель |         |           |                         |
|-------------------------------|---------------------------|---------|-----------|-------------------------|
|                               | Среднее $\pm$ ошибка      | Медиана | Лимит     | Коэффициент вариации, % |
| Суходол – кластер IV          |                           |         |           |                         |
| Пул                           | 1,05 $\pm$ 0,02           | 1,03    | 1,02–1,09 | 4                       |
| Увеличение                    | 1,32 $\pm$ 0,05           | 1,32    | 1,24–1,41 | 6                       |
| Снижение                      | 1,10 $\pm$ 0,05           | 1,09    | 1,02–1,19 | 8                       |
| Дублирование                  | 0,72 $\pm$ 0,02           | 0,74    | 0,68–0,74 | 5                       |
| Эвтрофный – кластер I         |                           |         |           |                         |
| Пул                           | 0,81 $\pm$ 0,03           | 0,81    | 0,75–0,87 | 7                       |
| Увеличение                    | 1,06 $\pm$ 0,06           | 1,06    | 0,95–1,16 | 10                      |
| Снижение                      | 0,85 $\pm$ 0,05           | 0,85    | 0,76–0,94 | 11                      |
| Дублирование                  | 0,53 $\pm$ 0,01           | 0,53    | 0,50–0,55 | 5                       |
| Олигомезотрофный – кластер II |                           |         |           |                         |
| Пул                           | 0,57 $\pm$ 0,03           | 0,56    | 0,51–0,63 | 9                       |
| Увеличение                    | 0,71 $\pm$ 0,03           | 0,70    | 0,66–0,77 | 7                       |
| Снижение                      | 0,56 $\pm$ 0,02           | 0,55    | 0,51–0,61 | 9                       |
| Дублирование                  | 0,44 $\pm$ 0,04           | 0,44    | 0,35–0,52 | 17                      |
| Олиготрофный – кластер III    |                           |         |           |                         |
| Пул                           | 0,39 $\pm$ 0,03           | 0,40    | 0,32–0,44 | 16                      |
| Увеличение                    | 0,51 $\pm$ 0,05           | 0,54    | 0,42–0,57 | 16                      |
| Снижение                      | 0,39 $\pm$ 0,04           | 0,42    | 0,30–0,44 | 20                      |
| Дублирование                  | 0,26 $\pm$ 0,02           | 0,25    | 0,24–0,30 | 12                      |

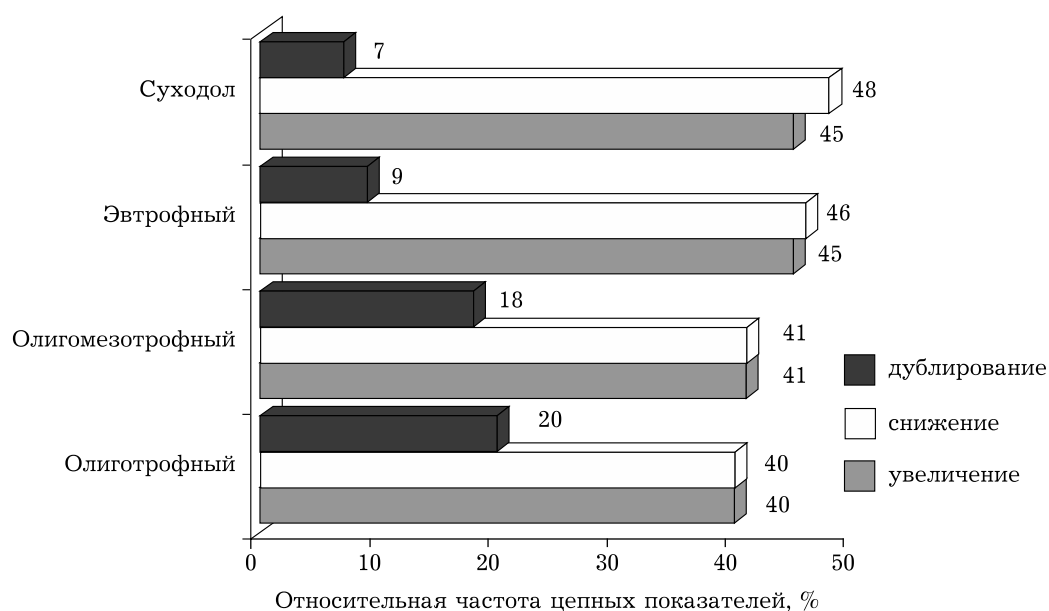


Рис. 3. Распределение относительного количества частот (повторяемость) цепных показателей радиального прироста в вариационных рядах кластеров сосновых древостоев

