

УДК 581.522 DOI 10.21685/2500-0578-2023-2-1

ОНТОГЕНЕЗ ДУБА ЧЕРЕШЧАТОГО НА ПОЙМЕННЫХ ЛУГАХ БРЯНСКОГО ПОЛЕСЬЯ

О. И. Евстигнеев¹, Н. В. Короткова²¹ Государственный природный биосферный заповедник «Брянский лес», ст. Нерусса, Брянская область, Россия² Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, Москва, Россия¹ quercus_eo@mail.ru, ² natalya-1998-494@mail.ru

Аннотация. Описано индивидуальное развитие дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) на пойменных лугах в условиях свободного роста. При этом в работе использована концепция биологического возраста растений, разработанная российскими учеными. В развитии дуба выделяются 11 онтогенетических состояний: семена, проростки, ювенильные особи, имматурные особи (2 подгруппы), виргинильные особи (2 подгруппы), молодые, средневозрастные и старые генеративные деревья, а также сенильные особи. Дана подробная характеристика этих состояний. Онтогенетические состояния выделены на основе комплекса качественных и количественных признаков растений. Показано, что основная ценотическая роль семян – в расселении популяции, проростков – в приживании в сообществе, ювенильных – в адаптации к травостою, имматурных – в приспособлении к ярусу подлеска, а виргинильных – к захвату второго яруса древостоя, генеративных – в создании ценотической среды и производстве семян, а сенильных – в постепенном освобождении дополнительных ресурсов (света, пространства и т.п.), которые необходимы для подрастающего поколения деревьев. Онтогенетические состояния дуба, выделенные в работе, можно использовать для анализа демографической структуры и прогнозов развития его популяций в растительных сообществах.

Ключевые слова: *Quercus robur*, биологический возраст растений, онтогенетические состояния растений, старение дерева

Благодарности: авторы благодарят Глеба В. Шута и Максима Д. Максимчука за рисунки, выполненные для статьи.

Финансирование: исследование аспирантки Н. В. Коротковой выполнено в рамках молодежной лаборатории ЦЭПЛ РАН «Климаторегулирующие функции и биоразнообразие лесов» (регистрационный номер 122111500023-6).

Для цитирования: Евстигнеев О. И., Короткова Н. В. Онтогенез дуба черешчатого на пойменных лугах Брянского полесья // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2023. Vol. 8 (2). <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2023-2-1>

ONTOGENY OF PEDUNCULATE OAK IN FLOOD MEADOWS OF THE BRYANSK POLESIE

O.I. Evstigneev¹, N. V. Korotkova²¹ Bryanskii Les State Nature Biosphere Reserve, Nerussa station, Bryansk Region, Russia² Center for Forest Ecology and Productivity of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia¹ quercus_eo@mail.ru, ² natalya-1998-494@mail.ru

Abstract. The paper describes the individual development (ontogeny) of the pedunculate oak (*Quercus robur* L.) in the floodplain meadows under the conditions of free growth. The authors use the concept of the biological age of plants, developed by Russian scientists. Eleven ontogenetic states are distinguished in the development of the oak: seeds, seedlings, juvenile individuals, immature individuals (2 subgroups), virginile individuals (2 subgroups), young generative, mature generative, old generative trees, as well as senile individuals. A detailed description of these stages is given. The ontogenetic stages are allocated on the basis of a set of qualitative and quantitative traits of plants. The paper shows that the main coenotic role of the seed stage is dispersing the population; seedling stage – growing in a community; juvenile – adapting to growth in the ground layer; immature – adapting to the undergrowth layer; virginile – adapting to the second layer of the tree stand; generative trees – creating a coenotic environment and seed production; and senile trees – gradually releasing additional resources (light, space, etc.) for the coming generation of trees. The ontogenetic stages of the oak identified in the paper can be used to analyze the demographic structure and to predict the development of its populations in plant communities.

Keywords: *Quercus robur*, biological age of plants, ontogenetic stages of plants, tree aging

Acknowledgments: the authors thank Gleb V. Shut and Maxim D. Maksimchuk for the drawings used in the paper.

Funding: research by PhD student N.V. Korotkova was carried out in the youth laboratory of the Center for Forest Ecology and Productivity of the Russian Academy of Sciences (CEPF RAS) "Climate-regulating functions and biodiversity of forests" (registration number 122111500023-6).

For citation: Evstigneev O.I., Korotkova N.V. Ontogeny of pedunculate oak in flood meadows of the Bryansk plesie. *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2023;8(2). (In Russ.). Available from: <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2023-2-1>

Введение

В основе демографии растений лежит возрастная дифференциация особей, которая необходима для исследования структуры и динамики популяций. При этом лесоводы и фитоценологи проводят возрастное деление на основе определения календарного возраста дерева [1–4]. Календарный (абсолютный) возраст – отрезок астрономического времени с момента возникновения особи до момента исследования. Однако трудами Т. А. Работнова [5] и его последователей обоснован и развит подход к возрастной дифференциации растений, основанный на изучении онтогенеза организмов от рождения до смерти [6–10]. Этот метод предусматривает разделение индивидуального развития на этапы – онтогенетические состояния, которые отражают биологический возраст растения. Применение концепции биологического возраста обусловлено двумя причинами: особи одного календарного возраста могут находиться на разных этапах онтогенетического развития; особи одного онтогенетического состояния могут быть разного календарного возраста [11–13]. Асинхронность развития особей определяется, как правило, разными условиями существования. Это означает, что сравнительную оценку роли деревьев в сообществе логичнее связывать не с календарным возрастом, а с уровнем индивидуального развития растений, их онтогенетическим состоянием. Начиная с работ Л. Б. Заугольной [14–15], концепция биологического возраста получила широкое распространение среди российских демографов растений, которые изучают популяции деревьев, а также организацию лесных сообществ [16–24]. Однако определение календарного возраста до сих пор доминирует в лесоведении, а в зарубежной литературе проблеме биологического возраста деревьев посвящены единичные работы [25–27].

В центре демографических исследований должны лежать прежде всего популяции эдификаторов – мощнейших средообразователей, которые определяют структуру и видовой состав сообществ. Один из таких видов – дуб черешчатый (*Quercus robur* L.). Он основной ценозо-

образователь лесных сообществ Восточной Европы. К настоящему времени онтогенез дуба, необходимый для анализа его популяций, изучен только в широколиственных лесах [28]. Однако этот вид входит в состав и других сообществ – сосняков, березняков, осинников, ельников, лугов. В связи с этим в работе поставлена задача – на основе богатого фактического материала проанализировать развитие дуба на лугах, опираясь на концепцию биологического возраста растений.

Район и методы исследования

Район исследования. Онтогенез дуба изучали в заповеднике «Брянский лес» и в его окружении в пределах Брянского полесья. Район изучения относится к зоне северных широколиственных лесов с небольшим участием ели Полесской подпровинции Восточно-европейской провинции Европейской широколиственно-лесной области [29]. Дуб – один из характерных видов рассматриваемого района. Особи дуба изучали на короткопоясных лугах р. Нерусса. Подстилающая порода – суглинок. В травяном покрове преобладали *Achillea millefolium* L., *Agrimonia eupatoria* L., *Agrostis vinealis* Schreb., *Carex hirta* L., *Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Festuca pratensis* Huds., *F. rubra* L., *Fragaria viridis* (Duch.) Weston, *Hieracium umbellatum* L., *Hypericum perforatum* L., *Phleum pratense* L., *Poa angustifolia* L., *Tanacetum vulgare* L. и др. Геоботаническая характеристика этих сообществ дана в работе Т. Ю. Браславской [30].

