

Научная статья

УДК 630.181

EDN MQXAHE

DOI 10.24419/LHI.2304-3083.2025.4.01

Закономерности процесса самоорганизации размерной структуры древостоев сосны обыкновенной

Юрий Петрович Демаков¹

доктор биологических наук

Ольга Викторовна Шейкина²

доктор биологических наук

Евгений Сергеевич Шарапов³

доктор технических наук

Александр Сергеевич Королев⁴

кандидат технических наук

Аннотация. В статье исследованы закономерности процесса самоорганизации размерной структуры древостоев в ценопопуляциях сосны обыкновенной и приведено его описание соответствующими математическими уравнениями, адекватно отображающими изменения размерных характеристик древостоя и радиального годичного прироста деревьев. Показано, что этот процесс обусловлен в большей степени их внутренними свойствами, нежели вариациями климата и внешних воздействий. В каждой ценопопуляции он протекает нелинейно, но по-разному, и неизбежно приводит к снижению исходного генетического разнообразия. В ходе этого процесса происходит дифференциация деревьев на ряд дискретных групп, наследственно отличающихся по экологическим требованиям к условиям среды, одна из которых получает преимущество в освоении её ресурсов над другой, не способной уже восстановить паритет после длительного периода угнетения. Авторы пришли к выводу, что процесс самоорганизации размерной структуры древостоев целесообразно оценивать по изменению величины среднеквадратического отклонения диаметра деревьев в ценопопуляциях, а также коэффициентов асимметрии и эксцесса рядов распределения данного таксационного параметра. Для выявления закономерностей этого процесса в ценопопуляциях необходимо использовать также анализ дендрохронологических рядов разных групп деревьев. Надёжной основой для получения новых знаний о закономерностях его протекания является сеть стационарных пробных площадей.

Ключевые слова: сосна обыкновенная, ценопопуляция, размерная структура, диаметр ствола, самоорганизация, динамика радиального прироста.

Для цитирования: Демаков Ю.П., Шейкина О.В., Шарапов Е.С., Королев А.С. Закономерности процесса самоорганизации размерной структуры древостоев сосны обыкновенной. – Текст : электронный // Лесохозяйственная информация. 2025. № 4. С. 5–32. DOI 10.24419/LHI.2304-3083.2025.4.01. <https://elibrary.ru/mqxahe>.

¹ Поволжский государственный технологический университет, профессор кафедры лесных культур, селекции и биотехнологии (Йошкар-Ола, Российская Федерация), DemakovYP@volgatech.net

² Поволжский государственный технологический университет, профессор кафедры лесных культур, селекции и биотехнологии (Йошкар-Ола, Российская Федерация), SheikinaOV@volgatech.net

³ Поволжский государственный технологический университет, профессор кафедры строительных конструкций и водоснабжения (Йошкар-Ола, Российская Федерация), SharapovES@volgatech.net

⁴ Поволжский государственный технологический университет, старший научный сотрудник Департамента научной и международной деятельности (Йошкар-Ола, Российская Федерация), KorolevAS@volgatech.net

Original article

EDN MQXAHE

DOI 10.24419/LHI.2304-3083.2025.4.01

Process Patterns of Self-Organization of the Dimensional Structure of Scots Pine Forest Stands

Yury P. Demakov¹

Doctor of Biological Sciences

Olga V. Sheikina²

Doctor of Biological Sciences

Evgeny S. Sharapov³

Doctor of Technical Sciences

Alexander S. Korolev⁴

Candidate of Technical Sciences

Abstract. The article explores the patterns of the self-organization process of the dimensional structure of tree stands in the cenopopulations of Scots pine and provides its description appropriate mathematical equations mapping the changes in the dimensional characteristics of the forest stand and the radial annual tree growth. The study proved that the process of self-organization of the dimensional structure of forest stands depends more on the internal properties than on variations in climate and external influences. In each coenopopulation the process proceeds nonlinearly, and differently, and inevitably leads to a decrease in the initial genetic diversity. In the process trees differentiate into a number of discrete groups, hereditarily differing in their ecological demands for environmental conditions, one of which gains an advantage in the development of its resources over another, which is no longer able to restore parity after an extended period of suppression. Thus, the authors suggest to evaluate the process of self-organization of the dimensional structure of forest stands based on the change in the value of the standard deviation of the cenopopulation tree diameter, as well as the asymmetry coefficients, and the excess of the distribution series of the taxation parameter. Furthermore, the authors recommend to use the analysis of dendrochronological series of different tree groups to identify the patterns of the process in coenopopulations. Hence, a network of stationary test plots is regarded a reliable foundation to derive new knowledge on the patterns of its course.

Key words: Scots pine, cenopopulations, dimensional structure, trunk diameter, self-organization, radial growth, dynamics.

For citation: Demakov Yu., Sheikina O., Sharapov E., Korolev A. Process Patterns of Self-Organization of the Dimensional Structure of Scots Pine Forest Stands. – Text : electronic // Forestry Information. 2025. № 4. P. 5–32. DOI 10.24419/LHI.2304-3083.2025.4.01. <https://elibrary.ru/mqxahe>.

¹ Volga State University of Technology, Professor of the Chair of Forest Plantations, Selection and Biotechnology (Yoshkar-Ola, Russian Federation), DemakovYP@volgatech.net

² Volga State University of Technology, Professor of the Chair of Forest Plantations, Selection and Biotechnology (Yoshkar-Ola, Russian Federation), SheikinaOV@volgatech.net

³ Volga State University of Technology, Professor of the Department of Structural Engineering and Water Supply (Yoshkar-Ola, Russian Federation), SharapovES@volgatech.net

⁴ Volga State University of Technology, Senior Researcher of the Department of Scientific and International Activities (Yoshkar-Ola, Russian Federation), KorolevAS@volgatech.net

Введение

Актуальность и практическое значение исследований обусловлены необходимостью совершенствования способов и методов управления лесными экосистемами на основе познания законов их развития и самоорганизации. Априори принято считать, что лесные экосистемы, как и все биологические объекты, являются сложными открытыми динамическими системами, состоящими из тесно взаимодействующих между собой элементов; однако работа механизма их саморегуляции и самоорганизации раскрыта пока довольно слабо, что связано с очень большим разнообразием встречающихся экологических ситуаций [1–5]. Недостаток знаний в этой области отрицательно отражается на качестве управлеченческих решений и хозяйственных мероприятий, направленных на повышение производительности и устойчивости биологических систем к воздействию негативных природных и антропогенных факторов, а также к предотвращению ущерба от них.

Познание законов самоорганизации ценопопуляций древесных растений – сложная задача, требующая совместных теоретических и экспериментальных исследований. Для её решения необходимо создать математические модели этого процесса на основе обобщения огромного объёма информации о динамике размерной структуры древостоев и характере годичного прироста деревьев в разных экологических ситуациях. Теоретические и прикладные исследования по данному вопросу, эффективность которых во многом зависит от глубины и качества обработки накопленного эмпирического материала и степени его формализации, должны обязательно опираться на системный анализ [6], а также на основные принципы и законы популяционной экологии [1, 7–9], кибернетики [10, 11], тектологии [12], синергетики и системологии [13–23].

Цель работы – исследование закономерностей процесса самоорганизации размерной структуры ценопопуляций сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris L.*) и описание его соответствующими математическими уравнениями, адекватно

отображающими изменения размерных характеристик древостоя и радиального годичного прироста деревьев.

Теоретические основы решения задачи

Создание любой научной теории идет от простого верbalного описания объекта исследования, сбора и накопления фактов к их глубокому анализу, выполненному с помощью логических правил и математических методов. Кроме того, выявить закономерности самоорганизации структуры древостоев, под которой следует понимать характер изменения их внутренней упорядоченности за счёт согласованности действий всех элементов [24], невозможно без многолетних натурных наблюдений и проведения активных экспериментов.

В настоящее время в науках о лесе господствует эмпирический метод, позволивший, благодаря усилиям нескольких поколений исследователей, накопить колоссальный объём информации. Однако он не может в полной мере решить все важнейшие научные и практические задачи, если не будет дополнен созданием математических моделей природных объектов и протекающих в них процессов, на основе которых можно делать надёжные прогнозы и уверенно принимать управлеченческие решения, адекватные сложившейся обстановке.

Самоорганизация – процесс упорядочения в открытой системе исходного хаоса (пространственного, временного или пространственно-временного), протекающий за счёт согласованного изменения состояния всех её элементов на основе отрицательных обратных связей между ними, который определяется в большей степени их внутренними свойствами, нежели вариациями условий среды [3, 16, 24]. В каждой системе этот процесс может протекать с разной скоростью в зависимости от её исходного состояния и степени воздействия внешнего сигнала. Дифференциация деревьев в ценозах по диаметру – процесс сложный из-за наличия

большого комплекса определяющих её факторов (возраст и наследственные свойства особей, условия произрастания насаждений, их густота и породный состав, лесохозяйственные мероприятия, вариации климата). Самоорганизация древесных ценозов проявляется в способности всей совокупности особей, исходно обладающих большим генетическим разнообразием [25, 26], расходиться по разным экологическим нишам, что позволяет им полнее использовать ресурсы внешней среды, оптимально заполняя пространство экотопа [3, 5]. По мере роста деревьев и в результате этого в ценозе образуются несколько дискретных групп, различающихся по морфологическим признакам и по-разному реагирующих на изменение условий внешней среды. Самоорганизация структуры древостоев – нелинейный процесс, протекающий стихийно с прохождением точек бифуркации (перелома) своего состояния за счёт разной скорости роста и естественного отбора особей [2], что неизбежно приводит к снижению внутреннего разнообразия ценопопуляций и их распаду. Многообразие элементов системы и их свойств является залогом её успешного развития [19, 20], а его уменьшение приводит к снижению возможностей естественного отбора и постепенной гибели сообщества [1, 27–30].

В процессе взаимодействия любого организма со средой, которое направлено на его адаптацию к сложившимся условиям среды и её флюктуациям, изменяется программа работы его генома, выражаясь в смене нормы реакции на лимитирующие факторы в сложившейся экологической обстановке [31, 32], что сопровождается волновыми изменениями состояния всей системы [4, 23, 33–38], представляющими собой чередование фаз напряжённой работы и расслабления [39] и не являющимися строго периодическими. Сбой этого ритма приводит к нарушению протекания у деревьев физиологических процессов. Самоорганизация размерной структуры древостоев должна обязательно сопровождаться, как и во всех биосистемах, взаимной синхронизацией внутренних волновых процессов у всех входящих в его состав деревьев

[38], приводящей к образованию нескольких дискретных групп, различающихся по морфологическим признакам и по-разному реагирующих на изменение условий внешней среды [3, 40, 41], что способствует нивелированию динамики накопления биомассы всем сообществом [42].

Для формализованного строгого математического описания степени упорядоченности системы, т.е. соотношения в ней порядка и хаоса, в научных исследованиях опираются на две основные категории: симметрию и энтропию [18, 21, 24, 38, 43–45]. Процесс самоорганизации структуры любой системы, исходя из этого, можно оценить посредством изменения степени симметрии в системе, проявляющейся в чёткой повторяемости распределения не только элементов в пространстве, но и некоторых событий во времени. Энтропия же отображается рядом статистических показателей (среднеквадратичного отклонения, коэффициентов вариации, асимметрии и эксцесса) тех или иных параметров у всех слагающих её элементов, значения которых в идеале должны приближаться к «нормальному» распределению Гаусса, имеющему центральную ось симметрии. Энтропия и симметрия изменяются всегда синхронно, но противоположно по отношению друг к другу.

Изучению особенностей формирования размерной структуры древостоев под действием факторов среды посвящено много публикаций [46–49], поскольку это важно для оценки ресурсной ценности насаждений, их жизнеспособности и возможностей дальнейшего развития, а также решения других лесоводственных задач. Большинство авторов отмечают очень большую вариабельность всех статистических параметров рядов распределения деревьев по размерам, однако ни в одной работе они не заостряют внимание на биологическом смысле статистических параметров размерной структуры древостоев, ограничиваясь в основном констатацией их абсолютной величины и сопоставлением значений с моделью так называемого нормального распределения, при котором асимметрия (A) и эксцесс (E) стремятся к нулю. Следует отметить, что это распределение,

впервые выявленное Муавром в 1733 г. и вновь обнаружено в 1809 г. Гауссом, а в 1812 г. также Лапласом, в связи с их работой по теории ошибок наблюдений [50], является лишь идеальной формой отображения вероятности встречаемости той или иной величины какого-либо признака в оцениваемой совокупности его значений. Это распределение предполагает, что все факторы, воздействующие на систему, уравновешивают друг друга по силе, и используется для сравнения теоретических данных с фактическими. При его применении различия отражают лишь ошибку в оценке статистических параметров, а не явное проявление особенностей внутренней структуры объекта. Преобладание воздействия на систему какого-либо одного фактора над другими приводит к деформации нормального распределения и превращению его в иную форму.

Процесс самоорганизации структуры древостоя протекает довольно медленно, поэтому для познания его закономерностей необходимо располагать данными о её многолетних изменениях на стационарных объектах мониторинга. Менее пригоден для этого традиционный метод формирования временных рядов на основе сбора материала в древостоях разного возраста, поскольку он не позволяет учесть влияние исходного состояния ценопопуляций, которое во многом может определять ход их дальнейшего развития. Для изучения процесса самоорганизации размерной структуры древостоев целесообразно использовать ряды значений текущего годичного прироста деревьев в высоту и по диаметру, позволяющие ретроспективно и одномоментно оценить характер происходящих изменений за очень длительный период времени [51, 52]. Влияние на рост деревьев факторов среды изучено к настоящему времени довольно хорошо [2, 52], что нельзя сказать о роли в этом процессе эндогенных механизмов, хотя именно они обусловливают формирование структуры древостоев [53]. Ход роста каждого дерева, как показали наши исследования [2, 54–56], сугубо индивидуален, что подтверждает в целом выводы других исследователей [57–64]. Доля участия той или иной группы деревьев, различающихся по характеру

динамики их радиального прироста, в каждой ценопопуляции неодинакова.

Рост дерева – сложный самоуправляемый процесс реализации его потенциальных возможностей, т.е. развертывания во времени уже существующих задатков [65], заложенных в генотипе, который характеризуется как увеличением его размеров, так и степенью организованности всех внутренних структур. Биологический смысл роста дерева, как и любого организма, заключается в достижении им определённых размеров, обеспечивающих ему, согласно закону оптимальности [9], максимально эффективную реализацию всех необходимых жизненных функций в эволюционно сложившемся биотическом окружении и экологической обстановке [2]. Полное представление о процессе самоорганизации размерной структуры древостоев может быть получено лишь на основе анализа изменения размера слагающих их деревьев и текущего годичного прироста. Описать рост дерева с высокой точностью каким-либо одним достаточно простым уравнением принципиально невозможно, поскольку он представляет собой процесс виртуальных (возможных) перемещений системы, протекающий исходя из имеющихся связей и причинно-следственных отношений, определённых вариациями параметров среды и рядом биологических ограничений. Естественные «шумы», возникающие вследствие флюктуаций и периодических колебаний климата, настолько велики, что создать модели с погрешностью $\pm 5\text{--}10\%$ бывает просто невозможно в принципе. Полная математическая модель роста дерева представляет собой некоторую аддитивную смесь функций возрастного тренда, волновой составляющей и случайной «шумовой» компоненты [2]. Каждая из этих составляющих будет зависеть от потенциальных возможностей дерева, заложенных в его генотипе, и динамики состояния всей экосистемы, в том числе густоты древостоя [52, 66–72].