лее растениям, тем меньше они конкурируют друг с другом. В наших исследованиях яркое подтверждение данному тезису – относительные частоты радиального прироста дублирующих вариантов. В бедных олиготрофных и олигомезотрофных местообитаниях сосняков они составляют 18–20 %, что в 2–3 раза выше, чем в богатых – эвтрофных и суходольных.

Дальнейший анализ радиального прироста выполнен на примере объектов (пр. пл.), приближенных в большей мере к центру тяжести соответствующих классов как наиболее отчетливое выражение группы, начальные центры тяжести задаются методом  $k$ -средних при запуске программы [Боровиков, 1998]. Эвтрофный кластер сосняков представлен Жуковским болотом (выборка 120 деревьев), олигомезотрофный – Газопроводным (17),

олиготрофный – склоном Киргизного болота (279). Кластер IV – суходольный сосняк как объект сравнения (120 деревьев).

Для характеристики закономерностей варьирования радиального прироста построили гистограмму по ранжированным в возрастающем порядке значениям (интервал 0,09 мм). Она показывает, каким образом числовые значения связаны с их повторяемостью – частотами в статистической совокупности. Графически предстает хорошо обозримое асимметричное правостороннее (положительное) варьирование ширины годичных колец, хотя и несколько своеобразное в сосняках различных условий произрастания. В благоприятных условиях произрастания кривые распределения радиального прироста можно охарактеризовать как крутовершинные (рис. 4, а, б).