Методы исследования. При выделении онтогенетических состояний дуба применяли методы, разработанные для древесных растений [14, 16, 28, 31–33]. В работе использовали периодизацию онтогенеза деревьев, предложенную этими авторами (табл. 1). Развитие дуба рассматривали на примере свободностоящих неповрежденных особей на полном свете, которые были хорошо освещены со всех сторон. Демографы растений эту группу мощно развитых особей относят к растениям нормальной жизнестойкости [16, 34, 35].

Таблица 1

Периоды и онтогенетические состояния деревьев [16, 33, 36]

Table 1

Ontogenetic periods and ontogenetic stages of trees [16, 33, 36]

Периоды	Онтогенетические состояния	Индексы
I. Латентный	1. Покоящиеся семена	<i>se</i>
II. Прегенеративный	2. Проростки, или всходы	<i>p</i>
	3. Ювенильные особи	<i>j</i>
	4. Иматурные особи первой подгруппы	<i>im₁</i>
	5. Иматурные особи второй подгруппы	<i>im₂</i>
	6. Виргинильные особи первой подгруппы	<i>v₁</i>
	7. Виргинильные особи второй подгруппы	<i>v₂</i>
III. Генеративный	8. Молодые генеративные особи	<i>g₁</i>
	9. Средневозрастные (зрелые) генеративные особи	<i>g₂</i>
	10. Старые генеративные особи	<i>g₃</i>
IV. Постгенеративный	11. Сенильные особи	<i>s</i>

При изучении развития дуба основное внимание уделяли структуре его надземных частей, которые служат ведущими диагностическими признаками при определении онтогенетических состояний в популяциях деревьев. Эти состояния выделяли на основе комплекса качественных и количественных признаков. Среди качественных характеристик выбраны: наличие или отсутствие эмбриональных, ювенильных, полувзрослых или взрослых структур; соотношение процессов новообразования и отмирания в побеговой системе, характер кроны, тип и форма листьев, способность к плодоношению и образованию Ивановых побегов. Из группы количественных признаков у каждой особи определяли календарный возраст, высоту надземной части, диаметр ствола на уровне 1,3 м, высоту очищения ствола от нижних сучьев, протяженность трещиноватой корки на стволе, длину и ширину кроны, порядок ветвления в побеговой системе, длину годичного побега по главной (лидерной) оси и на боковой ветке в нижней части кроны, длину, ширину и площадь хорошо освещенных листьев в средней части кроны, массу желудей в воздушно-сухом состоянии, балл плодоношения генеративных растений. Последний признак оценивали по шкале В. Г. Каппера [37] в год максимального плодоношения дуба (2018 г.). Абсолютный возраст деревьев, согласно рекомендациям А. А. Корчагина [1], определяли двумя способами. Первый – по числу годичных приростов на стволе по высоте и на боковой нижней ветке, на которой, как правило, не формируются Ивановы побеги. Один годичный прирост от другого отличали по дугообразным и кольцеобразным рубцам на месте опавших почечных чешуй. Второй – по числу годичных колец древесины ствола с помощью возрастного

бурава Пресслера. Для всех количественных признаков рассчитаны среднее арифметическое и его ошибка, а также указан объем выборки. Каждое онтогенетическое состояние зарисовали и сфотографировали. Рисунки и фотографии обрабатывали в программе Photoshop.

Результаты и обсуждение

В индивидуальном развитии дуба выделяются одиннадцать онтогенетических состояний. Эти состояния объединяются в четыре крупных периода: латентный, прегенеративный, генеративный и постгенеративный.

Латентный период

В этом периоде выделяется только одно онтогенетическое состояние – **покоящиеся семена (se)**. Это состояние начинается с момента опадения плодов с дерева и заканчивается их прорастанием. Плод дуба – односемянный желудь (рис. 1). Покой у желудей дуба вынужденный. Считается, что он обусловлен неблагоприятными экологическими и ценоотическими обстоятельствами [38]. Желуди могут прорасти осенью в сезон плодоношения, если температура почвы 20 °С и выше [39]. Однако при отсутствии подходящих условий для развития проростков небольшая часть семян дуба может пролежать в почве до первой, второй или до третьей весны после плодоношения [40–42]. Такое затянутое прорастание, по-видимому, компенсирует слабый урожай в отдельные годы и в какой-то степени обеспечивает непрерывность поступления семенных особей в популяцию. С латентным периодом связана и другая важная сторона в жизни дуба – расселение. Желуди активно растаскивают

животные в гнезда или кладовые. Их привлекают питательные вещества, сосредоточенные в двух массивных семядолях. При этом часть семян теряется, а некоторые запасы, из которых может сформироваться новое поколение дуба, остаются недоиспользованными. Мелкие мышевидные грызуны (желтогорлая мышь – *Sylviaemus*

flavicollis Melchior, 1834; рыжая полевка – *Myodes glareolus* Schreber, 1780 и др.) могут переносить желуди от материнского растения на два десятка метров [43], а сойка (*Garrulus glandarius* Linnaeus, 1758), как основной распространитель плодов дуба, – на 400–500 м [44, 45].