Развитие древостоя, как и любой популяции организмов, обязательно сопровождается гибелью некоторой части особей в результате жесточайшей борьбы за существование или, правильнее сказать, жизненного состязания за

обладание ресурсами среды (энергией, веществом и пространством), которые всегда ограничены определёнными пределами. Этот процесс в лесоводстве принято называть естественным изреживанием древостоев. Он является частным, но необычайно показательным случаем проявления закона естественного отбора, общность которого для всего живого убедительно показал Ч. Дарвин [73]. Без борьбы за существование, без естественного отбора немыслима эволюция биоты, т.е. её прогрессивное развитие [74], направленное на повышение устойчивости к изменениям условий среды и степени соответствия всем её требованиям. Роль конкуренции деревьев за свет, влагу и элементы питания, которая обычно рассматривалась исследователями в качестве основного механизма саморегуляции структуры древостоя, подвергается в настоящее время сомнению в результате выявления примеров сотрудничества или кооперации между ними, осуществляемых посредством срастания корневых систем [75–78]. Для деревьев не существует понятия собственного «я», а есть понятие «мы», суть которого заключается в обеспечении выживаемости вида. В ходе естественного изреживания древостоев, которое является ярким отражением процесса его саморегуляции, сестроранжировки на существующие условия среды, на минимизацию отрицательных воздействий слагающих его элементов друг на друга и достижение определённой гармонии отношений между ними, происходит разрешение противоречий (постоянно имеющих место в жизни) между потребностями деревьев и возможностями среды их обитания.

Необходимость познания закономерностей естественного изреживания древостоев, теснейшим образом связанного с течением всех остальных процессов жизнедеятельности лесных экосистем и описанного многими исследователями [65, 79–83], не нуждается в особых доказательствах, поскольку с этим процессом связаны многие задачи теории и практики лесоводства. Моделирование динамики лесных экосистем, необходимое для выбора оптимальных режимов их выращивания и стратегий использования,

немыслимо без учёта этого процесса [84–87], на биофизический смысл которого серьёзное внимание впервые обратил Г.Ф. Хильми, математически проанализировав его в своих работах [66–68]. К настоящему времени создано уже несколько десятков математических моделей, описывающих особенности протекания этого процесса в зависимости от исходной густоты древостоя, во многом определяющей, благодаря наличию механизма саморегуляции, темп его изреживания [2]. Установлено, к примеру, что густота так называемых нормальных древостоев представляет собой некоторый предел, являющийся совсем не нормой, а скорее аномалией [85, 88–90], поскольку они в этом состоянии, которое является крайне неустойчивым, долго находиться не могут. Предложены также модели, в которых процесс изреживания древостоев представлен функцией средней высоты деревьев [91].

Материалы и методы исследования

Эмпирический материал для анализа собран на 284 постоянных и временных пробных площадях, заложенных в чистых одновозрастных сосновых древостоях Республики Марий Эл, которые различаются между собой по происхождению, возрасту (от 12 до 120 лет), густоте (от 0,5 тыс. до 103 тыс. экз./га) и условиям произрастания. На каждой из пробных площадей было не менее 200 живых деревьев, распределённых при перечёте по ступеням толщины и классам развития Г. Крафта. Дополнительно на 17-ти постоянных пробных площадях с полностью пронумерованными деревьями периодически один раз в 5 лет измеряли длину окружности ствола и оценивали текущий прирост по диаметру (общая продолжительность наблюдений на них варьировала от 10 до 40 лет). Также была использована электронная база данных, содержащая детальную таксационную характеристику насаждений всех лесничеств республики (более 400 тыс. выделов общей площадью 1 165 628 га), из которой были выбраны древостои с преобладанием сосны, произрастающие в сухих и свежих

борах (32 118 таксационных выделов). Материал, содержащийся в базе данных, сортировали по возрасту древостоя и для каждой выделенной группы вычисляли статистические показатели средних значений диаметра и высоты, а также густоты (N , экз./га), полученной расчёты путем на основе подобранных нами [52, 92, 93] уравнения регрессии:

$$N = M : [3,583 \times 10^{-5} \times H^{0,992} \times (D + 1)^2], \quad (1)$$

где:

N – густота древостоя, тыс. экз. \cdot га $^{-1}$,

M – запас стволовой древесины, м 3 /га;

H – средняя высота древостоя, м;

D – средний диаметр древостоя, см;

Ошибка уравнения не превышает $\pm 5\%$.

Для анализа динамики радиального годично-го прироста деревьев из сформированной нами обширной электронной базы данных [94] были отобраны 200 экземпляров I и II классов Крафта, произрастающих на 26 пробных площадях в сосняках лишайниковых, лишайниково-мшистых и брусличниковых Республики Марий Эл. Цифровой материал обработан на персональном

компьютере с использованием пакетов прикладных программ Excel и Statistica, позволяющих стандартными методами биометрии [50, 95–99] осуществить расчёт элементарных статистических показателей, а также дисперсионный, корреляционный, кластерный и регрессионный анализы. При исследовании процесса самоорганизации размерной структуры древостоев оценивали изменение величины среднеарифметического, среднеквадратического (стандартного) отклонения, коэффициентов вариации, асимметрии и эксцесса диаметра стволов деревьев и их текущего прироста в ценопопуляциях.

Результаты и обсуждение

Анализ эмпирического материала показал, что все значения параметров размерной структуры древостоев сосны, произрастающих в сухих и свежих борах Республики Марий Эл, закономерно изменяются с увеличением возраста [54], что описывают соответствующие математические модели (табл. 1). Так, средняя высота и средний диаметр древостоев неуклонно приближаются к своему верхнему пределу,

ТАБЛИЦА 1. ВОЗРАСТНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ СТАТИСТИЧЕСКИХ ПАРАМЕТРОВ СОСНОВЫХ ДРЕВОСТОЕВ В СУХИХ И СВЕЖИХ БОРАХ МАРИЙСКОГО ЗАВОЛЖЬЯ

ПАРАМЕТР*	ЗНАЧЕНИЯ ПАРАМЕТРОВ ДРЕВОСТОЯ В РАЗНЫХ ГРУППАХ ВОЗРАСТА, ЛЕТ					
	21–40	41–60	61–80	81–100	101–120	121–140
n	10 615	9 965	7 093	2 588	1 245	612
<i>Средняя высота древостоя, м</i>						
M	10,0	17,3	21,4	24,2	24,7	24,4
min	3	8	14	17	18	17
max	19	28	29	30	30	29
S	2,33	2,30	1,76	1,70	1,88	1,67
CV	23,2	13,3	8,2	7,0	7,6	6,9
A	0,189	-0,026	-0,012	0,069	-0,009	-0,173
E	-0,237	-0,433	-0,216	0,786	0,027	-0,286
<i>Средний диаметр древостоя, см</i>						
M	10,6	17,8	23,4	28,9	32,2	34,5
min	4	6	14	20	20	20
max	22	28	36	40	48	52

ОКОНЧАНИЕ ТАБЛ. 1

ПАРАМЕТР*	ЗНАЧЕНИЯ ПАРАМЕТРОВ ДРЕВОСТОЯ В РАЗНЫХ ГРУППАХ ВОЗРАСТА, ЛЕТ					
	21–40	41–60	61–80	81–100	101–120	121–140
<i>S</i>	2,26	2,85	2,68	3,27	3,37	4,30
<i>CV</i>	21,4	16,0	11,5	11,3	10,5	12,5
<i>A</i>	0,263	0,304	0,184	0,154	0,470	0,056
<i>E</i>	0,004	-0,021	-0,191	0,181	0,948	0,043
<i>Густота древостоя, тыс. экз./га</i>						
<i>M</i>	2,13	0,96	0,56	0,35	0,25	0,19
<i>min</i>	0,08	0,09	0,14	0,10	0,08	0,04
<i>max</i>	12,3	3,98	1,43	0,99	0,61	0,66
<i>S</i>	0,89	0,34	0,16	0,11	0,08	0,07
<i>CV</i>	41,7	34,9	28,9	32,0	31,2	37,8
<i>A</i>	1,561	1,058	0,611	0,848	0,654	1,272
<i>E</i>	4,997	2,613	0,615	1,188	0,827	3,709

Примечание: *n* – объем выборки (количество таксационных выделов), *M* – среднее арифметическое значение оцениваемого показателя; *min*, *max* – минимальное и максимальное значения показателя; *S* – среднеквадратическое (стандартное) отклонение вариационных рядов; *CV* – коэффициент вариации значений показателя в выборке, %; *A*, *E* – коэффициенты асимметрии и эксцесса вариационных рядов.

ограниченному условиями среды, а их густота, наоборот, снижается, что аппроксимирует уравнение регрессии:

$$N = 9,68 \times \exp[-0,113 \times (A - 10)] + 0,633; \\ R^2 = 0,665, \quad (2)$$

где *A* – возраст древостоя, лет.

В пределах каждой группы возраста древостоев отмечается, как свидетельствуют данные табл. 1, очень значительное варьирование каждого из этих показателей, обусловленное различиями густоты ценопопуляций и генетическими особенностями входящих в них особей. Расчёты показали, что величина среднеквадратического отклонения средней высоты древостоев и их густоты с возрастом неуклонно снижается, среднего диаметра, наоборот, увеличивается. Тенденция же к уменьшению коэффициента вариации чётко проявляется у показателей средней высоты, среднего диаметра и густоты древостоев. Величина коэффициентов асимметрии и эксцесса рядов всех оцениваемых параметров изменяется с возрастом древостоев в основном волнообразно, что

связано с достижением ими определённых точек неустойчивости (бифуркации), после которых происходит резкое ускорение процесса дифференциации деревьев вследствие повышения темпов отмирания ослабленных особей. Один из таких этапов развития древостоев, связанный с массовым размножением в лесах Марий Эл сосновой вершинной смолёвки (*Pissodes piniphilus* Hrbst.) и детально проанализированный нами [54, 100–102], отмечался в 1981–1991 гг.

Анализ литературных источников [91, 103–105] и проведённые нами расчёты [106] показали также, что основные таксационные параметры древостоев функционально связаны со средней высотой деревьев, являющейся одним из важнейших индикаторов процесса самоорганизации размерной структуры ценопопуляций. Этую связь отражают следующие уравнения регрессии:

$$N = 30,9 \times \exp(-0,381 \times H) + 0,756; R^2 = 0,730, \quad (3)$$

$$D = 1,304 \times (H - 1,3) + 0,756; R^2 = 0,970, \quad (4)$$

где:

H – средняя высота древостоя, м;

D – средний диаметр древостоя, см.

Линии, отображающие зависимость таксационных параметров древостоя от высоты, соответствуют региональной «норме», отклонения от которой характеризуют особенности конкретных ценопопуляций. Особую хозяйственно-селекционную ценность будут представлять древостои с большим положительным отклонением, максимально возможные значения которого ограничиваются линией, описываемой соответствующими уравнениями регрессии:

$$N = 48,3 \times \exp(-0,223 \times H), \quad (5)$$

$$D = 2,45 \times (H - 1,3)^{0,922}. \quad (6)$$

Приближение параметров древостоя к этой линии свидетельствует о наступлении резкого перелома в ходе развития древостоя и увеличении текущего отмирания деревьев из-за избыточной густоты ценопопуляции.

Однако результаты, полученные на основе таксационных описаний древостоев, отражают

в большей степени разнообразие параметров древостоев в имеющейся совокупности выделов, чем фактический характер динамики их размерной структуры. Для адекватного же представления о внутриценотических процессах необходимо оценивать реальную размерную структуру древостоев или анализировать ряды многолетних наблюдений на постоянных пробных площадях. Исследования, проведённые нами по этой схеме, показали, что все параметры одновозрастных древостоев сильно варьируют в зависимости от их густоты, однако прослеживаются те же самые общие закономерности их изменения во времени. Так, средний диаметр древостоя (D_{cp}) и его среднеквадратическое отклонение (S_D) увеличиваются с возрастом, а значения коэффициентов асимметрии и эксцесса изменяются волнообразно, что подтверждает версию о неравномерности развития древостоев и наличии в ходе их самоорганизации точек бифуркации, связанных с перестройкой их размерной структуры (табл. 2). Изменение таксационных параметров древостоев

ТАБЛИЦА 2. ХАРАКТЕР ВОЗРАСТНЫХ ИЗМЕНЕНИЙ СТАТИСТИЧЕСКИХ ПАРАМЕТРОВ ГУСТОТЫ ДРЕВОСТОЯ И ДИАМЕТРА ДЕРЕВЬЕВ НА ОБЪЕКТАХ ИССЛЕДОВАНИЯ

ПАРАМЕТР*	ЗНАЧЕНИЯ ПАРАМЕТРОВ ДРЕВОСТОЯ В РАЗНЫХ ГРУППАХ ВОЗРАСТА, ЛЕТ					
	12–20	21–40	41–60	61–80	81–100	101–120
<i>k</i>	108	65	75	16	25	12
<i>Густота</i> древостоя, тыс. экз./га						
<i>M</i>	7,83	3,94	3,24	1,18	0,75	0,59
<i>min</i>	0,50	0,50	0,50	0,49	0,42	0,50
<i>max</i>	103,1	13,70	25,40	2,50	1,16	0,83
<i>Средний диаметр</i> деревьев, см						
<i>M</i>	5,8	10,2	13,6	18,8	25,0	29,7
<i>min</i>	2,2	3,9	2,5	10,3	18,6	25,8
<i>max</i>	13,7	19,5	24,9	26,4	30,6	32,5
<i>Среднеквадратическое</i> отклонение диаметра деревьев, см						
<i>M</i>	2,11	3,16	3,77	5,33	5,86	6,22
<i>min</i>	1,09	1,55	1,47	3,69	4,66	5,13
<i>max</i>	3,06	4,30	7,45	8,26	8,60	7,27
<i>Коэффициент</i> вариации диаметра деревьев, %						
<i>M</i>	38,8	31,6	30,0	28,8	23,7	21,0
<i>min</i>	16,7	18,9	17,9	20,6	17,2	17,7
<i>max</i>	58,6	45,7	74,9	37,2	34,1	28,2

ОКОНЧАНИЕ ТАБЛ. 2

ПАРАМЕТР*	ЗНАЧЕНИЯ ПАРАМЕТРОВ ДРЕВОСТОЯ В РАЗНЫХ ГРУППАХ ВОЗРАСТА, ЛЕТ					
	12–20	21–40	41–60	61–80	81–100	101–120
<i>Коэффициент асимметрии вариационных рядов диаметра деревьев</i>						
<i>M</i>	0,014	0,297	0,409	0,514	0,309	0,230
<i>min</i>	-1,140	-0,973	-0,567	-0,111	-0,304	0,071
<i>max</i>	1,275	0,930	1,348	1,048	0,625	0,421
<i>Коэффициент эксцесса вариационных рядов диаметра деревьев</i>						
<i>M</i>	-0,331	-0,123	-0,045	0,073	-0,222	-0,260
<i>min</i>	-1,125	-0,847	-1,068	-0,643	-0,705	-0,582
<i>max</i>	1,615	1,559	1,960	0,991	0,842	0,326

*Примечание: *k* – объем выборки (количество пробных площадей), обозначение остальных параметров как в табл. 1.