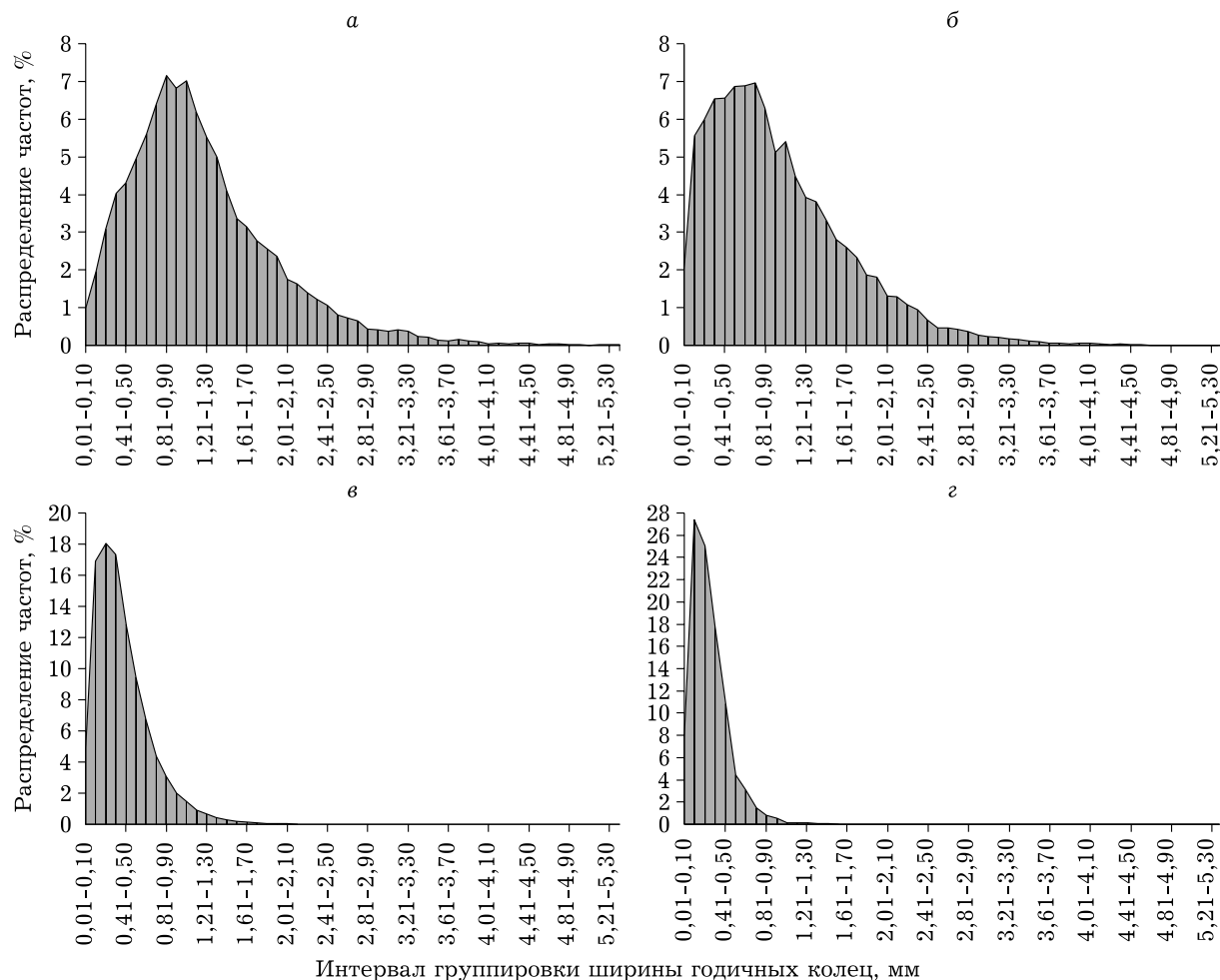


Рис. 4. Гистограммы распределения частот интервальной группировки радиального прироста в кластерах сосняков различных условий произрастания. а – суходол; б – эвтрофный; в – олигомезотрофный; г – олиготрофный

В эвтрофных сосняках 34 % частот сосредоточено в наиболее широком интервале классов 0,71–1,20 мм, в суходольных – 40 % в сериях 0,21–0,80 мм. В олигомезотрофных и олиготрофных ярко выражены островершинные ряды распределения: 52 % частот накапливаются в узкой серии вариационных рядов 0,11–0,40 и 0,11–30 мм соответственно (рис. 4, в, г).

Важной задачей в анализе временных рядов является установление закономерностей изменения и определение основной тенденции развития (тренда) изучаемого явления за исследуемый период [Чекотовский, 2002]. Графическое построение временных рядов радиального прироста визуально затрудняет такую оценку вследствие выраженных колебаний за исследуемый период. Построили уравнения тренда как некую математическую функцию от времени. Установлено, что связь ширины годичных колец и возраста древостоев аппроксимируется параболическими трендами с высоким уровнем значимости, поэтому приняты в качестве количественных моделей. Парабола второго порядка  $y = a + b_1t + b_2t^2$  имеет максимум, когда  $b_1 > 0$  и  $b_2 < 0$ , или минимум, если  $b_1 < 0$  и  $b_2 > 0$ . Экстремумы (точки перегиба) характеризуют процесс, развитие которого достигает в определенный период времени своего предела, а затем уменьшается (повышается). Факторный признак (время), при котором результативный будет иметь минимум или максимум, определяли по формуле  $b_1/(2 \cdot b_2)$ . В зависимости от знаков параметров  $b_1$  и  $b_2$  проявляются различные типы динамики, т. е. ускоренное или замедленное изменение уровней временного ряда [Чекотовский, 2002]. Если знак  $b_1$  и  $b_2$  положительный – выровненные ряды временного ряда увеличиваются с ускорением. Если знак параметра  $b_1$  положительный, а параметр  $b_2$  отрицательный, тогда выровненные уровни временного ряда увеличиваются с замедлением.

В олиготрофных, олигомезотрофных сосняках и суходолах знаки и коэффициенты параболических трендов отображают увеличивающиеся с замедлением выровненные (теоретические) уровни временных рядов. В сосняке олиготрофного ряда развития возрастом насаждения объясняется 88 % разброса ширины годичных колец относительно среднего (рис. 5, а). Коэффициенты параболиче-

ского тренда постулируют: за исследуемый период 1832–1990 гг. линейный радиальный прирост ежегодно повышался в среднем на 0,80 мм с ежегодным средним замедлением на 0,004 мм (2·0,002). Факторный признак (время), при котором повышение достигнет своего предела с последующим замедлением (точка перегиба), составляет 190 лет.