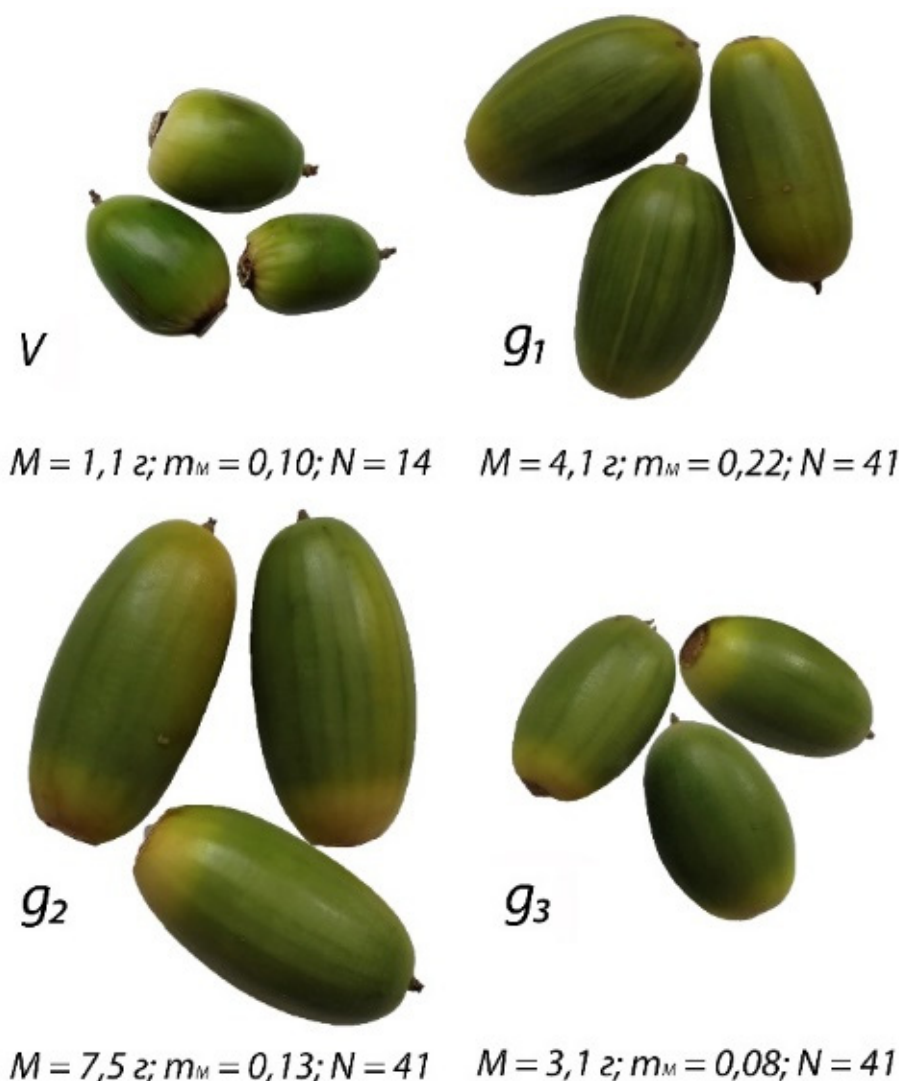


Рис. 1. Желуди дуба черешчатого, которые сформированы деревьями разных онтогенетических состояний: v – виргинильное, у которого проявляется юношеская фертильность; g₁, g₂, g₃ – молодое, средневозрастное и старое генеративное; M – среднее арифметическое; m_m – ошибка среднего арифметического; N – объем выборки

Fig. 1. Acorns of *Quercus robur*, which are formed by trees of different ontogenetic states: v – virginile individuals which shows youthful fertility; g₁, g₂, g₃ – young, mature and old generative trees; M – arithmetic mean; m_m – error of the arithmetic mean; N – sample size

Прегенеративный период

В прегенеративном периоде у дуба выделяется шесть онтогенетических состояний: проростки (p), ювенильные особи (j), имматурные особи первой и второй подгрупп (im₁, im₂), а также виргинильные особи первой и второй подгрупп (v₁, v₂).

Проростки, или всходы (p). У дуба это онтогенетическое состояние начинается с прорастания семени и заканчивается с появлением первых зеленых листьев с широкой листовой пластинкой (рис. 2, A–D).

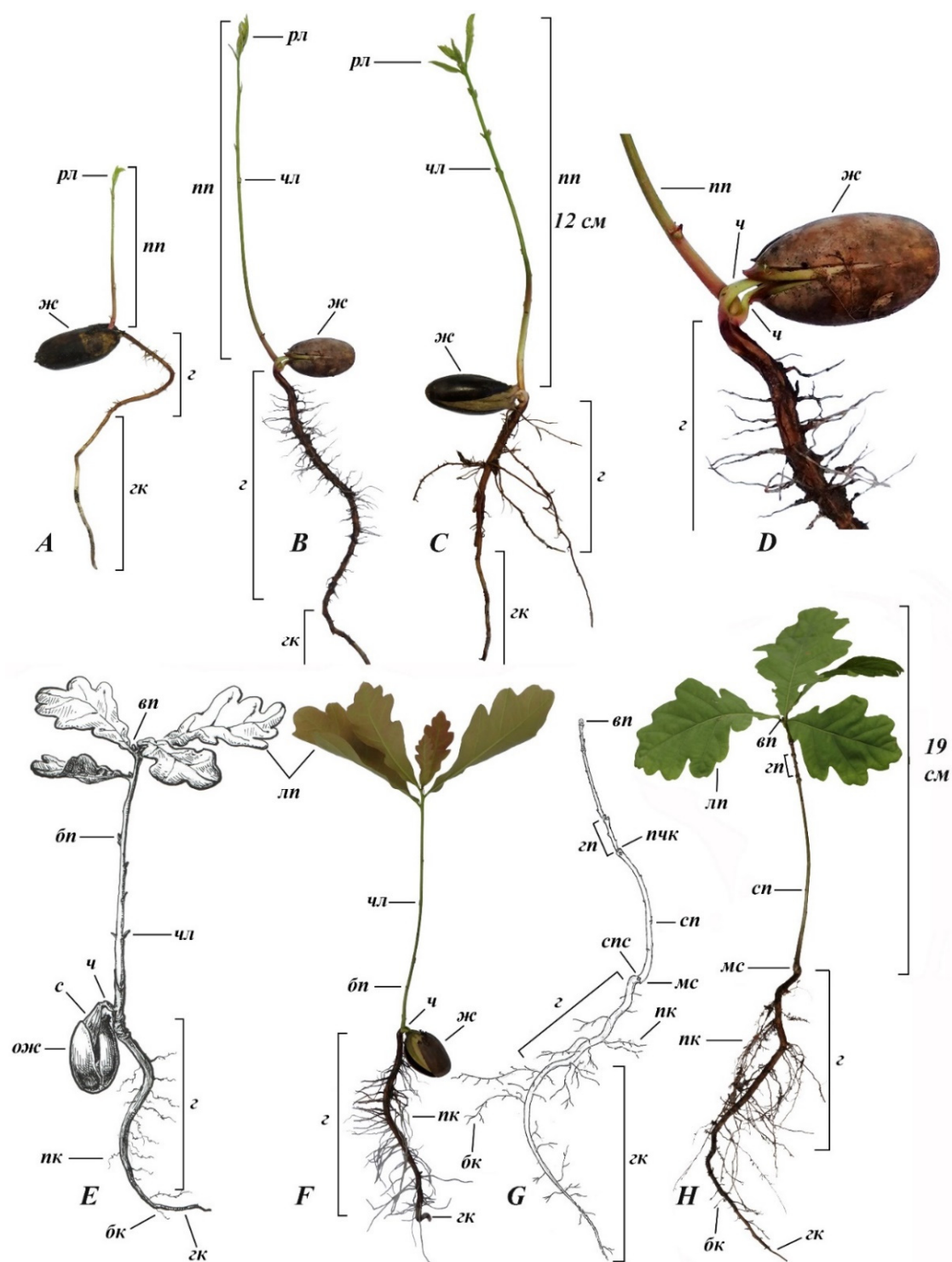


Рис. 2. Проростки (А–Д) и ювенильные особи (Е–Н) дуба черешчатого:

бк – боковой корень; бп – боковая почка; сп – боковая спящая почка; вп – верхушечная почка;
з – гипокотиль с придаточными корнями; зк – главный корень; zn – годичный побег; жс – желудь;
лп – лист полузрелого типа; мс – место прикрепления семядолей; ож – оболочка желудя; нк – придаточный
корень; nn – первичный побег; пчк – почечные кольца (рубцы на месте опавших почечных чешуй);
рл – разворачивающиеся листья проростка; с – семядоля; снс – спящая почка, сформированная в пазухе
семядоли; ч – черешок семядоли; чл – чешуевидный лист. Рисунок Е выполнил Глеб В. Шут