в зависимости от их возраста (*A*, лет) и текущей густоты (*N*, тыс. экз. \times га $^{-1}$) аппроксимируют следующие уравнения регрессии:

$$D_{cp} = 2,418 \times A^{0,537} \times \exp(-11,5 \times 10^{-2} \times N), \quad R^2 = 0,931. \quad (7)$$

$$S_D = 0,832 \times A^{0,437} \times \exp(-4,46 \times 10^{-2} \times N), \quad R^2 = 0,859. \quad (8)$$

Многолетние наблюдения за процессом самоорганизации размерной структуры древостоев, проведённые на стационарном опытном объекте [107], показали, что исходная их густота

оказывает очень большое влияние на характер распределения деревьев по диаметру (рис. 1). Так, при свободном стоянии деревьев в варианте с самой низкой густотой посадки полностью раскрывается их жизненный потенциал, который в загущенном древостое подавлен. По мере развития древостоев волнобразно изменяются также значения коэффициентов асимметрии и эксцесса рядов распределения диаметра деревьев (рис. 2), причиной чего является цикличность процесса их дифференциации, происходящего стохастично и, в связи с этим, труднопрогнозируемого. Математические модели динамики среднего и максимального диаметра деревьев (D_{cp} и D_{max} , см) в культурах разной густоты (*N*, тыс. экз./га), а также значений среднеквадратического отклонения этого таксационного параметра древостоя (S_D , см) имеют следующий вид:

$$D_{cp} = 1,816 \times (A - 5)^{0,707} \times \exp(-0,047 \times N); \quad R^2 = 0,935; p < 0,001, \quad (9)$$

$$D_{max} = 2,683 \times (A - 5)^{0,703} \times \exp(-0,033 \times N); \quad R^2 = 0,917; p < 0,001, \quad (10)$$

$$S_D = 0,60 \times (A - 5)^{0,587} \times \exp(-0,033 \times N); \quad R^2 = 0,674; p < 0,01. \quad (11)$$

Исходная густота культур существенно влияет также на динамику значений относительной протяжённости крон деревьев (*h*, %), площади

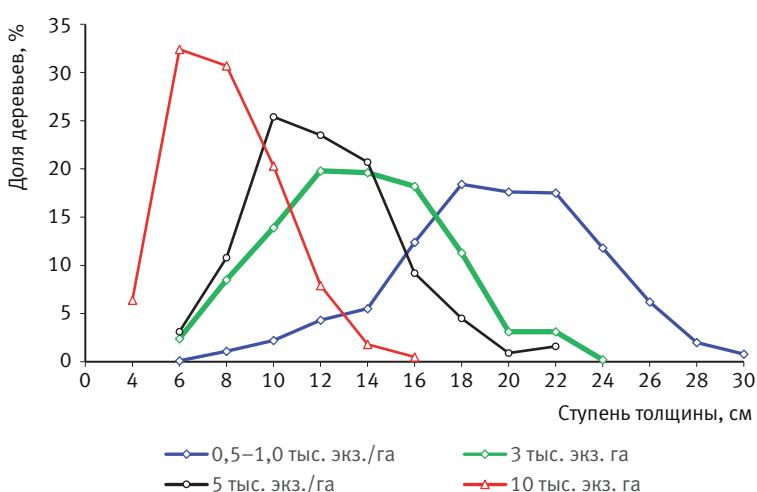


Рис. 1. ХАРАКТЕР РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ДЕРЕВЬЕВ ПО СТУПЕНИЯМ ТОЛЩИНЫ В 40-ЛЕТНИХ КУЛЬТУРАХ СОСНЫ РАЗНОЙ ИСХОДНОЙ ГУСТОТЫ

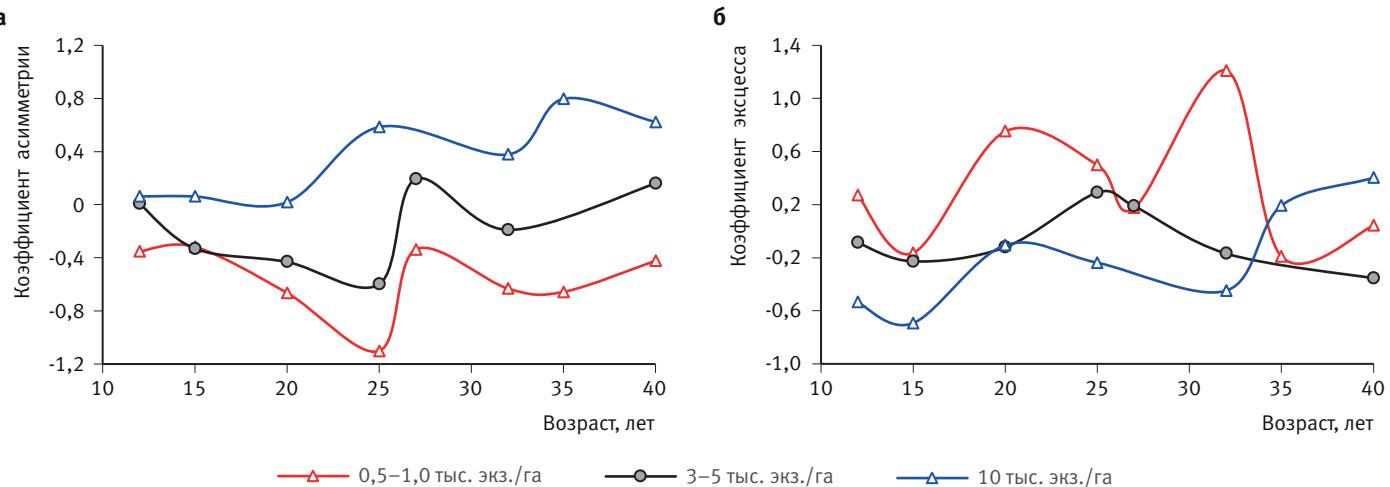


Рис. 2. ДИНАМИКА КОЭФФИЦИЕНТОВ АСИММЕТРИИ (а) И ЭКСЦЕССА (б) РЯДОВ ДИАМЕТРА ДЕРЕВЬЕВ В КУЛЬТУРАХ СОСНЫ РАЗНОЙ ИСХОДНОЙ ГУСТОТЫ

их проекции (S , м^2), продолжительности жизни нижних ветвей ($A_{\text{ветв}}$, лет), динамику их длины (L , см) и величину её среднеквадратического отклонения (S_L , см), что наилучшим образом описывают следующие уравнения регрессии:

$$h = 80 \times \exp(-11,41 \times 10^{-4} \times (A - 5)^2 \times N^{0,5}) + 20; \\ R^2 = 0,916. \quad (12)$$

$$S = 1,253 \times \exp(-88,76 \times 10^{-3} \times N) \times D^{0,822}; \\ R^2 = 0,806. \quad (13)$$

$$A_{\text{ветв}} = 30 \times \exp(-72,54 \times 10^{-3} \times N) \times [1 - \exp(-33,91 \times 10^{-3} \times A)]; \\ R^2 = 0,865. \quad (14)$$

$$L = 432 \times \exp(-11,83 \times 10^{-2} \times N) \times [1 - \exp(-89,7 \times 10^{-3} \times A \times N^{0,25})]; \\ R^2 = 0,98. \quad (15)$$

$$S_L = 50,2 \times \exp(-33,30 \times 10^{-3} \times N) \times [1 - \exp(-10,91 \times 10^{-2} \times A)]; \\ R^2 = 0,93. \quad (16)$$

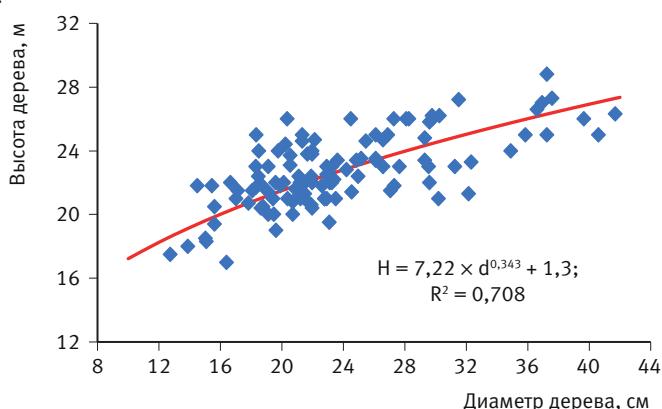
Анализ этих уравнений показывает, что в результате отмирания нижних ветвей деревьев протяженность их кроны во всех вариантах опыта к 80-летнему возрасту культур устанавливается в пределах 20–30% общей длины ствола. Площадь проекции кроны деревьев в варианте

самой низкой густоты в этом возрасте будет в 5,6 раза выше, чем в наиболее густых, достигая 22,7 м^2 . Средняя продолжительность жизни нижних ветвей при низкой густоте будет составлять 26–27 лет, а их длина – 390 см, а в густых культурах – соответственно 13–14 лет и 130 см.

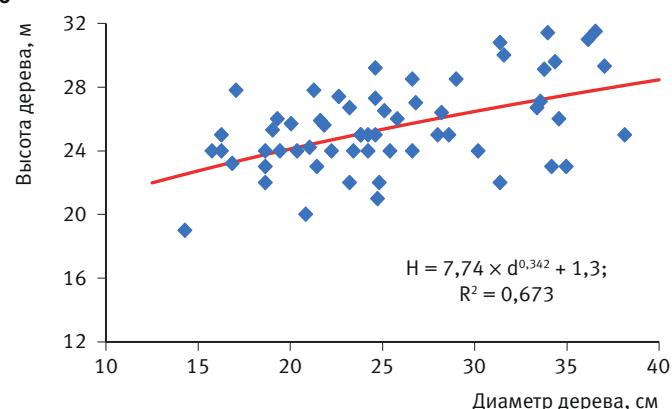
На основе анализа материалов исследований на постоянных и временных пробных площадях было установлено наличие физиологически обусловленной зависимости высоты дерева (h , м) от его диаметра на высоте 1,3 м (d , см), наиболее адекватно в пределах каждого древостоя описываемой степенным уравнением $h = a \times d^b + 1,3$ (рис. 3), параметры которого имеют конкретный биофизический смысл: a – скорость изменения значений h в градиенте значений диаметра ствола, b – ускорение изменения значений h от d . Величина этих параметров не является постоянной, а варьирует на объектах исследования в довольно широких пределах (табл. 3). Особенно велика изменчивость параметра a , который тесно сопряжён с значением параметра b ($R^2 = 0,896$), что указывает на определённую организованность ценопопуляций деревьев.

Каков же физиологический механизм, вызывающий изменение величины отношения между высотой деревьев и их диаметром? Почему в худших условиях их произрастания его величина выше, чем в лучших? Почему с увеличением возраста древостоев она резко снижается

а



б

**Рис. 3. ХАРАКТЕРИСТИКА СООТНОШЕНИЯ МЕЖДУ ДИАМЕТРОМ И ВЫСОТОЙ ДЕРЕВЬЕВ НА ОБЪЕКТАХ ИССЛЕДОВАНИЯ**

В СВЕЖИХ БОРАХ ЗАПОВЕДНИКА «Большая Кокшага»:

а – естественный древостой, 80 лет; б – лесные культуры, 110 лет

Таблица 3. ВАРИАБЕЛЬНОСТЬ ЗНАЧЕНИЙ ПАРАМЕТРОВ УРАВНЕНИЯ, ОПИСЫВАЮЩЕГО ЗАВИСИМОСТЬ ВЫСОТЫ ДЕРЕВЬЕВ ОТ ДИАМЕТРА СТВОЛА НА ОБЪЕКТАХ ИССЛЕДОВАНИЯ

ПАРАМЕТР УРАВНЕНИЯ $h = a \times d^b + 1,3$	ЗНАЧЕНИЯ СТАТИСТИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ОЦЕНИВАЕМЫХ ПАРАМЕТРОВ				
	$M \pm m$	min	max	S	CV, %
Параметр a	$5,156 \pm 0,635$	0,172	23,89	5,314	103,1
Параметр b	$0,458 \pm 0,026$	0,026	1,295	0,217	47,4
Коэффициент детерминации R^2	$0,560 \pm 0,029$	0,040	0,909	0,247	44,1
Ошибка оценки, %	$7,75 \pm 0,36$	2,30	17,1	2,984	38,5

и стабилизируется после 60 лет? Концепция об отражении этим параметром степени требовательности деревьев к свету, выдвинутая и поддерживаемая многими исследователями, объяснить этого не может. Рост деревьев зависит, как известно, не только от светового довольствия, но и от степени обеспеченности их крон водой. Чем выше поднята крона деревьев, тем больше им нужно затратить энергии на подачу воды к ней и тем больше у них должна быть площадь водопроводящей зоны ствола, что может быть достигнуто только за счёт увеличения их диаметра.

Многолетние мониторинговые исследования на стационарных объектах показали, что отмирание деревьев происходило по ярко выраженному низовому типу за счёт отставших в росте особей [54], а динамика прироста каждой из сохранившихся являлась сугубо индивидуальной и очень слабо зависела от их исходного диаметра на начало наблюдений, свидетельствуя

о непрерывно текущем процессе формирования размерной структуры ценопопуляций и невозможности уверенного прогнозирования изменения размеров каждой особи в них (рис. 4). Это подтвердил также анализ динамики радиально-го прироста деревьев в имеющейся у нас базе данных [94].