В олигомезотрофных местообитаниях возрастом древостоев обусловлено 83 % изменений радиального прироста (рис. 5, б). Параметры параболического тренда показывают: за период 1632–1990 гг. ширина годичных колец в среднем ежегодно повышалась на 0,95 мм с последующим ежегодным средним замедлением на 0,003 мм. Точка перегиба – 340 лет.

В суходольных сосняках на песчаных подзолах радиальный прирост в течение 1864–1992 г. на 54 % обусловлен возрастом насаждения. Ширина годичных колец в среднем ежегодно повышался на 4,27 мм с последующим ежегодным средним замедлением на 0,069 мм, точка перегиба – 62 года (рис. 5, в). Т. е. падение со временем показателей радиального прироста в бедных местообитаниях болотных сосняков протекала в 3–5 раз медленнее, чем в автоморфных условиях. Этот факт также можно трактовать в свете фито-социальной парадигмы. Чем труднее условия произрастания, тем больше возрастает полезная взаимозависимость деревьев и тем меньше они конкурируют друг с другом.

В эвтрофных сосняках за период 1738–1993 гг. основная тенденция развития уровня временного ряда на 70 % определяется возрастом древостоев в равной мере параболическим и линейным трендами (рис. 5, г). Несмотря на высокую значимость регрессии, коэффициенты параболы  $a$  и  $b_1$  оказались незначимыми. Согласно достоверным коэффициентам линейной функции увеличение возраста эвтрофных сосняков на 1 год связана с повышением их радиального прироста в среднем на 0,715 мм.

## ВЫВОДЫ

1. Методами многомерного статистического анализа (кластерный и дискриминантный), используя показатели ширины годичных колец по знакам прироста (повышение, снижение или дублирование последующего относительно предыдущего), статистически достоверно выделено четыре кластера сосно-