Fig. 2. Seedlings (A–D) and juvenile individuals (E–H) of *Quercus robur*:

бк – lateral root; бп – lateral bud; сп – lateral dormant bud; вп – apical bud; з – hypocotyl with adventitious roots;
зк – main root; zn – annual shoot; жс – acorn; лп – leaf of semi-adult type; мс – place of attachment
of cotyledons; ож – acorn cover; нк – adventitious root; nn – primary shoot; пчк – bud rings (scars on the site
of fallen bud scales); рл – unfurling leaves of the seedling; с – cotyledons; снс – dormant bud formed in the axil
of the cotyledon; ч – petiole of the cotyledon; чл – scale-shaped leaf. Figure E was made by Gleb V. Shut

Желуди активно запасают мышевидные грызуны в норах и в почвенных ходах. В этом случае выгоднее подземное прорастание, при котором семядоли не выносятся на дневную поверхность. Всходы имеют особые приспособления к прорастанию. У дуба, как и у всех древесных растений, первоначально трогаются в рост главный корень и гипокотиль. Однако гипокотиль не делает изгиба как у надземно прорастающих растений, а углубляется, вдвигая корень в нижние слои почвы. Длина гипокотеля у сформированного проростка достигает 15 см [28]. На нем формируется большое число придаточных корней. Затем из зародышевой почечки появляется первичный побег. Он сильно вытягивается и выносит вверх почечку, которая активно «пробивает дорогу» сквозь почву: первые 7–9 листьев после семядолей имеют форму чешуек, которые в начале развития проростка сомкнуты и защищают конус нарастания во время подземного роста. Благодаря высокому тургору чешуек верхушка растущего побега становится острой и легко пробурывает почву [46, 47]. Всходы дуба, которые

прорастают из желудей, запасенных животными глубоко в норах, иногда не в состоянии сразу пробить толстый слой почвы, они формируют сильно искривленный стебель и могут появиться на поверхности лишь спустя два года. В это время проростки питаются за счет семядолей. О. Б. Михалевская [48] показала, что семядоли в подобных условиях теряют до 80 % сухого веса. Продолжительность состояния проростков, которые появляются из желудей, лежащих под подстилкой, значительно короче и составляет не более шести недель [28]. Эти особи тратят существенно меньше питательных веществ во время прорастания. После формирования зеленых ассимилирующих листьев отмершие семядоли дуба могут оставаться на растении до восьми лет. Эти семядоли не выполняют своей функции и поэтому, в отличие от надземно прорастающих всходов, не могут служить признаком, который разграничивает проросток от ювенильных растений.

Ювенильные особи (j). Эти растения не выходят за пределы травяного покрова. Средняя высота особей – 20 см (табл. 2).

Таблица 2

Биохронологические показатели онтогенетических состояний
у дуба черешчатого в прегенеративном периоде на пойменном лугу

Table 2

Biochronological indicators of *Quercus robur* ontogenetic stages
in pre-generative period in the floodplain meadow

Показатели	Онтогенетические состояния				
	<i>j</i>	<i>im</i> ₁	<i>im</i> ₂	<i>v</i> ₁	<i>v</i> ₂
Объем выборки	33	35	33	34	34
Возраст, годы	$\frac{5 \pm 0,2}{1-7}$	$\frac{7 \pm 0,4}{3-12}$	$\frac{17 \pm 0,4}{13-20}$	$\frac{24 \pm 0,5}{18-32}$	$\frac{30 \pm 0,1}{23-44}$
Высота дерева, м	$\frac{0,2 \pm 0,01}{0,1-0,4}$	$\frac{0,7 \pm 0,05}{0,2-1,5}$	$\frac{2,4 \pm 0,10}{1,4-3,7}$	$\frac{5,0 \pm 0,11}{3,9-6,7}$	$\frac{6,7 \pm 0,14}{5,1-8,2}$
Высота основания первичной кроны, м	–	$\frac{0,3 \pm 0,02}{0,1-0,6}$	$\frac{0,4 \pm 0,03}{0,2-0,9}$	$\frac{0,5 \pm 0,03}{0,2-1,0}$	$\frac{0,8 \pm 0,05}{0,3-1,4}$
Диаметр первичной кроны, м	–	$\frac{0,4 \pm 0,03}{0,1-0,9}$	$\frac{1,4 \pm 0,07}{0,8-2,3}$	$\frac{3,2 \pm 0,11}{1,9-4,3}$	$\frac{4,6 \pm 0,12}{3,2-6,4}$
Диаметр ствола на уровне 1,3 м, см	–	–	$\frac{2 \pm 0,1}{1-4}$	$\frac{7 \pm 0,3}{4-12}$	$\frac{10 \pm 0,4}{6-16}$
Протяженность трещиноватой корки, м	–	–	–	$\frac{0,2 \pm 0,06}{0,1-1,2}$	$\frac{0,6 \pm 0,06}{0,2-1,6}$
Порядок ветвления кроны	1	$\frac{3 \pm 0,1}{2-4}$	$\frac{5 \pm 0,1}{4-5}$	$\frac{6 \pm 0,1}{5-7}$	$\frac{7 \pm 0,1}{6-7}$
Длина годичного прироста по главной оси, см	$\frac{4 \pm 0,6}{1-15}$	$\frac{16 \pm 2,0}{1-56}$	$\frac{32 \pm 3,9}{4-97}$	$\frac{62 \pm 3,2}{19-88}$	$\frac{70 \pm 2,2}{30-85}$
Длина годичного прироста по боковой оси, см	–	$\frac{9 \pm 1,0}{1-32}$	$\frac{16 \pm 1,2}{6-30}$	$\frac{29 \pm 2,5}{8-60}$	$\frac{30 \pm 2,7}{7-64}$

П р и м е ч а н и е. Расшифровка индексов онтогенетических состояний дана в табл. 1. «–» – признак у дерева отсутствует. В числителе – среднее арифметическое и его ошибка, в знаменателе – минимальное и максимальные значения признака.

Назначение *j* растений в популяции – закрепиться в сообществе и адаптироваться к нему. Эти одноосные особи нарастают, как правило,

моноподиально (рис. 2, *E–H*). Растения в этом онтогенетическом состоянии отличаются слабой способностью к росту по высоте: величина текущего

прироста небольшая, всего 4 см. Годичный побег, разворачивающийся из верхушечной почки, несет от 3 до 11 зеленых листьев. Одна часть листьев – ювенильного типа, а другая – полу-взрослого. Форма ювенильных листьев – узкая обратнояйцевидная с малым числом боковых слабоврезанных лопастей (3–4 пары) и клиновидным основанием (рис. 3, А). Лопасты иногда не выражены. Исследования М. А. Борисовой [49] показали, что для этих листьев характерна анатомическая структура теневого типа: слабое развитие жилкования, мезофилла и особенно палисадной ткани, а также небольшое число устьиц на единицу площади. Известно, что такие листья

эффективнее используют ограниченный свет на нужды фотосинтеза, нежели листья со световой структурой [50]. Листья полувзрослого типа описаны в следующем абзаце. Закреплению ювенильных растений в сообществе немало способствует развитие стержневого корня, который к концу первого вегетационного периода может достичь одного метра [39]. Недаром у дуба на формирование глубинной корневой системы в первой год жизни уходит 60 % пластических веществ, тогда как у *Fraxinus excelsior* L. – 43 %, *Acer platanoides* L. – 40 %, *Tilia cordata* Mill. – 35 %, а у *Populus tremula* L. – только 20 % [21]. Возраст *j* особей – от 1 года до 7 лет, средний – 5 лет.