Каковы же причины дифференциации деревьев в ценопопуляциях? В настоящее время среди учёных преобладает концепция, согласно которой полиморфизм древесных растений по размерам обусловлен наследственными причинами, а конкуренция лишь усиливает их исходное неравенство [40, 108]. Такое объяснение этого процесса не подкреплено, однако, материалами генетических исследований и не вскрывает сути происходящих изменений. Некоторые исследователи [41, 109–112] считают, что разные темпы роста деревьев могут определяться неодинаковой способностью особей к резервированию в своих

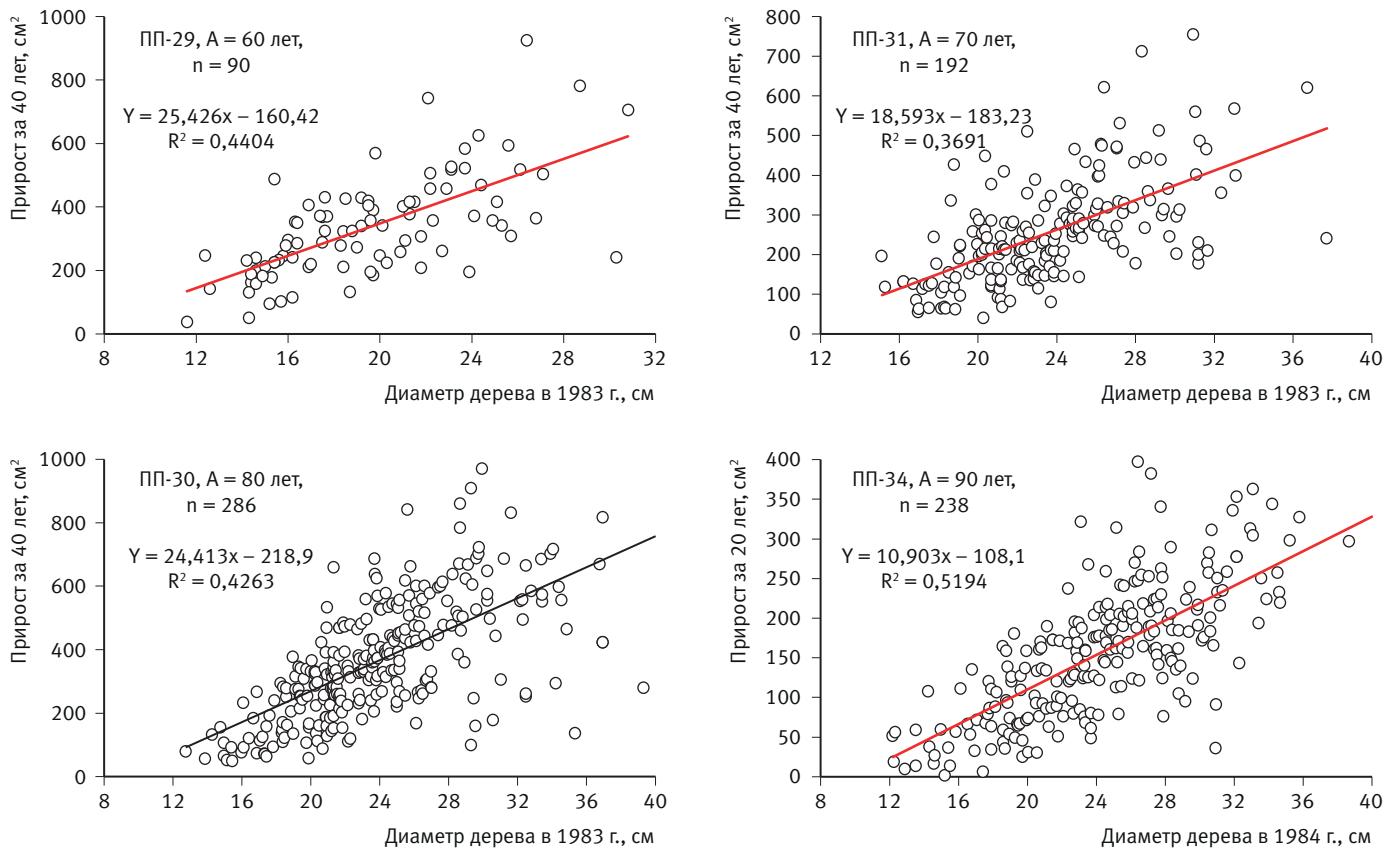


Рис. 4. Влияние исходного диаметра деревьев на объектах мониторинга в сосновых брусличниковых на их прирост по площади сечения ствола

органах ресурсов питательных веществ и их распределению между ними. Быстрорастущие особи основную часть аккумулированной солнечной энергии вкладывают в прирост древесной массы и не создают якобы долговременные запасы питательных веществ, а медленнорастущие, наоборот, оставляют их в резерве. Это заключение также не подтверждено данными о наличии запасов питательных веществ в тех или иных органах растений и характера их транспортирования от кроны к корням.

Для получения ответа на вопрос о причинах дифференциации деревьев по диаметру необходимо, на наш взгляд, осуществить детальный анализ динамики их радиального годичного прироста. Исследования показали, что разделение деревьев по скорости роста происходит довольно рано и различия между ними по диаметру с возрастом становятся всё значительнее (рис. 5). Эта закономерность не вскрывает, однако, причин происходящих изменений, а лишь отражает

их последствия. Регрессионный анализ рядов радиального прироста господствующих в ценопопуляциях деревьев показал очень большую неоднородность характера динамики их радиального прироста, описываемой в подавляющем большинстве случаев (85,5%) отрицательным экспоненциальным уравнением:

$$Y = K \times \exp(-a \times 10^{-3} \times A) + b, \quad (17)$$

где:

Y – величина годичного радиального прироста, мм;

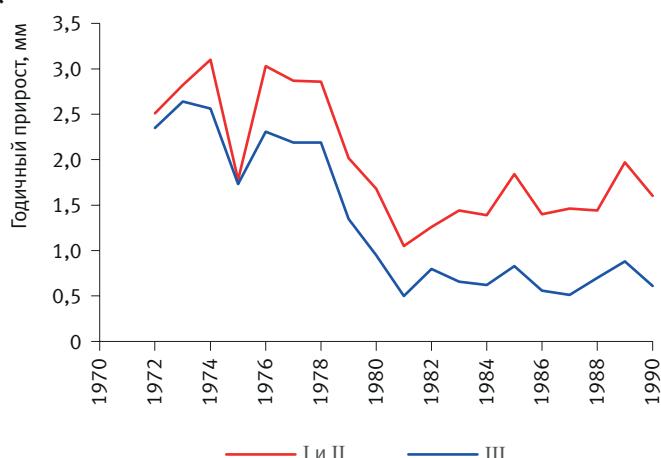
K – величина прироста дерева в первый год образования годичного кольца;

a – темпы снижения прироста во времени;

b – нижний уровень стабилизации величины годичного прироста.

значения параметров которого представлены в табл. 4. Оказалось, что из 200 проанализированных деревьев I и II классов Крафта всего

а



б

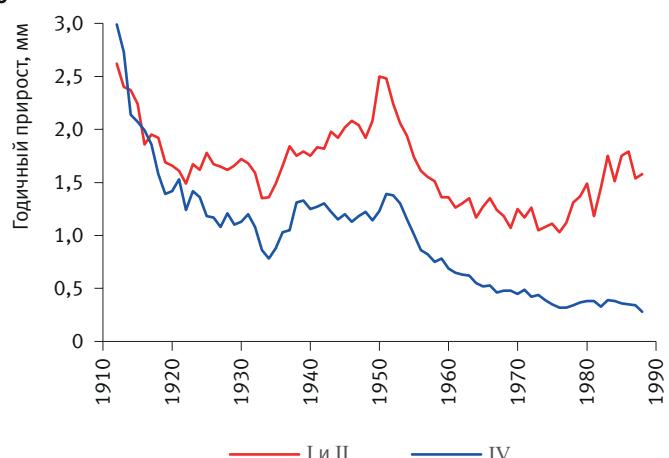


Рис. 5. ДИНАМИКА РАДИАЛЬНОГО ПРИРОСТА ДЕРЕВЬЕВ СОСНЫ РАЗНЫХ КЛАССОВ КРАФТА В МОЛОДЫХ КУЛЬТУРАХ (а) И ДРЕВОСТОЕ ЕСТЕСТВЕННОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ (б)

Таблица 4. ВАРИАБЕЛЬНОСТЬ ЗНАЧЕНИЙ ПАРАМЕТРОВ УРАВНЕНИЯ, ОПИСЫВАЮЩЕГО ДИНАМИКУ РАДИАЛЬНОГО ГОДИЧНОГО ПРИРОСТА ДЕРЕВЬЕВ СОСНЫ В ИССЛЕДУЕМОЙ ВЫБОРКЕ

ПАРАМЕТР УРАВНЕНИЯ	ЗНАЧЕНИЕ СТАТИСТИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ПАРАМЕТРОВ УРАВНЕНИЯ $Y = K \times \exp(-a \times 10^{-3} \times A) + b$				
	M ± m	min	max	S	CV, %
K	$3,62 \pm 0,19$	0,77	18,75	2,50	69,0
a	$68,1 \pm 7,69$	1,87	463,8	100,5	147,7
b	$0,53 \pm 0,04$	0,00	1,81	0,59	111,1
R ²	$0,529 \pm 0,018$	0,028	0,956	0,234	44,2

лишь у 2,5% возрастной тренд отклонялся от этой закономерности, а у 12% он практически отсутствовал. Параметры этого уравнения, имеющие конкретный биофизический смысл и большую информационную ценность, можно использовать для анализа особенностей размерной структуры древостоев и процессов её самоорганизации. Особенno изменчив характер роста деревьев, как свидетельствуют приведённые данные, по величине параметров a и b , ряды значений которых в определённой мере сопряжены между собой (рис. 6). Наиболее часто встречаются в выборке деревья, довольно медленно снижающие величину годичного прироста, значение параметра a уравнения возрастного тренда у которых не превышает 30 единиц (рис. 7). Доля же деревьев с очень быстрым снижением прироста, которые неизбежно отмирают, не превышает 15%.

Тесно связаны между собой также значения параметров K и коэффициента детерминации R^2 уравнения, который обратно пропорционален степени отзывчивости деревьев на изменение условий среды. Деревья с чётко выраженным возрастным трендом годичного прироста ($R^2 > 0,6$) обладают низкой конкурентоспособностью и неизбежно отмирают в процессе развития ценопопуляций. Они также слабо реагируют на колебания условий среды. Деревья же со слабо выраженным возрастным трендом ($R^2 < 0,6$) более конкурентоспособны, но чутко реагируют на колебания климата, что вовсе не является их положительным качеством по отношению к первой группе особей, поскольку их постоянное приспособление к текущим погодным условиям не гарантирует успешного развития в будущем, которое в принципе практически не предсказуемо. В особенно невыгодном положении они

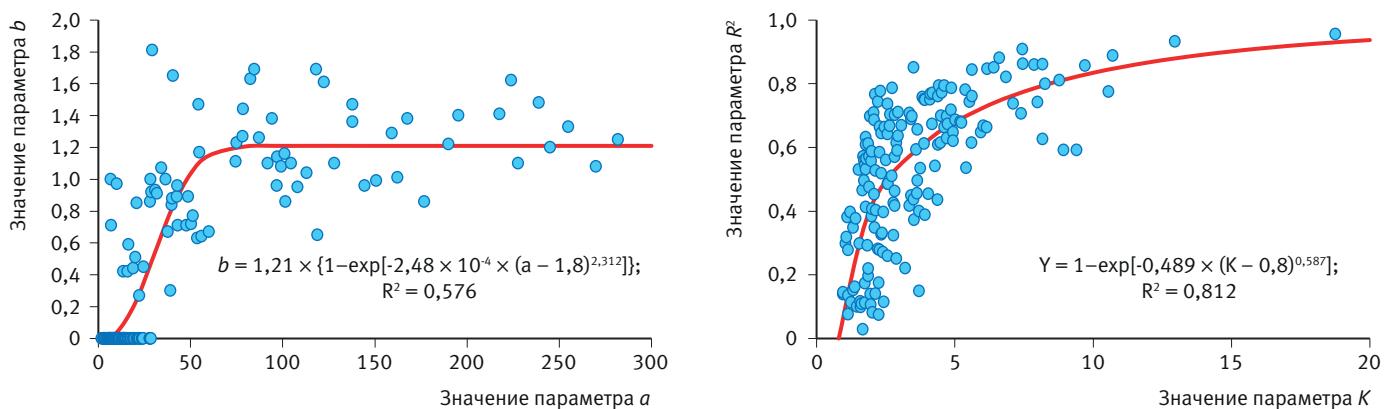


Рис. 6. ХАРАКТЕР СВЯЗИ МЕЖДУ РЯДАМИ ЗНАЧЕНИЙ РАЗЛИЧНЫХ ПАРАМЕТРОВ УРАВНЕНИЯ ВОЗРАСТНОГО ТРЕНДА ДИНАМИКИ РАДИАЛЬНОГО ГОДИЧНОГО ПРИРОСТА ДЕРЕВЬЕВ В СОСНЯКАХ БРУСНИЧНИКОВЫХ МАРИЙ ЭЛ

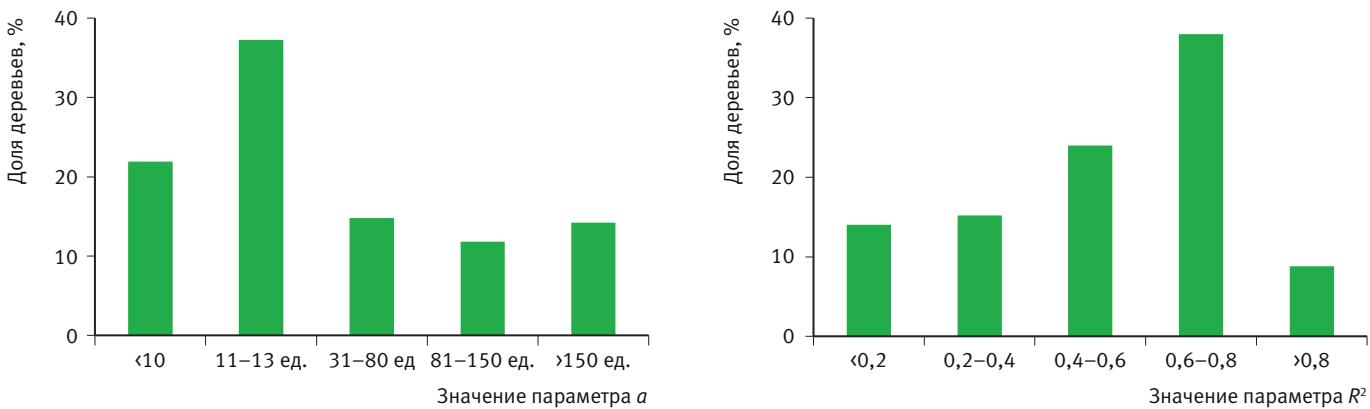


Рис. 7. ГИСТОГРАММЫ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ДЕРЕВЬЕВ В ВЫБОРКЕ ПО ЗНАЧЕНИЯМ ПАРАМЕТРОВ УРАВНЕНИЯ ВОЗРАСТНОГО ТРЕНДА ИХ РАДИАЛЬНОГО ГОДИЧНОГО ПРИРОСТА

будут находиться после сильных засух и других природных аномалий. В результате присутствия в ценопопуляциях экологически разных групп деревьев неизбежно будет происходить, на основе закона Г.Ф. Гаузе [по 9], конкурентное исключение одной из них, что во многом определяет процесс самоорганизации размерной структуры древостоев, полностью подтверждающий справедливость закона единства и борьбы противоположностей.