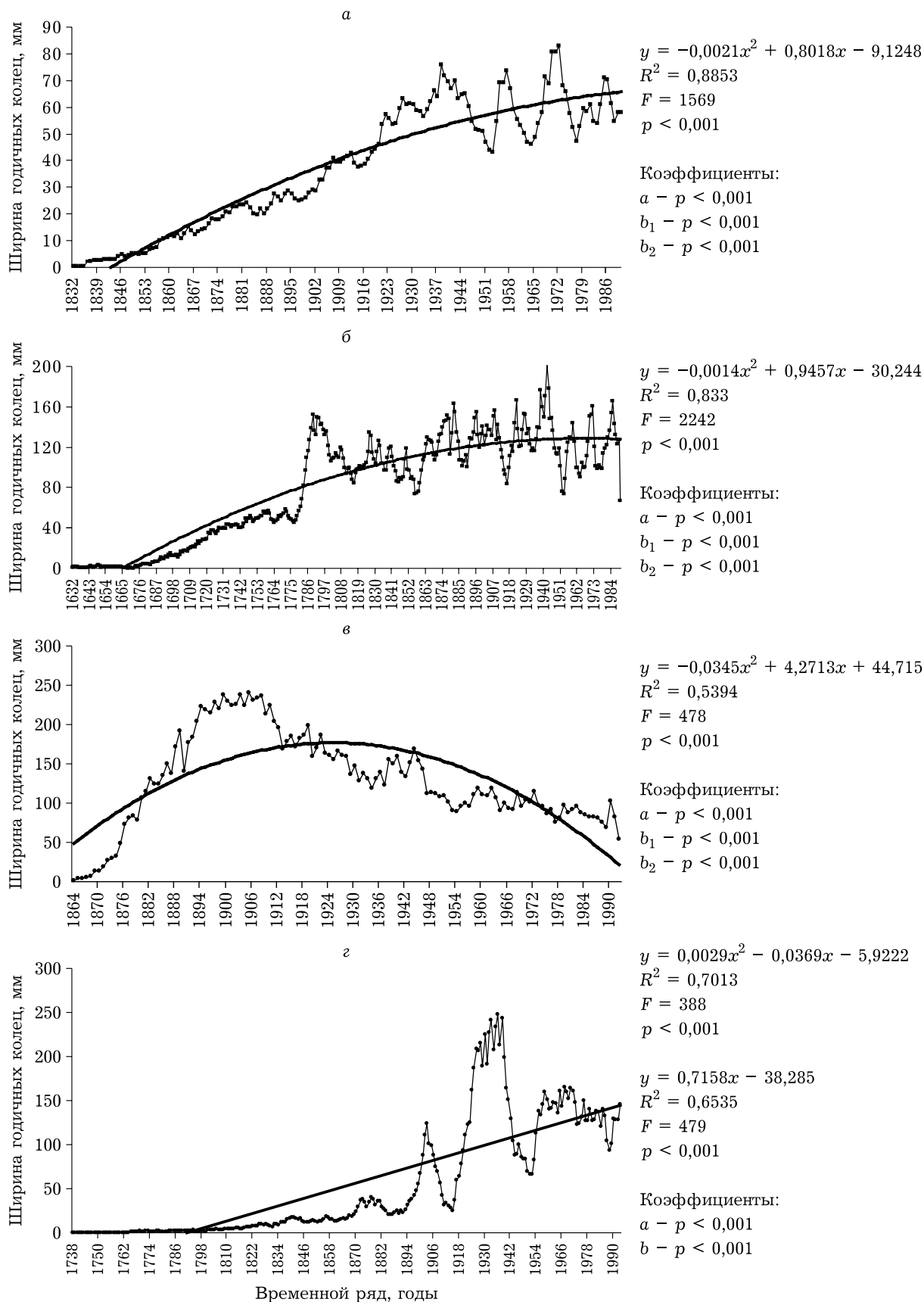


Рис. 5. Параболические тренды развития уровней временного ряда радиального прироста в сосновых древостоях. а – олиготрофные; б – олигомезотрофные; в – суходол; г – эвтрофные

вых насаждений: суходольные, эвтрофные, олигомезотрофные и олиготрофные. Средняя ширина годичных колец за период жизни сосновых насаждений составила на песчаных подзолах 1,05 мм. В болотных сосняках эвтрофный ряд развития – 0,81 мм, олигомезотрофный – 0,57 (ниже на 30 %), олиготрофный – 0,39 мм (52 %).

2. Связь абсолютной ширины годичных колец с возрастом древостоев аппроксимировалась высокосignификантными параболическими трендами: в болотных сосняках – на 70–80 %, суходольных – на 54 %. Знаки и коэффициенты параболических трендов показывают, что ширина древесных колец в сосняках на песчаных подзолах в среднем ежегодно повышалась на 4,27 мм с ежегодным средним замедлением на 0,068 мм, в болотных сосняках олигомезотрофных местообитаний – на 0,95 и 0,002, в олиготрофных – на 0,80 и 0,004 мм соответственно. В эвтрофных сосняках, согласно линейному тренду, повышение возраста на 1 год связано с увеличением ширины годичных колец в среднем на 0,715 мм.

3. Относительные частоты встречаемости по знакам линейной ширины годичных колец (повышение, снижение) в кластерах эвтрофных и суходольных сосняков составляют 45–48 %, олигомезотрофных и олиготрофных – 40–41 %. Частоты дублирующих вариантов в количестве 7–9 % в эвтрофных и суходольных сосняках возрастают до 18–20 % в олиготрофных и олигомезотрофных. Эти равно-возможные показатели повышения (снижения) ширины годичных колец и дифференциация дублирующих эпизодов в неблагоприятных условиях произрастания отражают умение совместно поддерживать целостность лесного сообщества. Выявленное многообразие откликов радиального прироста соотнобразуется с пониманием фитосоциальной природы леса.

#### Вклад авторов

Ефремов С. П. – выбор объектов исследования, отбор древесных кернов, их обработка, учет древесных колец, интерпретация материала; Ефремова Т. Т. – интерпретация материалов исследования, подготовка статьи к публикации; Пименов А. В. – статистический анализ радиального прироста; Седельников М. В. – интерпретация радиального прироста с позиций фитосоциологии.

#### Финансирование

Работа выполнена в рамках базового проекта Института леса им. В. Н. Сукачева СО РАН “Биоразнообразие лесов Сибири: эколого-динамический, генетико-селекционный, физико-химический и ресурсно-технологический аспекты”, № FWES-2024-0028.