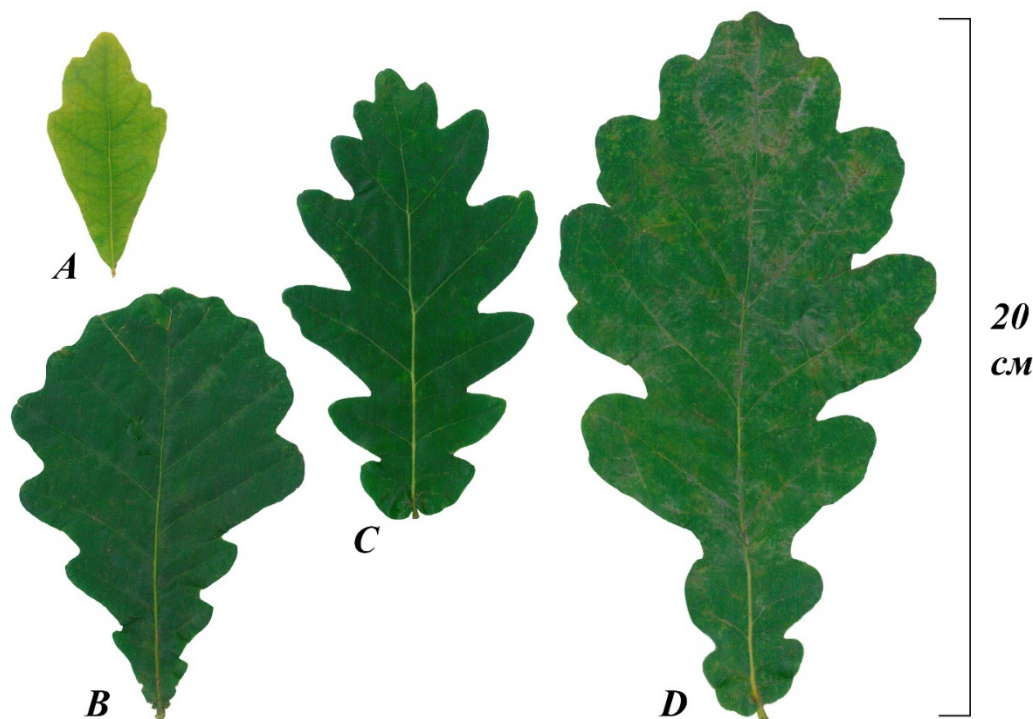


Рис. 3. Листья ювенильного (А), полувзрослого (В), взрослого (С) типа и лист вторичной кроны (D)

Fig. 3. Leaves of juvenile (A), semi-adult (B), adult (C) type and leaf from secondary canopy (B)

Имматурные особи первой подгруппы (*im*₁).

Эти деревья расположены в ярусе трав. Их средняя высота – 70 см (табл. 2). Они находятся под постоянным давлением копытных, которые объедают их побеги. Здесь особи могут «просидеть» больше десяти лет. В течение этого времени деревья готовятся к стремительному выходу из травяного покрова: создают разветвленную побеговую и корневую системы. Появляется зачаточная крона (рис. 4, А–С). Для нее, как и для всех последующих онтогенетических состояний, характерно акротонное ветвление: удлиненные боковые побеги вырастают из почек, которые расположены ближе к верхушечной почке (рис. 5, А, В). Таким образом, наиболее активное побегообразование у дуба, как и у всех деревьев, идет на периферии кроны. Благодаря этому

основная масса листьев выносится на свет. В кроне *im*₁ особей появляются оси второго, третьего и четвертого порядков. Моноподий, образующий главную ось (стволовик), принят за первый порядок. Длина годичного побега, который развивается из верхушечной почки, как правило, равна боковому. В связи с этим дифференциация на лидерную ось и боковые ветви иногда незаметна, особенно в середине и в конце онтогенетического состояния. В начале *im*₁ состояния форма кроны напоминает, как правило, цилиндр, а в конце – зонтик (рис. 4). На побегах образуются листья в основном полувзрослого (имматурного) типа, площадь которых почти в 5 раз больше ювенильных. Их форма широкая обратнояйцевидная с 5–8 парами лопастей (рис. 3, В). Широкая часть листа обращена

к периферии кроны. Это позволяет дубу улавливать больше света. Исследования М. А. Борисовой [49] показали, что листья полувзрослого типа в целом сохраняют теневую структуру. Однако в анатомии листа проявляются и световые черты: они становятся в полтора раза

толще за счет развития и вытягивания клеток столбчатой паренхимы. Такие изменения связаны с тем, что крона im_1 дерева располагается в верхнем более освещенном ярусе травяного покрова. Возраст im_1 особей – от 3 до 12 лет, а средний – 7 лет.