Расчёты показали, что разделение экологически различающихся групп деревьев по величине их радиального прироста произошло на объекте исследования в сосняке зелёномошниковом в 1965 г. и значительно усилилось после засухи 1972 г. (рис. 8). Сходная картина отмечена и на других объектах. Так, к примеру,

в сосняке брусничниковом кластеризация рядов радиального прироста деревьев, проведённая по его среднему значению за последние 10 лет, показала, что их разделение на размерные группы началось в 1960 г., задолго до засухи 1972 г. (рис. 9). Причиной этого стало снижение темпов роста древостоев, начавшееся в 1950 г., как было показано нами [52], в результате глобальных изменений климата, связанных с извержениями вулканов, к которым деревья оказались более чувствительными, чем используемые метеорологами приборы и методы. Чёткое разделение деревьев на разные группы по характеру динамики их радиального прироста произошло также после интенсивного изреживания древостоев, проведённого на объекте исследования в 1990 г. (рис. 10). Однако через 25 лет между особями

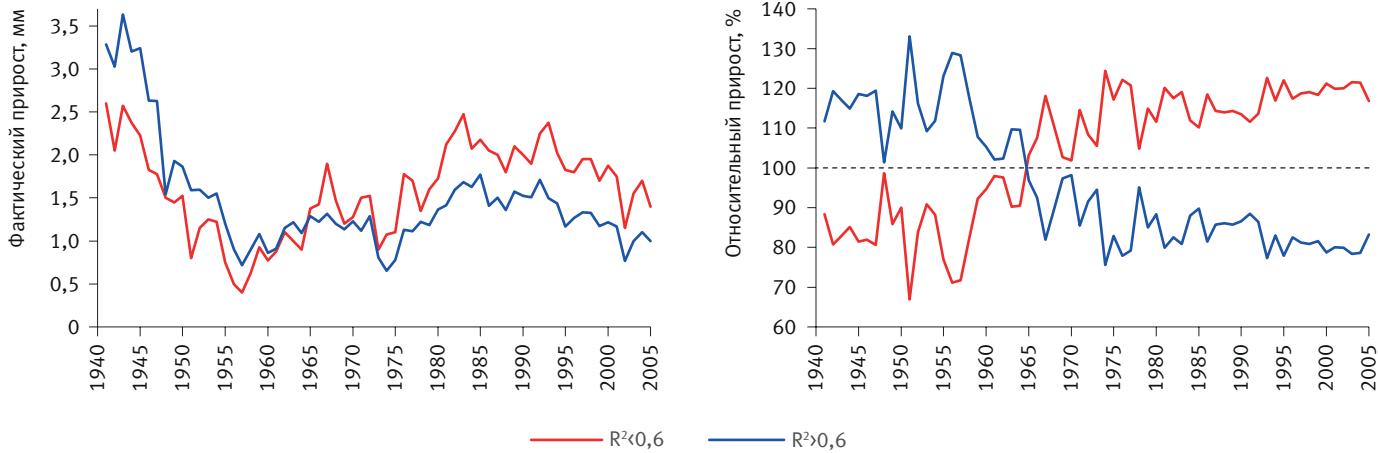


Рис. 8. ДИНАМИКА РАДИАЛЬНОГО ПРИРОСТА ДЕРЕВЬЕВ В СОСНЯКЕ ЗЕЛЁНОМОШНИКОВОМ ЕСТЕСТВЕННОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ, РАЗЛИЧАЮЩИХСЯ ПО ВЕЛИЧИНЕ КОЭФФИЦИЕНТА ДЕТЕРМИНАЦИИ ВОЗРАСТНОГО ТRENDA

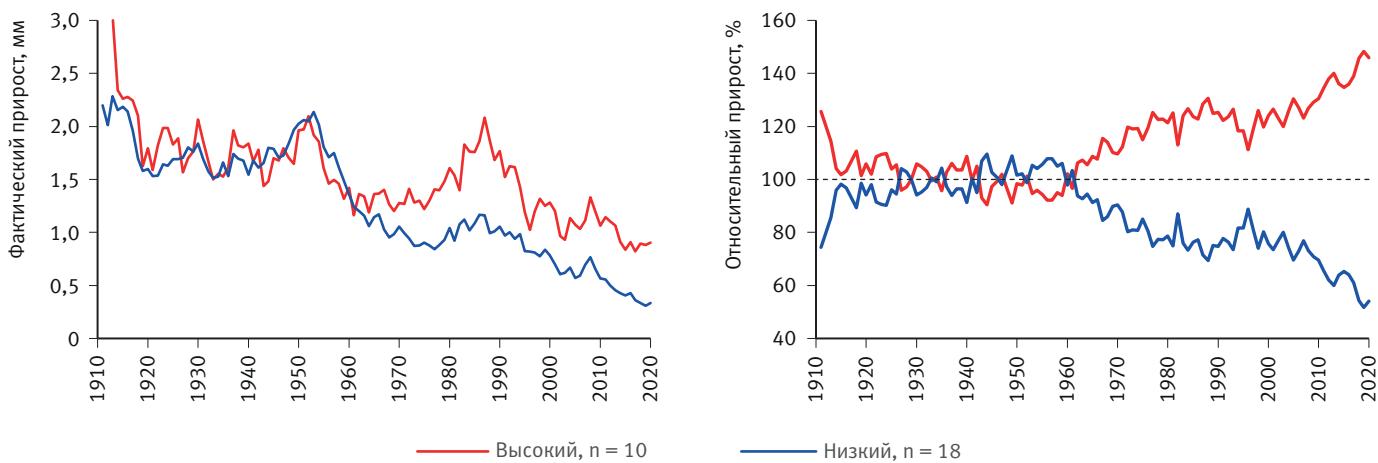


Рис. 9. ДИНАМИКА РАДИАЛЬНОГО ПРИРОСТА ДЕРЕВЬЕВ В СОСНЯКЕ БРУСНИЧНИКОВОМ ЕСТЕСТВЕННОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ, РАЗЛИЧАЮЩИХСЯ ПО ЕГО СРЕДНЕМУ ЗНАЧЕНИЮ ЗА ПОСЛЕДНИЕ 10 ЛЕТ

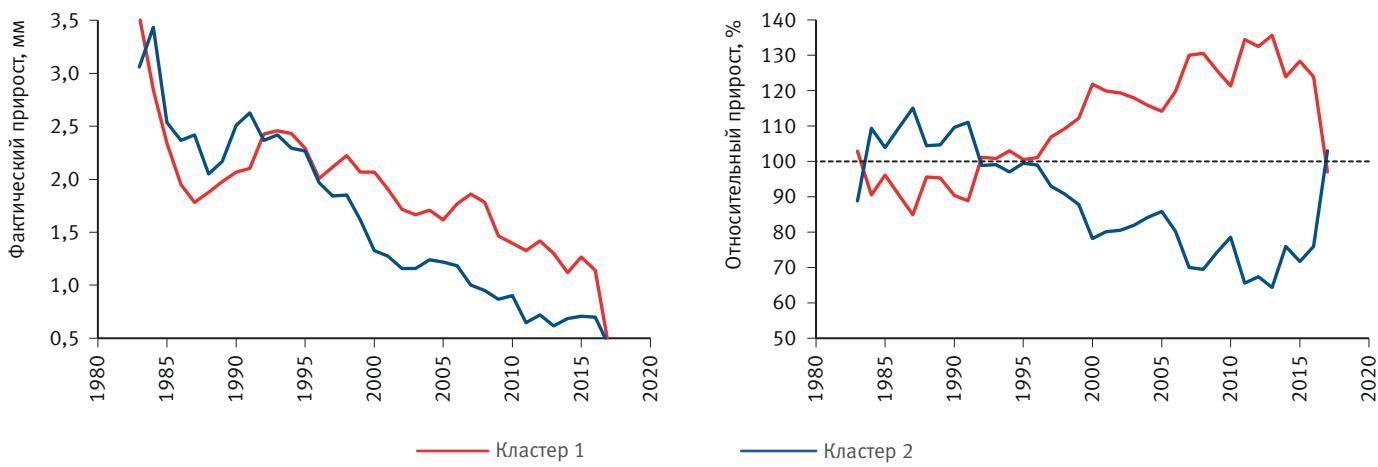


Рис. 10. ДИНАМИКА РАДИАЛЬНОГО ГОДИЧНОГО ПРИРОСТА ДЕРЕВЬЕВ РАЗНЫХ КЛАСТЕРОВ НА ОБЪЕКТЕ ИССЛЕДОВАНИЯ В ГУСТИХ КУЛЬТУРАХ СОСНЫ ПРИ ВЫСОКОЙ ИНТЕНСИВНОСТИ ИХ ИЗРЕЖИВАНИЯ (68–80%)

в ценопопуляции вновь установился паритет, что связано с возросшей конкуренцией их за жизненное пространство в биотопе, на которое они реагируют по-разному.

Изменение величины годичного прироста деревьев происходило, как свидетельствуют приведённые данные, всё время асинхронно по отношению друг к другу, что указывает на различие их ответных реакций на колебания параметров климата. В результате этих различий, которые с большой вероятностью обусловлены генетически, одна группа особей получает преимущество в освоении ресурсов среды над другой, не способной уже восстановить паритет после длительного периода угнетения. Доля участия этих групп деревьев в сложении структуры разных ценопопуляций неодинакова, что существенно отражается на усреднённой картине динамики их радиального прироста.

Выводы

Анализ литературных источников и материалов наших многолетних исследований позволяет сделать следующие выводы:

1. Под самоорганизацией размерной структуры древостоев следует понимать процесс изменения их внутренней упорядоченности за счёт способности генетически разнородных групп деревьев расходиться по собственным экологическим нишам в результате согласованного изменения динамики их радиального годичного прироста, осуществляемый посредством механизма отрицательных обратных связей. Этот процесс, направленный на повышение эффективности использования ценопопуляциями ресурсов среды, обусловлен в большей степени их внутренними свойствами, нежели вариациями климата и внешних воздействий. Он протекает нелинейно с прохождением ряда точек бифуркации и неизбежно приводит к снижению исходного генетического разнообразия в ценопопуляциях, завершаясь распадом старого поколения деревьев.

2. В ходе самоорганизации размерной структуры ценопопуляций происходит внешне хорошо

выраженная дифференциация деревьев на ряд дискретных групп, наследственно отличающихся по экологическим требованиям к условиям среды, одна из которых получает преимущество в освоении её ресурсов над другой, не способной уже восстановить паритет после длительного периода угнетения. В каждой ценопопуляции этот процесс протекает по-разному в зависимости от их исходной густоты и доли участия генетически разных групп деревьев, а также силы воздействия внешнего сигнала и его направленности. Жизненный потенциал деревьев полностью раскрывается при низкой густоте древостоев, при избыточной же их густоте он сильно подавляется.

3. Основными предикторами прироста объёма и массы стволовой древесины в ценопопуляциях сосны обыкновенной являются абсолютно сухая масса хвои деревьев и площадь поверхности их камбия, которые изменяются с возрастом нелинейно, достигая максимальных значений в 40–50 лет, что описывают соответствующие уравнения регрессии. Эти параметры древостоев функционально связаны со средней высотой деревьев, линии регрессионной зависимости которой соответствуют региональной «норме» развития ценопопуляций. Большое положительное отклонение от неё свидетельствует о приближении древостоя к точке бифуркации развития и неизбежном резком переломе его хода, наступающем чаще всего из-за избыточной густоты ценопопуляции.

4. Процесс самоорганизации размерной структуры древостоев целесообразно оценивать по изменению величины среднеквадратического отклонения диаметра деревьев в ценопопуляциях, неуклонно увеличивающейся с их возрастом, а также коэффициентов асимметрии и эксцесса рядов распределения этого таксационного параметра, значения которых изменяются волнобразно. Для выявления закономерностей протекания этого процесса в ценопопуляциях целесообразно использовать также анализ дендрохронологических рядов разных групп деревьев.

5. Деревья в ценопопуляциях сильно различаются между собой по темпам роста и степени

выраженности возрастного тренда радиального прироста. Деревья с чётко выраженным возрастным трендом ($R^2 > 0,6$) обладают низкой конкурентоспособностью и слабо реагируют на колебания условий среды. Они неизбежно отмирают в ходе развития ценопопуляций. Деревья же

со слабовыраженным трендом ($R^2 < 0,6$) чутко реагируют на колебания климата и более конкурентоспособны. Рост каждого дерева, однако, сугубо специфичен и точный долгосрочный прогноз изменения диаметра его ствола практически невозможен.

Благодарности. Авторы признательны к с.-х. наук, заместителю директора по научной работе государственного заповедника «Большая Кокшага» А.В. Исаеву за помощь в сборе материала.

*Финансирование. Работа выполнена за счёт гранта Российского научного фонда № 23-16-00220,
<https://rscf.ru/project/23-16-00220/>*

Список источников

1. Экологические системы. Адаптивная оценка и управление / под ред. К.С. Холинга. – Москва : Мир, 1981. – 398 с.
2. Демаков, Ю.П. Диагностика устойчивости лесных экосистем (методологические и методические аспекты) / Ю.П. Демаков. – Йошкар-Ола : Периодика Марий Эл, 2000. – 416 с.
3. Василенко, Н.А. Самоорганизация древесных ценозов / Н.А. Василенко. – Владивосток : Дальнаука, 2008. – 171 с.
4. Колобов, А.Н. Математическое моделирование процесса самоорганизации пространственно-возрастной структуры древостоя лесных сообществ / А.Н. Колобов, Е.Я. Фрисман // Региональные проблемы. – 2010. – Т. 13. – № 2. – С. 32–36.
5. Василенко, Н.А. Самоорганизация надорганизменных биосистем (на примере растительного покрова и лихенофитотипов) / Н.А. Василенко, И.А. Галанина, А.В. Галанин // Актуальные проблемы гуманитарных и естественных наук. – 2011. – № 10. – С. 35–46.
6. Джейферс, Дж. Введение в системный анализ. Применение в экологии / Дж. Джейферс. – Москва : Мир, 1981. – 256 с.
7. Бигон, М. Экология: особи, популяции, сообщества. – Т. 2 / М. Бигон, Дж. Харпер, К. Таунсенд. – Москва : Мир, 1989. – 477 с.
8. Корзухин, М.Д. Синэкология леса / М.Д. Корзухин, Ф.Н. Семёвский. – Санкт-Петербург : Гидрометеоиздат, 1992. – 192 с.
9. Реймерс, Н.Ф. Экология (теории, законы, правила, принципы и гипотезы) / Н.Ф. Реймерс. – Москва : Россия Молодая, 1994. – 367 с.
10. Винер, Н. Кибернетика, или управление и связь в животном и машине / Н. Винер. – Москва : Советское радио, 1948. – 215 с.
11. Глушков, В.М. О кибернетике как науке / В.М. Глушков // Кибернетика, мышление, жизнь. – Москва : Мысль, 1964. – С. 53–61.
12. Богданов, А.А. Тектология. Всеобщая организационная наука / А.А. Богданов. – Москва : Экономика, 1989. – 304 с.
13. Ферстер, Г. О самоорганизующихся системах и их окружении / Г. Ферстер // Самоорганизующиеся системы. – Москва : Мир, 1964. – С. 113–139.
14. Берталанфи, Л. Общая теория систем: критический обзор / Л. Берталанфи // Исследования по общей теории систем. – Москва : Прогресс, 1969. – С. 23–92.
15. Украинцев, Б.С. Самоуправляемые системы и причинность / Б.С. Украинцев. – Москва : Мысль, 1972. – 254 с.
16. Хакен, Г. Синергетика / Г. Хакен. – Москва : Мир, 1980. – 406 с.
17. Флейшман, Б.С. Основы системологии / Б.С. Флейшман. – Москва : Радио и связь, 1982. – 368 с.
18. Пригожин, И. Порядок из хаоса: Новый диалог человека с природой / И. Пригожин, И. Стенгерс. – Москва : Прогресс, 1986. – 432 с.
19. Астафьев, А.К. Самоорганизация и развитие / А.К. Астафьев // Самоорганизация в природе и обществе. – Москва : Наука, 1988. – С. 3–4.
20. Гутнер, Л.М. Детерминизм и самоорганизация / Л.М. Гутнер // Самоорганизация в природе и обществе. – Москва : Наука, 1988. – С. 20–22.
21. Князева, Е.Н. Законы эволюции и самоорганизации сложных систем / Е.Н. Князев, С.П. Курдюмов. – Москва : Наука, 1994. – 238 с.
22. Тахтаджян, А.Л. Principia tektologica. Принципы организации и трансформации сложных систем: эволюционный подход / А.Л. Тахтаджян. – Санкт-Петербург : СПХФА, 1998. – 118 с.