#### Соблюдение этических стандартов

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных.

#### Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Бабушкина Е. А., Кнорре А. А., Ваганов Е. А., Брюханова М. В. Трансформация климатического отклика в радиальном приросте деревьев микрoэкологическими условиями их произрастания // География и природ. ресурсы. 2011. № 1. С. 159–166.
- Боровиков В. П. Популярное введение в программу STATISTICA. М.: КомпьютерПресс, 1998. 267 с.
- Ваганов Е. А., Качаев А. В. Дендроклиматический анализ роста сосны в лесоболотных фитоценозах Томской области // Лесоведение. 1992. № 6. С. 3–10.
- Ваганов Е. А., Шашкин В. А. Рост и структура годичных колец хвойных. Новосибирск: Наука, 2000. 232 с.
- Гундар С. В. Почвенные пожары в бассейне Нижнего Амура, их профилактика и тушение: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Красноярск, 1978. 24 с.
- Ефремов С. П., Ефремова Т. Т. Влияние осушения на загрузженность торфяной почвы корнями древесных и травянистых растений // Комплексная оценка болот и заболоченных лесов в связи с их мелиорацией. Новосибирск: Наука. Сиб. отд.-ние, 1973. С. 113–127.
- Ефремов С. П., Ефремова Т. Т., Пименов А. В., Седельникова Т. С. Фитоценотическая и таксационная индикация болотных сосняков междуречья Оби и Томи // Сиб. лесн. журн. 2022. № 5. С. 3–21. doi: 10.15372/SJFS20220501
- Ефремова Т. Т., Ефремов С. П. Торфяные пожары как экологический фактор развития лесоболотных экосистем // Экология. 1994. № 5. С. 27–34.
- Ефремова Т. Т., Ефремов С. П. Пирогенная трансформация органического вещества почв лесных болот // Почвоведение. 2006. № 12. С. 1441–1450. [Efremova T. T., Efremov S. P. Pyrogenic transformation of organic matter in soils of forest bogs // Eur. Soil Sci. 2006. Vol. 39, N 1. P. 1297–1305. doi: 10.1134/S1064229306120039.]
- Зиммель Г. Рама картины. Эстетический опыт // Социология вещей. М.: Территория будущего, 2006. С. 48–53.
- Кахаткина М. И., Непряхин Е. М., Чистякова А. Я. Дерново-подзолистые и подзолистые почвы легкого механического состава юга Томской области / Вопросы почвоведения Сибири. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1975. С. 51–58.
- Линник Ю. В. Русская фитосоциология // Эко-Потенциал. 2013. № 3–4. С. 54–94.
- Маслаков Е. Л., Кузнецов А. Н., Шестакова Т. А. О генезисе и динамики социальной структуры древостоев



- (на примере культуры ели) // Лесн. журн. 1999. № 4. С. 7–17.
- Махныкина А. В., Верховец С. В., Кошурникова Н. Н. Воздействие нарушающих факторов различного происхождения на радиальный прирост в сосновых насаждениях Центральной Сибири // Изв. РАН. Сер. биол. 2017. № 4. С. 476–482. doi: 10.7868/S0002332917040075 [Makhnykina A. V., Verkhovets S. V., Koshurnikova N. N. The effect of various disturbing factors on the radial increment in pine forests of Central Siberia // Biol. Bull. 2017. Vol. 44, N 4. P. 470–476. doi: 10.1134/S1062359017040070.]
- Морозов Г. Ф. Учение о лесе. М.–Л.: Гослесбумиздат, 1949. 456 с.
- Семечкин И. В. Социум леса / отв. ред. В. А. Соколов. Германия. Саарбрюкен: Междунар. изд. дом, 2020. 294 с.
- Сукачев В. Н. Избр. тр. Т. III. Проблемы фитоценологии. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1975. 543 с.
- Суховольский В. Г. Экономика живого. Оптимизационный подход к описанию процессов в экологических сообществах и системах. Новосибирск: Наука, 2004. 140 с.
- Фонти М. В., Прокушкин А. С. Климатически обусловленная изменчивость радиального прироста березы пушистой в криолитозоне Средней Сибири // Лесоведение. 2021. № 5. С. 460–472. doi: 10/31857/S0024114821050041
- Халафян А. А. STATISTICA 6. Статистический анализ данных: учебник, 3-е изд. М.: ООО “Бином-Пресс”, 2007. 515 с.
- Чекотовский Э. В. Графический анализ статистических данных в Microsoft Excel 2000. М.: ИД “Вильямс”, 2002. 464 с.
- Шмерлина И. А. Казус русской фитосоциологии // Социол. исследования. 2019. № 10. С. 157–166. doi: 10.31857/S013216250007109-2
- Bigler Ch., Gričar J., Bugmanna H., Čufar K. Growth patterns as indicators of impending tree death in silver fir // Forest Ecol. & Management. 2003. Vol. 199, Is. 2–3(11). P. 183–190.
- Das A. The effect of size and competition on tree growth rate in old-growth coniferous forests // Can. J. Forest Res. 2012. Vol. 12 (11). P. 1983–1995.
- Kirdyanov A. V., Prokushkin A. S., Tabakova M. A. Tree-ring growth of Gmelin larch under contrasting local conditions in the north of Central Siberia // Dendrochronologia. 2013. Vol. 31. P. 114–119.
- Pärn H. Radial growth of conifers in regions of different cement dust loads // Proc. Estonian Acad. Sci. Biol., Ecol. 2006. Vol. 55 (2). P. 108–122.