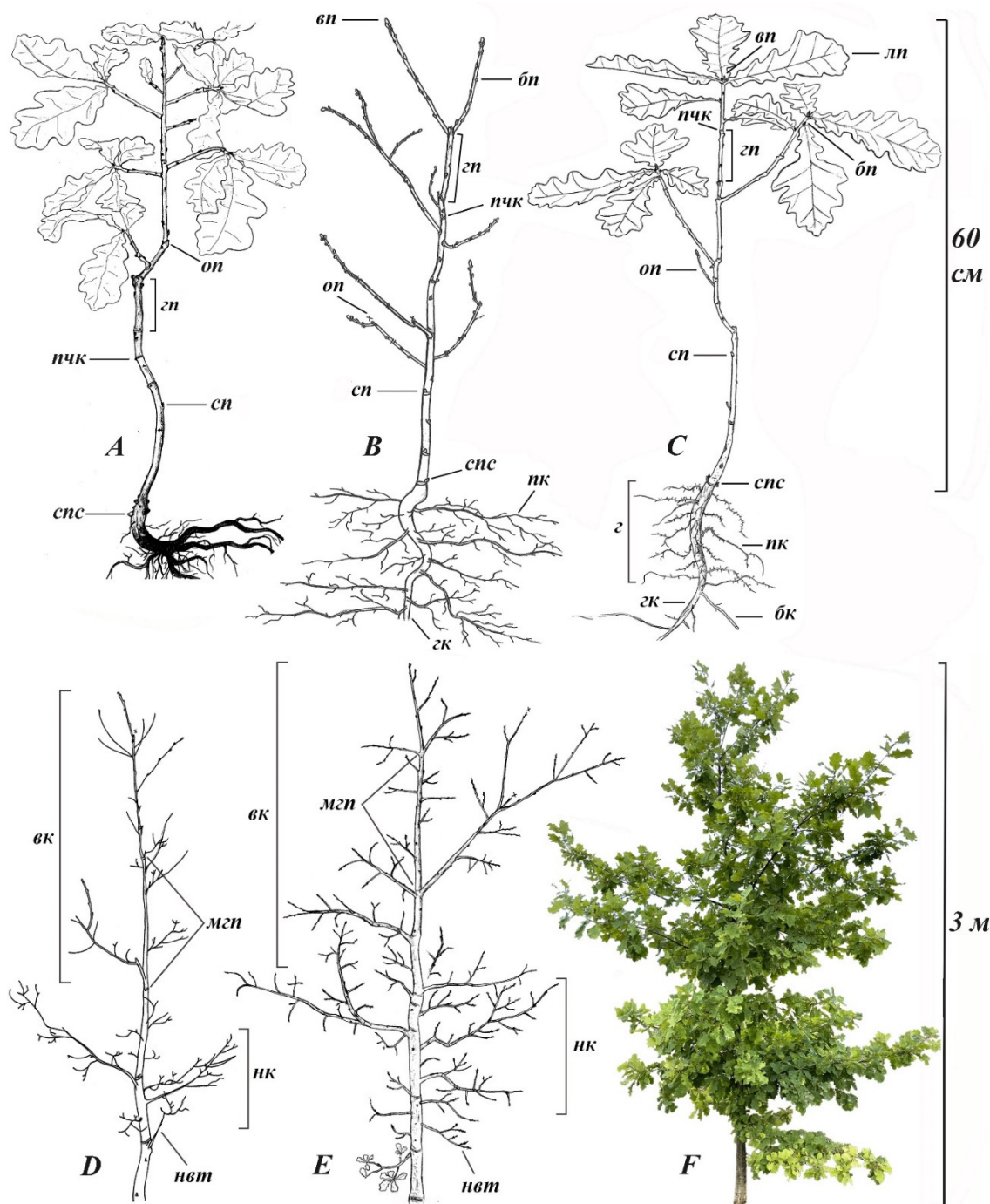


Рис. 4. Имматурные особи дуба черешчатого первой (А–С) и второй подгрупп (D–F): вк – верхняя часть кроны, вытянутая в вертикальном направлении, мгп – мощный годичный прирост по главной оси, нвт – нижняя ветка с заторможенным ростом, нк – нижняя часть кроны, вытянутая в горизонтальном направлении, оп – отмерший побег. Остальные обозначения – см. рис. 2. Рисунки А, С и Е выполнил Максим Д. Максимчук

Fig. 4. Immature individuals of *Quercus robur* of the first (A–C) and second subgroups (D–F): вк – upper part of the canopy, elongated in the vertical direction, мгп – powerful annual shoot along the main axis, нвт – lower branch with stunted growth, нк – lower part of the canopy elongated in the horizontal direction, оп – dead shoot.

The rest designations were given in Fig. 2. Figures A, C and E were made by Maxim D. Maksimchuk

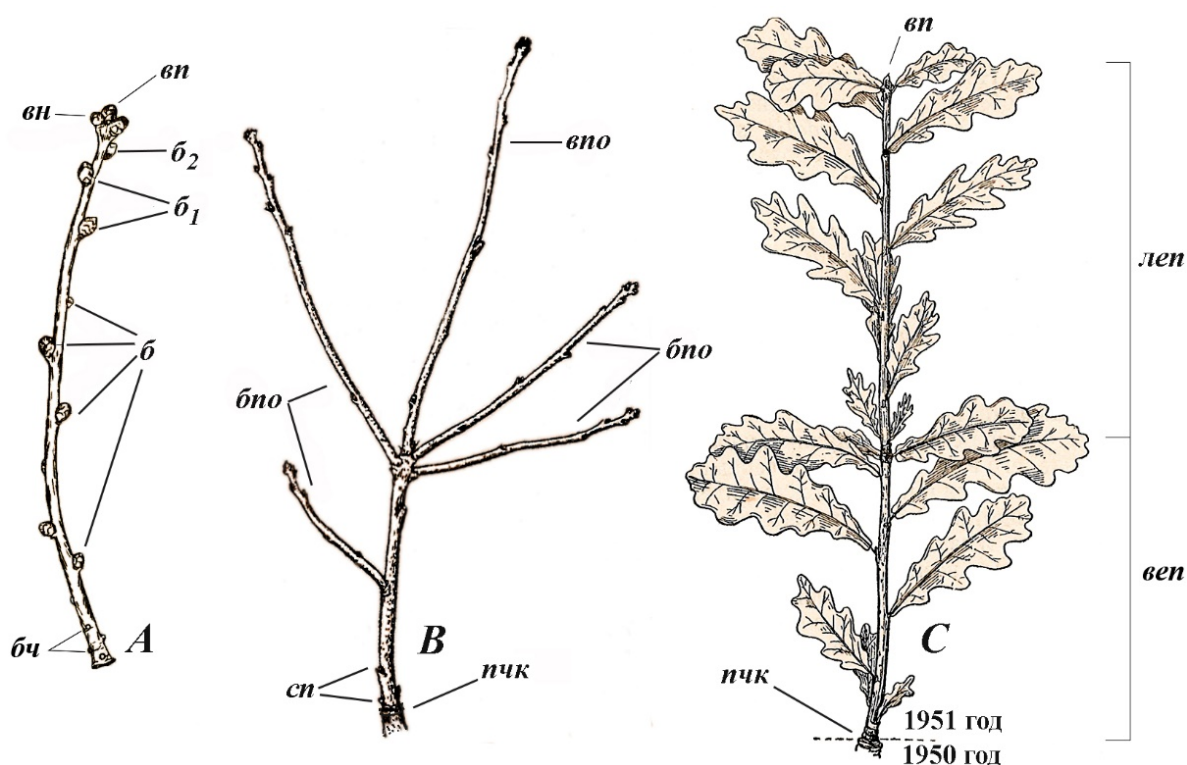


Рис. 5. Побеги дуба черешчатого. А – расположение вегетативных почек на годичном побеге (по [51]). В – верхушка лидерного побега у молодых дубков, акротонное ветвление (по [46]). С – годичный побег, состоящий из двух приростов (по [52]): б – нижние и срединные боковые почки, дающие недолговечные укороченные побеги; б₁ – верхние почки, дающие побеги ветвления; б₂ и вч – самая верхняя боковая и венечные почки, замещающие верхушечную в случае ее гибели; впо – боковой побег; бч – чешуепазушные почки у основания побега (в будущем спящие); веп – весенний побег; вп – верхушечная почка, дающая основное нарастание побега; впо – верхушечный побег; леп – летний, или Иванов, побег; пчк – почечные кольца (рубцы на месте опавших почечных чешуй); cn – спящая почка

Fig. 5. Shoots of *Quercus robur*. А – location of vegetative buds on an annual shoot [52]. В – apex of the leader shoot in young oak trees, acrotonic branching [46]. С – one-year shoot consisting of two increments [52]:

- б – lower lateral buds giving short-lived spurs; б₁ – upper buds giving branching shoots;
- б₂ and вч – uppermost lateral and coronal buds replacing the apical one in case of its death;
- бпо – lateral shoot; бч – axil scale buds at the base of the shoot (sleeping in the future); веп – spring shoot;
- вп – apical bud which gives the main growth of the shoot; впо – apical shoot; леп – summer shoot or Ivanov shoot; пчк – bud rings (scars on the site of fallen bud scales); cn – sleeping bud

Имматурные особи второй подгруппы (*im*₂). Главное назначение растений этого онтогенетического состояния – как можно быстрее выйти из яруса трав и соответственно из зоны обкусывания копытными. Это проявляется в морфологии подростка (рис. 4, D–F). У растений, которые «накопили силы» в *im*₁ состоянии, из апикальной меристемы стволика или из спящей почки в верхней части кроны развивается мощный побег с усиленным ростом и относительно крупными размерами. Его длина за один год может достичь одного метра. На второй год на нем появляются боковые побеги. Текущий прирост по высоте, как правило, в несколько раз превышает годичный побег на боковой ветке. В результате верхняя часть кроны, которая возвышается над травой, быстро вытягивается в вертикальном направлении и становится, как

правило, узкоконической. Благодаря этому особи за относительно небольшое число лет достигают 3–4 метров высоты (табл. 2), а их активно растущая верхушка становится малодоступной для объедания копытными. Нижняя часть кроны, расположенная в травяном покрове, обычно широкая. Она унаследована от зонтиковидной кроны *im*₁ особей. Порядок ее ветвления возрастает до 5. Это увеличивает фотосинтезирующую поверхность и усиливает обеспечение пластическими веществами активный рост лидерного побега. Возраст дуба в *im*₂ состоянии колеблется от 13 до 20 лет, а средний составляет 17 лет.

Виргинильные особи первой подгруппы (*v*₁). Основное предназначение виргинильных особей в популяции – быстро занять место в верхнем ярусе леса, который формируется на месте

зарастающего луга. Переход в это онтогенетическое состояние связан с началом «периода большого роста» в жизни дуба, который отмечают лесоводы, физиологи и морфологи у всех видов деревьев [46, 53–55]. Он включает следующие онтогенетические состояния: v_1 , v_2 и g_1 [33]. Период большого роста характеризуется значительными приростами по высоте, существенным развитием кроны и ствола, а также большой скоростью накопления биомассы. Быстрому росту дуба на полном свете способствует формирование Ивановых побегов (рис. 5,С), которые характерны для всех виргинильных и генеративных особей, растущих на полном свете. Эти побеги могут появиться у некоторых иматурных и даже ювенильных растений. Ивановы побеги развиваются во второй половине лета из верхушечной почки весеннего прироста после небольшого периода покоя (около четырех недель). При благоприятных условиях Ивановы побеги могут появиться также из верхних, наиболее мощных пазушных почек. Физиологи растений показали, что такая ритмичность роста годовых побегов связана со способом их формирования [56]. Так, у дуба к началу вегетации в почке уже заложены все метамеры с листьями весенней генерации. После ее раскрытия все листья на побеге начинают одновременно развиваться. Новый экспорт ассимилятов возможен лишь после полного формирования этих листьев. В итоге только где-то через месяц после окончания роста весенних листьев верхушечная почка может вновь возобновить свой рост, давая начало Ивановым побегам с листьями летней генерации.

Усиленный рост дерева в «большом периоде» обеспечен и физиологически: в это время интенсивность фотосинтеза дуба возрастает вдвое [57, 58]. Этому способствуют изменения в анатомии листьев. Они становятся толще и плотнее, палисадная однослойная паренхима сменяется на двухслойную, а губчатая ткань выглядит менее рыхлой [52]. Эти анатомические и физиологические обновления характерны для листьев взрослого типа, которые преобладают в кроне виргинильных деревьев и последующих онтогенетических состояний (рис. 3,С). Листья взрослого типа перистолопастные. Они хорошо освещены. Их площадь по сравнению с листьями полувзрослого типа в полтора раза меньше, а листовая пластинка глубоко изрезана шестью-восемью парами боковых лопастей. Экологи растений считают, что небольшая площадь и значительная рассеченность пластинки – это приспособления к уменьшению транспирации листьев, сформированных на ярком свете [59, 60]. Кроме того, М. А. Борисова [49] отмечает,

что у взрослых листьев дуба в анатомической структуре усиливаются и другие черты ксероморфности: более мощное развитие эпидермиса и кутикулы, большая длина жилок, а также увеличивается число клеток эпидермиса и устьиц на единицу площади.

Средняя высота v_1 особей на лугах – 5 метров. Длина годовых приростов по главной оси (стволу) в 2 раза больше боковых ветвей (табл. 2). Исследователи предполагают, что такое торможение в развитии боковых ветвей связано с апикальным доминированием верхушки главной оси [46, 55]. Благодаря этому крона вытягивается в вертикальном направлении и становится, как правило, широкояйцевидной (рис. 6,А–С). Последнее связано с тем, что нижние ветви, расположенные в покрове высокотравья, получают меньше света, существенно отстают в развитии и постепенно отсыхают. Ветви, расположенные выше, продолжают активно расти вверх под углом 30–45°, избегая затенения травяным покровом. У таких деревьев крона приподнята над землей на полметра и выше. Иногда на участках луга с невысокой травой формируется ширококоническая крона. Она низко опущена. Ее нижние ветви, получая достаточно света, нормально развиваются, отходят от ствола под прямым углом и, как правило, под тяжестью листьев касаются поверхности земли. Для побеговой системы характерен шестой порядок ветвления. Листья в кроне расположены в несколько слоев. Считается, что такая многослойная крона более эффективно использует полный свет на нужды фотосинтеза [61]. Высокой продуктивности дерева способствует и большая ажурность ветвей, которая постепенно ослабляет свет в вертикальном направлении. Формированию многослойной кроны содействует развитие мощного ствола. В его основании у большинства v_1 растений живая перидерма сменяется мертвой трещиноватой коркой. Средняя протяженность корки, как правило, небольшая, всего 20 см. Возраст v_1 особей – от 18 до 32 лет, а средний – 24 года.

Виргинильные особи второй подгруппы (v_2).

Средняя высота v_2 особей – 7 м. Растения полностью сформированы и готовы к плодоношению. Величина годового прироста по высоте больше, чем у v_1 особей. Крона еще сильнее вытягивается в вертикальном направлении, но ее форма остается широкояйцевидной или ширококонической (рис. 6,Д–F). В побеговой системе формируются оси шестого или седьмого порядков ветвления. Продолжающийся активный рост главной оси определяет дальнейшее отмирание нижних ветвей: ствол очищается от сучьев в среднем на высоту до 0,8 м, иногда – до 1,4 м. У всех особей базальная часть ствола покрыта

трещиноватой коркой. Ее протяженность – от 0,2 до 1,6 м. Возраст v_2 особей – от 23 до 44 лет, средний – 30 лет (табл. 2). В результате интенсивного роста виргинильные дубы представляют со-

бой сформированные деревья с хорошо выраженной кроной и стволом. В отличие от растений генеративного периода, они характеризуются меньшими размерами и не плодоносят.