23. Савинов, А.Б. Биосистемология (системные основы теории эволюции и экологии) / А.Б. Савинов. – Нижний Новгород : изд-во Нижегородского госуниверситета, 2006. – 205 с.
24. Балашов, Е.П. Эволюционный синтез систем / Е.П. Балашов. – Москва : Радио и связь, 1985. – 328 с.
25. Шейкина, О.В. Генетическая структура и дифференциация популяций сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в Среднем и Верхнем Поволжье / О.В. Шейкина // Экологическая генетика. – 2022. – Т. 20. – № 4. – С. 261–270. DOI:10.17816/ecogen110866.
26. Stronger genetic differentiation among within-population genetic groups than among populations in Scots pine provides new insights into within-population genetic structuring / D. Danusevičius, O.P. Rajora, D. Kavaliauskas, V. Baliukas, A. Augustaitis // Scientific Reports. – 2024. – Vol. 14: 2713. DOI:10.1038/s41598-024-52769-y.
27. Синская, Е.Н. Динамика вида / Е.Н. Синская. – Москва, Ленинград : Сельхозгиз, 1948. – 526 с.
28. Сергиевский, С.О. Полиморфизм как универсальная адаптивная стратегия популяций / С.О. Сергиевский // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. – Т. 160. – Москва : Наука, 1982. – С. 41–58.
29. Северцов, А.С. Внутривидовое разнообразие как причина эволюционной стабильности / А.С. Северцов // Журнал общей биологии. – 1990. – Т. 51. – № 5. – С. 579–589.
30. Петров, Е.Г. Эколо-биологические аспекты адаптации и повышения устойчивости лесных экосистем в условиях антропогенного воздействия / Е.Г. Петров // Проблемы устойчивости биологических систем. – Москва : Наука, 1992. – С. 78–85.
31. Драгавцев, В.А. Уроки эволюции генетики растений / В.А. Драгавцев // Биосфера. – 2012. – Т. 4. – № 3. – С. 251–262.
32. Драгавцев, В.А. Экспрессная оценка адаптивности приростов отдельных моноподиальных хвойных деревьев в естественных популяциях / В.А. Драгавцев // Принципы и способы сохранения биологического разнообразия. – Йошкар-Ола : МарГУ, 2019. – С. 5–8.
33. Абакумов, В.А. Иерархичность организации биосфера / В.А. Абакумов // Методические аспекты исследования биосферы. – Москва : Наука, 1975. – С. 159–168.
34. Алексеев, В.В. Биогеоценозы – автогенераторы и триггеры / В.В. Алексеев // Журнал общей биологии. – 1976. – Т. 37. – № 5. – С. 738–744.
35. Детари, Л. Биоритмы / Л. Детари, В. Карцаги. – Москва : Мир, 1984. – 160 с.
36. Ковров, Б.Г. Конкуренция в периодически изменяющейся среде / Б.Г. Ковров, О.А. Черепанов // Журнал общей биологии. – 1979. – Т. 40. – № 2. – С. 246–251.
37. Абросов, Н.С. Экологические механизмы сосуществования и видовой регуляции / Н.С. Абросов, Б.Г. Ковров, О.А. Черепанов. – Новосибирск : Наука, 1982. – 302 с.
38. Михайловский, Г.Е. Понятие энтропии к самовоспроизводящимся биологическим системам / Г.Е. Михайловский // Человек и биосфера. – Вып. 2. – Москва : изд-во МГУ, 1982. – С. 62–78.
39. Бюннинг, Э. Биологические часы (вступительное слово) / Э. Бюннинг // Биологические часы. – Москва : Мир, 1964. – С. 11–26.
40. Санников, С.Н. Дифференциация популяций сосны обыкновенной / С.Н. Санников, И.В. Петрова. – Екатеринбург : Уральское отделение РАН, 2003. – 248 с.
41. Романовский, М.Г. Система вида у древесных растений / М.Г. Романовский, Р.В. Щекалев. – Москва : Товарищество научных изданий КМК, 2014. – 212 с.
42. Мельников, Е.С. Пространственная характеристика колебания прироста в смешанном двухъярусном древостое / Е.С. Мельников // Закономерности роста и производительности древостоя. – Каунас : ЛитНИИЛХ, 1985. – С. 109–111.
43. Вейль, Г. Симметрия / Г. Вейль. – Москва : Наука, 1968. – 192 с.
44. Урманцев, Ю.А. Симметрия природы и природа симметрии (философские и естественно-научные аспекты) / Ю.А. Урманцев. – Москва : Мысль, 1974. – 229 с.

45. Калинин, В.Б. Этюды о порядке и беспорядке / В.Б. Калинин // Химия и жизнь. – 1994. – № 1. – С. 44–46.
46. Гурьянов, М.О. Анализ процессов формирования размерной структуры древостоев методом синергетики / М.О. Гурьянов // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. – 2002. – № 168. – С. 60–67.
47. Кутягин, И.Н. Сосновые леса Северного Приуралья: строение, рост, продуктивность / И.Н. Кутягин. – Сыктывкар : ИБ Коми НЦ УрО РАН, 2018. – 176 с.
48. Манов, А.В. Размерная, возрастная и пространственная структура древостоев постпирогенных среднетаежных сосняков на автоморфных почвах (на примере Республики Коми) / А.В. Манов, И.Н. Кутягин // Сибирский лесной журнал. – 2019. – № 6. – С. 100–110. DOI: 10.15372/SJFS20190611.
49. Кутягин, И.Н. Динамика размерной и возрастной структуры древостоев коренных сосняков Северного Предуралья / И.Н. Кутягин, А.В. Манов // Лесоведение. – 2022. – № 5. – С. 504–519. DOI: 10.31857/S0024114822040064.
50. Крамер, Г. Математические методы статистики / Г. Крамер. – Москва : Мир, 1975. – 648 с.
51. Мауринь, А.М. Проблемы биологического прогнозирования / А.М. Мауринь // Журнал общей биологии. – 1978. – Т. 39. – № 2. – С. 149–159.
52. Демаков, Ю.П. Влияние факторов среды на рост деревьев в сосняках Республики Марий Эл / Ю.П. Демаков. – Йошкар-Ола : ПГТУ, 2023. – 480 с.
53. Бузыкин, А.И. Формирование и смена поколений хвойных / А.И. Бузыкина, Р.Г. Хлебопрос // Пространственно-временная структура лесных биогеоценозов. – Новосибирск : Наука, 1981. – С. 3–13.
54. Демаков, Ю.П. Структура и закономерности развития лесов Республики Марий Эл / Ю.П. Демаков. – Йошкар-Ола : ПГТУ, 2018. – 432 с.
55. Демаков, Ю.П. Закономерности радиального прироста деревьев в приозерных биотопах национального парка «Марий Чодра» / Ю.П. Демаков, Н.В. Андреев // Эко-потенциал. – 2014. – № 3 (7). – С. 48–58.
56. Демаков, Ю.П. Закономерности динамики прироста деревьев сосны в различных типах леса заповедника / Ю.П. Демаков, А.В. Исаев, М.Г. Сафин // Научные труды государственного природного заповедника «Большая Кокшага». – Вып. 7. – Йошкар-Ола : ПГТУ, 2015. – С. 101–138.
57. Горшенин, Н.М. Закономерности внутривидовых взаимосвязей в чистых молодняках сосны, ели и пихты / Н.М. Горшенин // Ботанический журнал. – 1956. – Т. 41. – № 2. – С. 221–229.
58. Комин, Г.Е. Цикличность в динамике прироста деревьев и древостоев сосны таежной зоны Западной Сибири / Г.Е. Комин // Изв. СО АН СССР. Серия биол. науки. – 1970. – Вып. 3. – № 15. – С. 36–44.
59. Комин, Г.Е. Вековой цикл в динамике прироста деревьев / Г.Е. Комин // Радиоуглерод : материалы Всесоюзного совещания. – Вильнюс, 1971. – С. 63–66.
60. Розанов, М.И. Классификация кривых роста сосны обыкновенной / М.И. Розанов // Радиоуглерод : материалы Всесоюзного совещания. – Вильнюс, 1971. – С. 99–101.
61. Розанов, М.И. Кривые роста деревьев как источники информации о некоторых гелиофизических и геофизических процессах / М.И. Розанов // Солнце, электричество, жизнь. – Москва : изд-во МГУ, 1972. – С. 44–48.
62. Битвинская, Т.Т. Дендроклиматические исследования / Т.Т. Битвинская. – Ленинград : Гидрометеоиздат, 1974. – 172 с.
63. Полюшкин, Ю.В. Изменчивость радиального прироста древостоев как источник информации для прогнозирования динамики экосистем / Ю.В. Полюшкин // Проблемы прогностических исследований природных явлений. – Новосибирск : Наука, 1979. – С. 154–167.
64. Карпавичюс, И.А. Связь изменчивости радиального прироста сосны обыкновенной с морфологическими признаками / И.А. Карпавичюс // Дендрохронология и дендроклиматология. – Новосибирск : Наука, 1986. – С. 86–90.
65. Эйтинген, Г.Р. Избранные труды / Г.Р. Эйтинген. – Москва : Сельхозиздат, 1962. – 500 с.
66. Хильми, Г.Ф. Биогеофизическая теория и прогноз самоизреживания леса / Г.Ф. Хильми. – Москва : изд-во АН СССР, 1955. – 86 с.

67. Хильми, Г.Ф. Теоретическая биогеофизика леса / Г.Ф. Хильми. – Москва : изд-во АН СССР, 1957. – 206 с.
68. Хильми, Г.Ф. Основы физики биосфера / Г.Ф. Хильми. – Ленинград : Гидрометеоиздат, 1966. – 300 с.
69. Джансенитов, К.К. Конкуренция и периодичность процесса естественного изреживания леса / К.К. Джансенитов, В.В. Кузьмичев, Ю.В. Кибардин // Лесоведение. – 1976. – № 4. – С. 3–8.
70. Галицкий, В.В. О моделировании роста растений / В.В. Галицкий, А.С. Комаров // Изв. АН СССР. Сер. биол. – 1979. – № 5. – С. 714–723.
71. Галицкий, В.В. О моделировании продукционного процесса в растительном сообществе / В.В. Галицкий // Моделирование биогеоценотических процессов. – Москва : Наука, 1981. – С. 104–118.
72. Рогозин, М.В. Развитие древостоев. Модели, законы, гипотезы / М.В. Рогозин, Г.С. Разин. – Пермь : Пермский ГНИУ, 2015. – 277 с.
73. Дарвин, Ч. Происхождение видов / Ч. Дарвин. – Москва, Ленинград : Сельхозгиз, 1937. – 608 с.
74. Галл, Я.М. Борьба за существование как фактор эволюции / Я.М. Галл. – Ленинград : Наука, 1976. – 155 с.
75. Макаренко, А.А. О срастании корневых систем в сосновых насаждениях Казахского мелкосопочника / А.А. Макаренко // Агробиология. – 1962. – № 6. – С. 939–941.
76. Савельева, Л.С. Срастание корневых систем древесных пород / Л.С. Савельева. – Москва : Лесная промышленность, 1969. – 72 с.
77. Колтунова, А.И. О формировании горизонтальной структуры и срастании корневых систем в древостоях сосны / А.И. Колтунова // Эко-потенциал. – 2013. – № 3–4. – С. 136–142.
78. Усольцев, В.А. Срастание корневых систем деревьев: экология, биология, моделирование / В.А. Усольцев // Сибирский лесной журнал. – 2025. – № 2. – С. 20–46. DOI: 10.15372/SJFS20250202.
79. Ткаченко, М.Е. Общее лесоводство / М.Е. Ткаченко. – Москва : Гослестехиздат, 1939. – 746 с.
80. Морозов, Г.Ф. Учение о лесе. – изд. 7-е / Г.Ф. Морозов. – Москва, Ленинград : Гослесбумиздат, 1949. – 455 с.
81. Нестеров, В.Г. Вопросы современного лесоводства / В.Г. Нестеров. – Москва : Сельхозгиз, 1961. – 384 с.
82. Сукачёв, В.Н. Проблемы фитоценологии : избр. тр. – Т. 3 / В.Н. Сукачёв. – Ленинград : Наука, 1975. – 544 с.
83. Мелехов, И.С. Лесоведение / И.С. Мелехов. – Москва : Лесная промышленность, 1980. – 406 с.
84. Кузьмичев, В.В. Закономерности роста древостоев / В.В. Кузьмичев. – Новосибирск : Наука, 1977. – 160 с.
85. Кузьмичев, В.В. Закономерности динамики древостоев: принципы и модели / В.В. Кузьмичев. – Новосибирск : Наука, 2013. – 208 с.
86. Лосицкий, К.Б. Эталонные леса / К.Б. Лосицкий, В.С. Чуенков. – Москва : Лесная промышленность, 1980. – 192 с.
87. Четвериков, А.Н. Моделирование лесных биогеоценозов / А.Н. Четвериков // Математическое моделирование биогеоценотических процессов. – Москва : Наука, 1985. – С. 37–51.
88. Свиражев, Ю.М. Устойчивость биологических сообществ / Ю.М. Свиражев, Д.О. Логофет. – Москва : Наука, 1978. – 352 с.
89. Саликов, Н.Я. Полнота как норматив режима формирования древостоев / Н.Я. Саликов, В.М. Ашметков // Лесное хозяйство. – 1985. – № 10. – С. 52–54.
90. Свиражев, Ю.М. Нелинейные волны, диссипативные структуры и катастрофы в экологии / Ю.М. Свиражев. – Москва : Наука, 1987. – 368 с.
91. Казимиров, Н.И. Экологическая продуктивность сосновых лесов: математическая модель / Н.И. Казимиров. – Петрозаводск : КФ РАН, 1995. – 132 с.
92. Демаков, Ю.П. Упрощенный способ оценки площадей районов поселений стволовых вредителей сосны и ели / Ю.П. Демаков // Экспресс-информация ЦБНТИ Госкомлеса СССР. – 1988. – Вып. 11. – С. 8–11.
93. Использование аллометрических зависимостей для оценки фитомассы различных фракций деревьев и моделирования их динамики / Ю.П. Демаков, А.С. Пуряев, В.Л. Черных, Л.В. Черных // Вестник Поволжского государственного технологического университета. Сер.: Лес. Экология. Природопользование. – 2015. – № 2. – С. 19–36.