## Effects of radial growth of swamp pine forests from the perspective of the phytosocial paradigm

S. P. EFREMOV<sup>1</sup>, T. T. EFREMOVA<sup>1</sup>, A. V. PIMENOV<sup>1</sup>, M. V. SEDEL'NIKOV<sup>2</sup>

<sup>1</sup>*Sukachev Institute of Forest, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences  
50/28, Akademgorodok, Krasnoyarsk, 660036, Russia  
E-mail: efr2@ksc.krasn.ru, pimenov@ksc.krasn.ru*

<sup>2</sup>*Siberian Federal University, Humanitarian Institute  
82A, Svobodny ave., Krasnoyarsk, 660041, Russia  
E-mail: MSedelnikov@sfu-kras.ru*

Regularities of radial growth of pine (*Pinus sylvestris* L.) were studied within the southern taiga subzone of Western Siberia. The objects of the study were pine forests: uplands on sandy podzols and swamps under different conditions of water-mineral nutrition and pyrogenic influence. Using the methods of multivariate statistical analysis (cluster and discriminant analysis) based on the data of cyclic fluctuations in radial growth (increase, decrease or duplication of the subsequent one relative to the previous one), 4 clusters were identified. Swamp pine forests – eutrophic, oligo-mesotrophic, oligotrophic and upland pine forest. The final result of correctly classified objects is 100 %. The average width of growth rings in dry land conditions is 1.05 mm. In eutrophic swamp pine forests – 0.81 mm, oligo-mesotrophic – 0.57, oligotrophic – 0.39 mm. The main trend in the change in the width of tree rings over time (trend) is determined by a second-order parabola ( $p$ -level < 0.001). The signs and highly significant coefficients of the regression equations are postulated. In oligotrophic pine forests, the width of the rings increased annually on average by 0.80 mm with an annual average slowdown of 0.004 mm – an extreme of 190 years (inflection point). In oligo-mesotrophic ones – at 0.95 and 0.002 mm – the extremum is 340 years, in upland ones – at 4.27 and 0.068 mm – the extremum is 62 years. In eutrophic pine forests, according to the linear trend, the increase in the width of annual rings for 1 year averaged 0.715 mm. The relative frequencies of cyclic fluctuations in the increase and decrease of tree rings are characterized by equivalent ratios of their occurrence: 45–48 % in eutrophic and upland pine forests, 40–41 % in oligo-mesotrophic and oligotrophic ones. These equally possible episodes of recurrence can be considered one of the mechanisms for the formation of society through the probabilistic good neighborly relationships of trees in the interests of the whole. The frequency of occurrence of duplicate variants in eutrophic and upland pine forests is 7–9 %, increasing to 18–20 % in oligotrophic and oligo-mesotrophic ones: the more severe the conditions, the higher the concordant onset.

**Key words:** habitat clusters, tree-ring width, chain radial growth, trend equations, russian phytosociology.