94. Демаков, Ю.П. Многолетняя динамика годичного прироста деревьев сосны обыкновенной в лесах Республики Марий Эл / Ю.П. Демаков, А.И. Прягунова, Е.С. Шарапов // Свидетельство о регистрации базы данных RU № 2023624781 от 20.12.2023 г.
95. Дрейпер, Н. Прикладной регрессионный анализ / Н. Дрейпер, Г. Смит. – Москва : Статистика, 1973. – 392 с.
96. Лакин, Г.Ф. Биометрия / Г.Ф. Лакин. – Москва : Высшая школа, 1980. – 293 с.
97. Факторный, дискриминантный и кластерный анализ / Дж. О. Ким, Ч.У. Мьюллер, У.Р. Клекка, М.С. Олдендерфер, Р.К. Блэшфилд. – Москва : Финансы и статистика, 1989. – 215 с.
98. Зайцев, Г.Н. Математический анализ биологических данных / Г.Н. Зайцев. – Москва : Высшая школа, 1991. – 182 с.
99. Гринин, А.С. Математическое моделирование в экологии / А.С. Гринин, Н.А. Орехов, В.Н. Новиков. – Москва : ЮНИТИ-ДАНА, 2003. – 269 с.
100. Демаков, Ю.П. Влияние сосновой вершинной смолевки на динамику отпада в сосновых насаждениях / Ю.П. Демаков // Лесоведение. – 1994. – № 4. – С. 54–60.
101. Демаков, Ю.П. Сосновая вершинная смолевка в лесах Республики Марий Эл / Ю.П. Демаков // Лесное хозяйство. – 1996. – № 2. – С. 47–49.
102. Демаков, Ю.П. Сосновая вершинная смолевка: биология, экология и роль в лесных экосистемах Марийского Полесья / Ю.П. Демаков // Научные труды государственного природного заповедника «Большая Кокшага». – Вып. 3. – Йошкар-Ола : ПГТУ, 2008. – С. 274–344.
103. Третьяков, Н.В. Закон единства в строении насаждений / Н.В. Третьяков. – Москва, Ленинград : Новая деревня, 1927. – 113 с.
104. Орлов, М.М. Лесная таксация / М.М. Орлов. – Москва, Ленинград : Новая деревня, 1929. – 532 с.
105. Анучин, Н.П. Лесная таксация / Н.П. Анучин. – Москва, Ленинград : Гослесбумиздат, 1960. – 531 с.
106. Демаков, Ю.П. Эколо-ресурсный потенциал древостоев лесообразующих пород Среднего Поволжья / Ю.П. Демаков, А.В. Исаев, В.Л. Черных // Вестник Поволжского государственного технологического университета. Серия: Лес. Экология. Природопользование. – 2014. – № 4 (24). – С. 5–20.
107. Демаков, Ю.П. Результаты многолетних опытов по созданию и выращиванию культур сосны обыкновенной в Республике Марий Эл / Ю.П. Демаков. – Йошкар-Ола : ПГТУ, 2022. – 242 с.
108. Кан-Ихи-Сакай. Конкурентоспособность растений, ее наследуемость и некоторые связанные с ней проблемы / Кан-Ихи-Сакай // Механизмы биологической конкуренции. – Москва : Мир, 1964. – С. 309–331.
109. Harper, J.L. The effects of neighbors / J.L. Harper // Population Biology of Plants. – London : Academic Press, 1977. – P. 151–347.
110. Keddy, P.A. Competitive hierarchies and centrifugal organization in plant communities / P.A. Keddy // Perspectives on Plant Competition (J.B. Grace and D. Tilman eds.). – San Diego : Academic Press, CA, 1990. – P. 266–290.
111. Wedin, D. Competition among grasses along a nitrogen gradient: initial conditions and mechanisms of competition / D. Wedin, D. Tilman // Ecol. Monogr. – 1993. – Vol. 63. – P. 199–229. DOI:10.1139/b01-118.
112. Романовский, М.Г. Продукционный бюджет кроны дерева: гиганты и карлики в древостое / М.Г. Романовский, Р.В. Щекалев // Лесоведение. – 2016. – № 6. – С. 438–444.

References

1. Ekologicheskie sistemy. Adaptivnaya ocenka i upravlenie / pod red. K.S. Holinga. – Moskva : Mir, 1981. – 398 s.
2. Demakov, Yu.P. Diagnostika ustojchivosti lesnyh ekosistem (metodologicheskie i metodicheskie aspekty) / Yu.P. Demakov. – Joshkar-Ola : Periodika Marij El, 2000. – 416 s.
3. Vasilenko, N.A. Samoorganizaciya drevesnyh cenozov / N.A. Vasilenko. – Vladivostok : Dal'nauka, 2008. – 171 s.

4. Kolobov, A.N. Matematicheskoe modelirovaniye processa samoorganizacii prostranstvenno-vozrastnoy struktury drevostoya lesnykh soobshchestv / A.N. Kolobov, E.Ya. Frisman // Regional'nye problemy. – 2010. – T. 13. – № 2. – S. 32–36.
5. Vasilenko, N.A. Samoorganizaciya nadorganizmennykh biosistem (na primere rastitel'nogo pokrova i liheniobiota) / N.A. Vasilenko, I.A. Galanina, A.V. Galanin // Aktual'nye problemy gumanitarnykh i estestvennykh nauk. – 2011. – № 10. – S. 35–46.
6. Dzheffers, Dzh. Vvedenie v sistemnyj analiz. Primenenie v ekologii / Dzh. Dzheffers. – Moskva : Mir, 1981. – 256 s.
7. Bigon, M. Ekologiya: osobi, populyacii, soobshchestva. – T. 2 / M. Bigon, Dzh. Harper, K. Taunsend. – Moskva : Mir, 1989. – 477 s.
8. Korzuhin, M.D. Sinekologiya lesa / M.D. Korzuhin, F.N. Semevskij. – Sankt-Peterburg : Gidrometeoizdat, 1992. – 192 s.
9. Rejmers, N.F. Ekologiya (teorii, zakony, pravila, principy i gipotezy) / N.F. Rejmers. – Moskva : Rossiya Molodaya, 1994. – 367 s.
10. Viner, N. Kibernetika, ili upravlenie i svyaz' v zhivotnom i mashine / N. Viner. – Moskva : Sovetskoe radio, 1948. – 215 s.
11. Glushkov, V.M. O kibernetike kak nauke / V.M. Glushkov // Kibernetika, myshlenie, zhizn'. – Moskva : Mysl', 1964. – S. 53–61.
12. Bogdanov, A.A. Tektologiya. Vseobshchaya organizacionnaya nauka / A.A. Bogdanov. – Moskva : Ekonomika, 1989. – 304 s.
13. Ferster, G. O samoorganizuyushchihся sistemах и их окружении / G. Ferster // Samoorganizuyushchiesya sistemy. – Moskva : Mir, 1964. – S. 113–139.
14. Bertalanfi, L. Obshchaya teoriya sistem: kriticheskij obzor / L. Bertalanfi // Issledovaniya po obshchej teorii sistem. – Moskva : Progress, 1969. – S. 23–92.
15. Ukraincev, B.S. Samoupravlyayemye sistemy i prichinnost' / B.S. Ukraincev. – Moskva : Mysl', 1972. – 254 s.
16. Haken, G. Sinergetika / G. Haken. – Moskva : Mir, 1980. – 406 s.
17. Flejshman, B.S. Osnovy sistemologii / B.S. Flejshman. – Moskva : Radio i svyaz', 1982. – 368 s.
18. Prigozhin, I. Poryadok iz haosa: Novyy dialog cheloveka s prirodoj / I. Prigozhin, I. Stengers. – Moskva : Progress, 1986. – 432 s.
19. Astaf'ev, A.K. Samoorganizaciya i razvitiye / A.K. Astaf'ev // Samoorganizaciya v prirode i obshchestve. – Moskva : Nauka, 1988. – S. 3–4.
20. Gutner, L.M. Determinizm i samoorganizaciya / L.M. Gutner // Samoorganizaciya v prirode i obshchestve. – Moskva : Nauka, 1988. – S. 20–22.
21. Knyazeva, E.N. Zakony evolyuciis i samoorganizacii slozhnykh sistem / E.N. Knyazev, S.P. Kurdyumov. – Moskva : Nauka, 1994. – 238 s.
22. Tahtadzhyan, A.L. Principia tektologica. Principy organizacii i transformacii slozhnykh sistem: evolyucionnyj podhod / A.L. Tahtadzhyan. – Sankt-Peterburg : SPHFA, 1998. – 118 s.
23. Savinov, A.B. Biosistemologiya (sistemye osnovy teorii evolyucii i ekologii) / A.B. Savinov. – Nizhnij Novgorod : izd-vo Nizhegorodskogo gosuniversiteta, 2006. – 205 s.
24. Balashov, E.P. Evolyucionnyj sintez sistem / E.P. Balashov. – Moskva : Radio i svyaz', 1985. – 328 s.
25. Shejkina, O.V. Geneticheskaya struktura i differenciatsiya populyacij sosny obyknovennoj (*Pinus sylvestris* L.) v Sredнем i Verhnem Povolzh'e / O.V. Shejkina // Ekologicheskaya genetika. – 2022. – T. 20. – № 4. – S. 261–270. DOI:10.17816/ecogen110866.
26. Stronger genetic differentiation among within population genetic groups than among populations in Scots pine provides new insights into within population genetic structuring / D. Danusevičius, O.P. Rajora, D. Kavalaiuskas, V. Baliukas, A. Augustaitis // Scientific Reports. – 2024. – Vol.14: 2713. DOI:10.1038/s41598-024-52769-y.
27. Sinskaya, E.N. Dinamika vida / E.N. Sinskaya. – Moskva, Leningrad : Sel'hozgiz, 1948. – 526 s.
28. Sergievskij, S.O. Polimorfizm kak universal'naya adaptivnaya strategiya populyacij / S.O. Sergievskij // Tr. Zool. in-ta AN SSSR. – T. 160. – Moskva : Nauka, 1982. – S. 41–58.

29. Severcov, A.S. Vnutrividovoe raznoobrazie kak prichina evolyucionnoj stabil'nosti / A.S. Severcov // Zhurnal obshchej biologii. – 1990. – T. 51. – № 5. – S. 579–589.
30. Petrov, E.G. Ekologo-biologicheskie aspekty adaptacii i povysheniya ustojchivosti lesnyh ekosistem v usloviyah antropogenного vozdejstviya / E.G. Petrov // Problemy ustojchivosti biologicheskikh sistem. – Moskva : Nauka, 1992. – S. 78–85.
31. Dragavcev, V.A. Uroki evolyucii genetiki rastenij / V.A. Dragavcev // Biosfera. – 2012. – T. 4. – № 3. – S. 251–262.
32. Dragavcev, V.A. Ekspressnaya ocenka adaptivnosti priostov otdel'nyh monopodial'nyh hvojnyh derev'ev v estestvennyh populyaciyah / V.A. Dragavcev // Principy i sposoby sohraneniya biologicheskogo raznoobraziya. – Joshkar-Ola : MarGU, 2019. – S. 5–8.
33. Abakumov, V.A. Ierarhichnost' organizacii biosfery / V.A. Abakumov // Metodicheskie aspekty issledovaniya biosfery. – Moskva : Nauka, 1975. – S. 159–168.
34. Alekseev, V.V. Biogeocenozy – avtogeneratedatory i triggery / V.V. Alekseev // Zhurnal obshchej biologii. – 1976. – T. 37. – № 5. – S. 738–744.
35. Detari, L. Bioritm / L. Detari, V. Karcagi. – Moskva : Mir, 1984. – 160 s.
36. Kovrov, B.G. Konkurenciya v periodicheski izmenayushchiesya srede / B.G. Kovrov, O.A. Cherepanov // Zhurnal obshchej biologii. – 1979. – T. 40. – № 2. – S. 246–251.
37. Abrossov, N.S. Ekologicheskie mekhanizmy sosushchestvovaniya i vidovoj regulyacii / N.S. Abrossov, B.G. Kovrov, O.A. Cherepanov. – Novosibirsk : Nauka, 1982. – 302 s.
38. Mihajlovskij, G.E. Ponyatie entropii k samovosprievodyashchimsya biologicheskim sistemam / G.E. Mihajlovskij // Chelovek i biosfera. – Vyp. 2. – Moskva : izd-vo MGU, 1982. – S. 62–78.
39. Byunning, E. Biologicheskie chasy (vstupitel'noe slovo) / E. Byunning // Biologicheskie chasy. – Moskva : Mir, 1964. – S. 11–26.
40. Sannikov, S.N. Differenciaciya populyacij sosny obyknovennoj / S.N. Sannikov, I.V. Petrova. – Ekaterinburg : Ural'skoe otdelenie RAN, 2003. – 248 s.
41. Romanovskij, M.G. Sistema vida u drevesnyh rastenij / M.G. Romanovskij, R.V. Shchekalev. – Moskva : Tovarishchestvo nauchnyh izdanij KMK, 2014. – 212 s.
42. Mel'nikov, E.S. Prostranstvennaya harakteristika kolebaniya prirosta v smeshannom dvuh"yarusnom drevostoe / E.S. Mel'nikov // Zakonomernosti rosta i proizvoditel'nosti drevostoev. – Kaunas : LitNIILH, 1985. – S. 109–111.
43. Vejl', G. Simmetriya / G. Vejl'. – Moskva : Nauka, 1968. – 192 s.
44. Urmancev, Yu.A. Simmetriya prirody i priroda simmetrii (filosofskie i estestvenno-nauchnye aspekty) / Yu.A. Urmancev. – Moskva : Mysl', 1974. – 229 s.
45. Kalinin, V.B. Etyudy o poryadke i besporyadke / V.B. Kalinin // Himiya i zhizn'. – 1994. – № 1. – S. 44–46.
46. Gur'yanov, M.O. Analiz processov formirovaniya razmernoj struktury drevostoev metodom sinergetiki / M.O. Gur'yanov // Izvestiya Sankt-Peterburgskoj lesotekhnicheskoy akademii. – 2002. – № 168. – S. 60–67.
47. Kutyavin, I.N. Sosnovye lesa Severnogo Priural'ya: stroenie, rost, produktivnost' / I.N. Kutyavin. – Syktyvkar : IB Komi NC UrO RAN, 2018. – 176 s.
48. Manov, A.V. Razmernaya, vozrastnaya i prostranstvennaya struktura drevostoev postpirogennyh srednetaezhnyh sosnyakov na avtomorfnyh pochvah (na primere Respubliki Komi) / A.V. Manov, I.N. Kutyavin // Sibirskij lesnoj zhurnal. – 2019. – № 6. – S. 100–110. DOI: 10.15372/SJFS20190611.
49. Kutyavin, I.N. Dinamika razmernoj i vozrastnoj struktury drevostoev korennyh sosnyakov Severnogo Predural'ya / I.N. Kutyavin, A.V. Manov // Lesovedenie. – 2022. – № 5. – S. 504–519. DOI: 10.31857/S0024114822040064.
50. Kramer, G. Matematicheskie metody statistiki / G. Kramer. – Moskva : Mir, 1975. – 648 s.
51. Maurin', A.M. Problemy biologicheskogo prognozirovaniya / A.M. Maurin' // Zhurnal obshchej biologii. – 1978. – T. 39. – № 2. – S. 149–159.

52. Demakov, Yu.P. Vliyanie faktorov sredy na rost derev'ev v sosnyakah Respubliki Marij El / Yu.P. Demakov. – Joshkar-Ola : PGTU, 2023. – 480 s.
53. Buzykin, A.I. Formirovanie i smena pokolenij hvojnyh / A.I. Buzykina, R.G. Hlebopros // Prostranstvenno-vremennaya struktura lesnyh biogeocenozov. – Novosibirsk : Nauka, 1981. – S. 3–13.
54. Demakov, Yu.P. Struktura i zakonomernosti razvitiya lesov Respubliki Marij El / Yu.P. Demakov. – Joshkar-Ola : PGTU, 2018. – 432 s.
55. Demakov, Yu.P. Zakonomernosti radial'nogo prirosta derev'ev v piozernyh biotopah nacional'nogo parka «Marij Chodra» / Yu.P. Demakov, N.V. Andreev // Eko-potencial. – 2014. – № 3 (7). – S. 48–58.
56. Demakov, Yu.P. Zakonomernosti dinamiki prirosta derev'ev sosny v razlichnyh tipah lesa zapovednika / Yu.P. Demakov, A.V. Isaev, M.G. Safin // Nauchnye trudy gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika «Bol'shaya Kokshaga». – Vyp. 7. – Joshkar-Ola : PGTU, 2015. – S. 101–138.
57. Gorshenin, N.M. Zakonomernosti vnutrividovyh vzaimosvyazej v chistyh molodnyakah sosny, eli i pihty / N.M. Gorshenin // Botanicheskij zhurnal. – 1956. – T. 41. – № 2. – S. 221–229.
58. Komin, G.E. Ciklichnost' v dinamike prirosta derev'ev i drevostoev sosny taezhnoj zony Zapadnoj Sibiri / G.E. Komin // Izv. SO AN SSSR. Seriya biol. nauki. – 1970. – Vyp. 3. – № 15. – S. 36–44.
59. Komin, G.E. Vekovoj cikl v dinamike prirosta derev'ev / G.E. Komin // Radiouglerod : materialy Vsesoyuznogo soveshchaniya. – Vil'nyus, 1971. – S. 63–66.
60. Rozanov, M.I. Klassifikaciya krivyh rosta sosny obyknovennoj / M.I. Rozanov // Radiouglerod : materialy Vsesoyuznogo soveshchaniya. – Vil'nyus, 1971. – S. 99–101.
61. Rozanov, M.I. Krivye rosta derev'ev kak istochniki informacii o nekotoryh geliofizicheskikh i geofizicheskikh processakh / M.I. Rozanov // Solnce, elektrichestvo, zhizn'. – Moskva : izd-vo MGU, 1972. – S. 44–48.
62. Bitvinskis, T.T. Dendroklimaticeskie issledovaniya / T.T. Bitvinskis. – Leningrad : Gidrometeoizdat, 1974. – 172 s.
63. Polyushkin, Yu.V. Izmenchivost' radial'nogo prirosta drevostoev kak istochnik informacii dlya prognozirovaniya dinamiki ekosistem / Yu.V. Polyushkin // Problemy prognosticheskikh issledovanij prirodnyh yavlenij. – Novosibirsk : Nauka, 1979. – S. 154–167.
64. Karpavichyus, I.A. Svyaz' izmenchivosti radial'nogo prirosta sosny obyknovennoj s morfologicheskimi priznakami / I.A. Karpavichyus // Dendrochronologiya i dendroklimatologiya. – Novosibirsk : Nauka, 1986. – S. 86–90.
65. Ejtingen, G.R. Izbrannye trudy / G.R. Ejtingen. – Moskva : Sel'hozizdat, 1962. – 500 s.
66. Hil'mi, G.F. Biogeofizicheskaya teoriya i prognoz samoizrezhivaniya lesa / G.F. Hil'mi. – Moskva : izd-vo AN SSSR, 1955. – 86 s.
67. Hil'mi, G.F. Teoreticheskaya biogeofizika lesa / G.F. Hil'mi. – Moskva : izd-vo AN SSSR, 1957. – 206 s.
68. Hil'mi, G.F. Osnovy fiziki biosfery / G.F. Hil'mi. – Leningrad : Gidrometeoizdat, 1966. – 300 s.
69. Dzhanseitov, K.K. Konkurenciya i periodichnost' processa estestvennogo izrezhivaniya lesa / K.K. Dzhanseitov, V.V. Kuz'michev, Yu.V. Kibardin // Lesovedenie. – 1976. – № 4. – S. 3–8.
70. Galickij, V.V. O modelirovaniyu rosta rastenij / V.V. Galickij, A.S. Komarov // Izv. AN SSSR. Ser. biol. – 1979. – № 5. – S. 714–723.
71. Galickij, V.V. O modelirovaniyu produkcionnogo processa v rastitel'nom soobshchestve / V.V. Galickij // Modelirovanie biogeocenoticheskikh processov. – Moskva : Nauka, 1981. – S. 104–118.
72. Rogozin, M.V. Razvitie drevostoev. Modeli, zakony, gipotezy / M.V. Rogozin, G.S. Razin. – Perm' : Permskij GNIU, 2015. – 277 s.
73. Darvin, Ch. Proiskhozhdenie vidov / Ch. Darvin. – Moskva, Leningrad : Sel'hozgiz, 1937. – 608 s.
74. Gall, Ya.M. Bor'ba za sushchestvovanie kak faktor evolyucii / Ya.M. Gall. – Leningrad : Nauka, 1976. – 155 s.
75. Makarenko, A.A. O srastanii kornevych sistem v sosnovykh nasazhdennyah Kazahskogo melkosopochnika / A.A. Makarenko // Agrobiologiya. – 1962. – № 6. – S. 939–941.

76. Savel'eva, L.S. Srastanie kornevih sistem drevesnyh porod / L.S. Savel'eva. – Moskva : Lesnaya promyshlennost', 1969. – 72 s.
77. Koltunova, A.I. O formirovaniii gorizonta'noj struktury i srastanii kornevih sistem v drevostoyah sosny / A.I. Koltunova // Eko-potencial. – 2013. – № 3–4. – S. 136–142.
78. Usol'cev, V.A. Srastanie kornevih sistem derev'ev: ekologiya, biologiya, modelirovanie / V.A. Usol'cev // Sibirskij lesnoj zhurnal. – 2025. – № 2. – S. 20–46. DOI: 10.15372/SJFS20250202.
79. Tkachenko, M.E. Obshchee lesovedstvo / M.E. Tkachenko. – Moskva : Goslestekhizdat, 1939. – 746 s.
80. Morozov, G.F. Uchenie o lese. – izd. 7-e / G.F. Morozov. – Moskva, Leningrad : Goslesbumizdat, 1949. – 455 s.
81. Nesterov, V.G. Voprosy sovremennoogo lesovedstva / V.G. Nesterov. – Moskva : Sel'hozgiz, 1961. – 384 s.
82. Sukachyov, V.N. Problemy fitocenologii : izbr. tr. – T. 3 / V.N. Sukachyov. – Leningrad : Nauka, 1975. – 544 s.
83. Melekhov, I.S. Lesovedenie / I.S. Melekhov. – Moskva : Lesnaya promyshlennost', 1980. – 406 s.
84. Kuz'michev, V.V. Zakonomernosti rosta drevostoev / V.V. Kuz'michev. – Novosibirsk : Nauka, 1977. – 160 s.
85. Kuz'michev, V.V. Zakonomernosti dinamiki drevostoev: principy i modeli / V.V. Kuz'michev. – Novosibirsk : Nauka, 2013. – 208 s.
86. Losickij, K.B. Etalonne lesa / K.B. Losickij, V.S. Chuenkov. – Moskva : Lesnaya promyshlennost', 1980. – 192 s.
87. Chetverikov, A.N. Modelirovanie lesnyh biogeocenozov / A.N. Chetverikov // Matematicheskoe modelirovanie biogeocenoticheskikh processov. – Moskva : Nauka, 1985. – S. 37–51.
88. Svirezhev, Yu.M. Ustojchivost' biologicheskikh soobshchestv / Yu.M. Svirezhev, D.O. Logofet. – Moskva : Nauka, 1978. – 352 s.
89. Salikov, N.Ya. Polnota kak normativ rezhima formirovaniya drevostoev / N.Ya. Salikov, V.M. Ashmetkov // Lesnoe hozyajstvo. – 1985. – № 10. – S. 52–54.
90. Svirezhev, Yu.M. Nelinejnye volny, dissipativnye struktury i katastrofy v ekologii / Yu.M. Svirezhev. – Moskva : Nauka, 1987. – 368 s.
91. Kazimirov, N.I. Ekologicheskaya produktivnost' sosnovyh lesov: matematicheskaya model' / N.I. Kazimirov. – Petrozavodsk : KF RAN, 1995. – 132 s.
92. Demakov, Yu.P. Uproshchennyj sposob ocenki ploshchadej rajonov poselenij stvolovyh vreditelej sosny i eli / Yu.P. Demakov // Ekspress-informaciya CBNTI Goskomlesa SSSR. – 1988. – Vyp. 11. – S. 8–11.
93. Ispol'zovanie allometricheskikh zavisimostej dlya ocenki fitomassy razlichnyh frakcij derev'ev i modelirovaniya ih dinamiki / Yu.P. Demakov, A.S. Puryaev, V.L. Chernyj, L.V. Chernyj // Vestnik Povolzhskogo gosudarstvennogo tekhnologicheskogo universiteta. Ser.: Les. Ekologiya. Prirodopol'zovanie. – 2015. – № 2. – S. 19–36.
94. Demakov, Yu.P. Mnogoletnyaya dinamika godichnogo prirosta derev'ev sosny obyknovennoj v lesah Respubliki Marij El / Yu.P. Demakov, A.I. Prygunova, E.S. Sharapov // Svidetel'stvo o registracii bazy dannyh RU № 2023624781 ot 20.12.2023 g.
95. Drejper, N. Prikladnoj regressionnyj analiz / N. Drejper, G. Smit. – Moskva : Statistika, 1973. – 392 s.
96. Lakin, G.F. Biometrija / G.F. Lakin. – Moskva : Vysshaya shkola, 1980. – 293 s.
97. Faktornyj, diskriminantnyj i klasternyj analiz / Dzh. O. Kim, Ch.U. Myuller, U.R. Klekka, M.S. Oldenderfer, R.K. Bleshfield. – Moskva : Finansy i statistika, 1989. – 215 s.
98. Zajcev, G.N. Matematicheskij analiz biologicheskikh dannyh / G.N. Zajcev. – Moskva : Vysshaya shkola, 1991. – 182 s.
99. Grinin, A.S. Matematicheskoe modelirovanie v ekologii / A.S. Grinin, N.A. Orehov, V.N. Novikov. – Moskva : YuNITI-DANA, 2003. – 269 s.
100. Demakov, Yu.P. Vliyanie sosnovoj vershinnoj smolevki na dinamiku otpada v sosnovyh nasazhdenniyah / Yu.P. Demakov // Lesovedenie. – 1994. – № 4. – S. 54–60.
101. Demakov, Yu.P. Sosnovaya vershinnaya smolevka v lesah Respubliki Marij El / Yu.P. Demakov // Lesnoe hozyajstvo. – 1996. – № 2. – S. 47–49.

102. Demakov, Yu.P. Sosnovaya vershinnaya smolevka: biologiya, ekologiya i rol' v lesnyh ekosistemah Marijskogo Poles'ya / Yu.P. Demakov // Nauchnye trudy gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika «Bol'shaya Kokshaga». – Vyp. 3. – Joshkar-Ola : PGTU, 2008. – S. 274–344.
103. Tret'yakov, N.V. Zakon edinstva v stroenii nasazhdennij / N.V. Tret'yakov. – Moskva, Leningrad : Novaya derevnya, 1927. – 113 s.
104. Orlov, M.M. Lesnaya taksaciya / M.M Orlov. – Moskva, Leningrad : Novaya derevnya, 1929. – 532 s.
105. Anuchin, N.P. Lesnaya taksaciya / N.P. Anuchin. – Moskva, Leningrad : Goslesbumizdat, 1960. – 531 s.
106. Demakov, Yu.P. Ekologoresursnyj potencial drevostoev lesobrazuyushchih porod Srednego Povolzh'ya / Yu.P. Demakov, A.V. Isaev, V.L. Chernyh // Vestnik Povolzhskogo gosudarstvennogo tekhnologicheskogo universiteta. Seriya: Les. Ekologiya. Prirodopol'zovanie. – 2014. – № 4 (24). – S. 5–20.
107. Demakov, Yu.P. Rezul'taty mnogoletnih opytov po sozdaniyu i vyrashchivaniyu kul'tur sosny obyknovennoj v Respublike Marij El / Yu.P. Demakov. – Joshkar-Ola : PGTU, 2022. – 242 s.
108. Kan-Ihi-Sakaj. Konkurentospособност' rastenij, ee nasleduemost' i nekotorye svyazannye s nej problemy / Kan-Ihi-Sakaj // Mekhanizmy biologicheskoy konkurencii. – Moskva : Mir, 1964. – S. 309–331.
109. Harper, J.L. The effects of neighbors / J.L. Harper // Population Biology of Plants. – London : Academic Press, 1977. – P. 151–347.
110. Keddy, P.A. Competitive hierarchies and centrifugal organization in plant communities / P.A. Keddy // Perspectives on Plant Competition (J. B. Grace and D. Tilman eds.). – San Diego : Academic Press, CA, 1990. – P. 266–290.
111. Wedin, D. Competition among grasses along a nitrogen gradient: initial conditions and mechanisms of competition / D. Wedin, D. Tilman // Ecol. Monogr. – 1993. – Vol. 63. – P. 199–229. DOI:10.1139/b01-118.
112. Romanovskij, M.G. Produktionnyj byudzhet krony dereva: giganty i karliki v drevostoe / M.G. Romanovskij, R.V. Shchekalev // Lesovedenie. – 2016. – № 6. – S. 438–444.