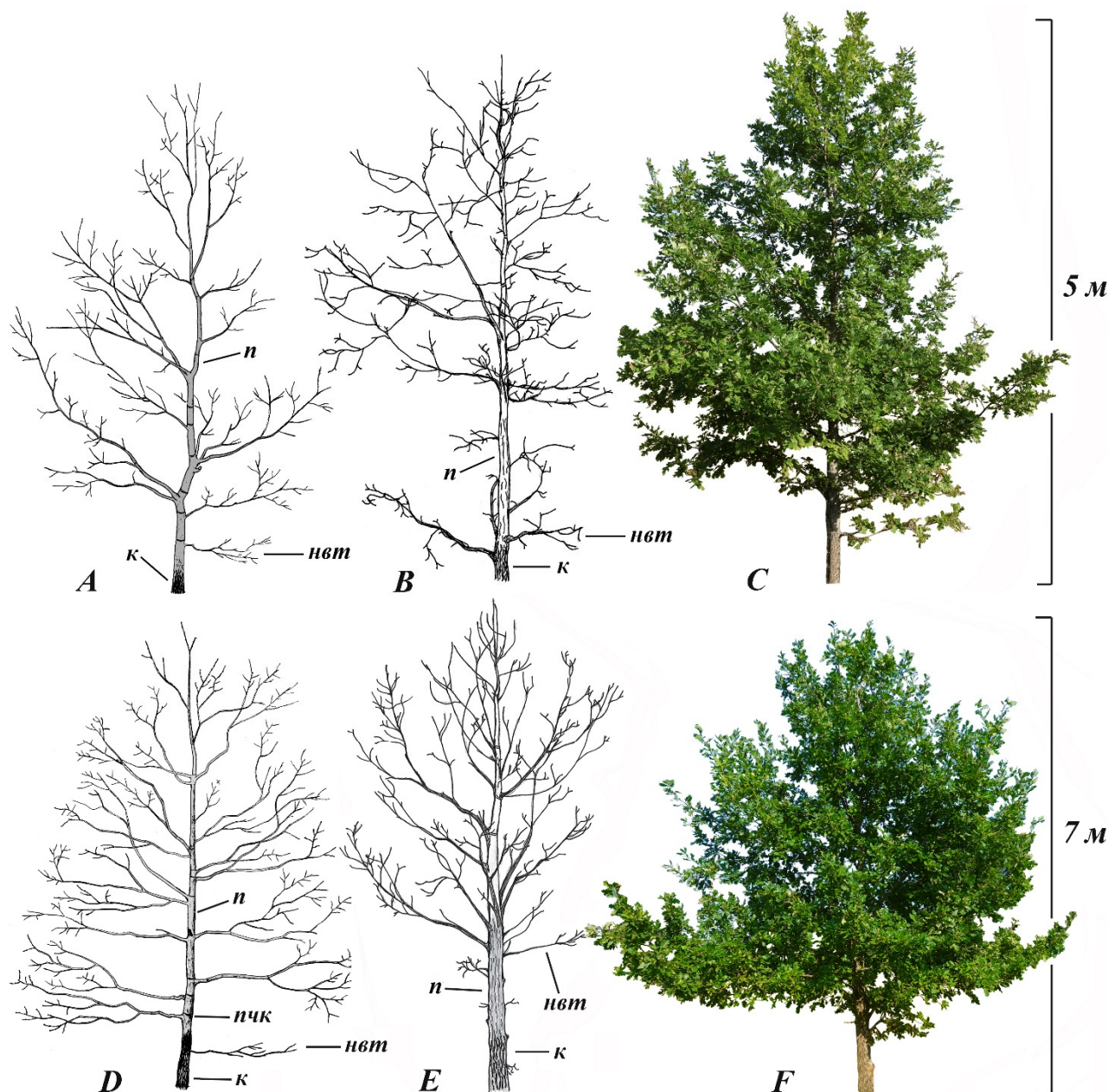


Рис. 6. Виргинильные особи дуба черешчатого первой (А–С) и второй подгрупп (D–F): к – корка, п – перидерма. Остальные обозначения – см. рис. 2 и 4. Рисунки А и D выполнил Максим Д. Максимчук

Fig. 6. Virginile individuals of *Quercus robur* of the first (A–C) and second subgroups (D–F): к – crust, п – periderm. The rest designations were given in Fig. 2 and 4.

Figures A and D were made by Maxim D. Maksimchuk

Генеративный период

Генеративные дубы направляют основное усилие на удержание своих позиций в сообществе, т.е. на освоение как можно большего объема ресурсов и на уменьшение их доступности для других организмов. Кроме того, назначение

плодоносящих особей – обеспечить популяцию семенами. В связи с этим все морфофизиологические преобразования, которые переживают деревья в это время, устремлены на решение перечисленных задач. В генеративном периоде у дуба выделяются три онтогенетических состояния: молодое (g_1), средневозрастное (g_2) и старое (g_3).

Молодые генеративные особи (g_1). Средняя высота g_1 особей – 10 м (табл. 3). Деревья начинают плодоносить. Желуди формируются, как правило, в верхней части кроны. Урожай в g_1 состоянии в год обильного плодоношения по шкале В. Г. Каппера [37] преимущественно плохой. Средняя масса одного желудя по сравнению с последующим онтогенетическим состоянием небольшая, всего 4,1 г (рис. 1). Крона продолжает вытягиваться в вертикальном направлении: годичный прирост лидерного побега по высоте в 3 раза длиннее бокового. Нижняя часть ствола из-за усиленного роста главной оси очищается от нижних сучьев в среднем на 1,2 м, иногда – до 2,7 м. В результате у одной части дубов форма кроны становится похожей на узкояйцевидную (рис. 7,А). У другой группы особей крона остается широкояйцевидной (рис. 7,В,С). В кроне формируются оси седьмого или восьмого порядков ветвления. Лидерная ось (ствол) так же, как у виргинильных особей хорошо прослеживается от основания дерева и до его верхушки, возвышаясь над ней. Благодаря

этому крона выглядит преимущественно островершинной. Протяженность корки в основании ствола – от 0,5 до 3,6 м. На стволе и крупных сучьях пробуждаются единичные спящие почки. Они формируют недолговечные веточки (от 1 года до 7 лет) длиной 10–20 см. Их называют волчками, или водяными побегами. Некоторые исследователи считают, что причина просыпания спящих почек – хорошая освещенность внутри кроны [62]. У свободно стоящих деревьев водяные побеги начинают развиваться у виргинильных и даже имматурных особей второй подгруппы. Биологическое назначение волчков у молодых деревьев двойное: первое – в усилении фотосинтетической деятельности растений, второе – в замещении поврежденных побегов в кроне. Известно, что хорошо освещенные ветви молодых деревьев на лугах и опушках, содержащие повышенную концентрацию сахаров, – любимый корм копытных [43]. Возраст g_1 особей – от 33 до 70 лет, а средний – 43 года.

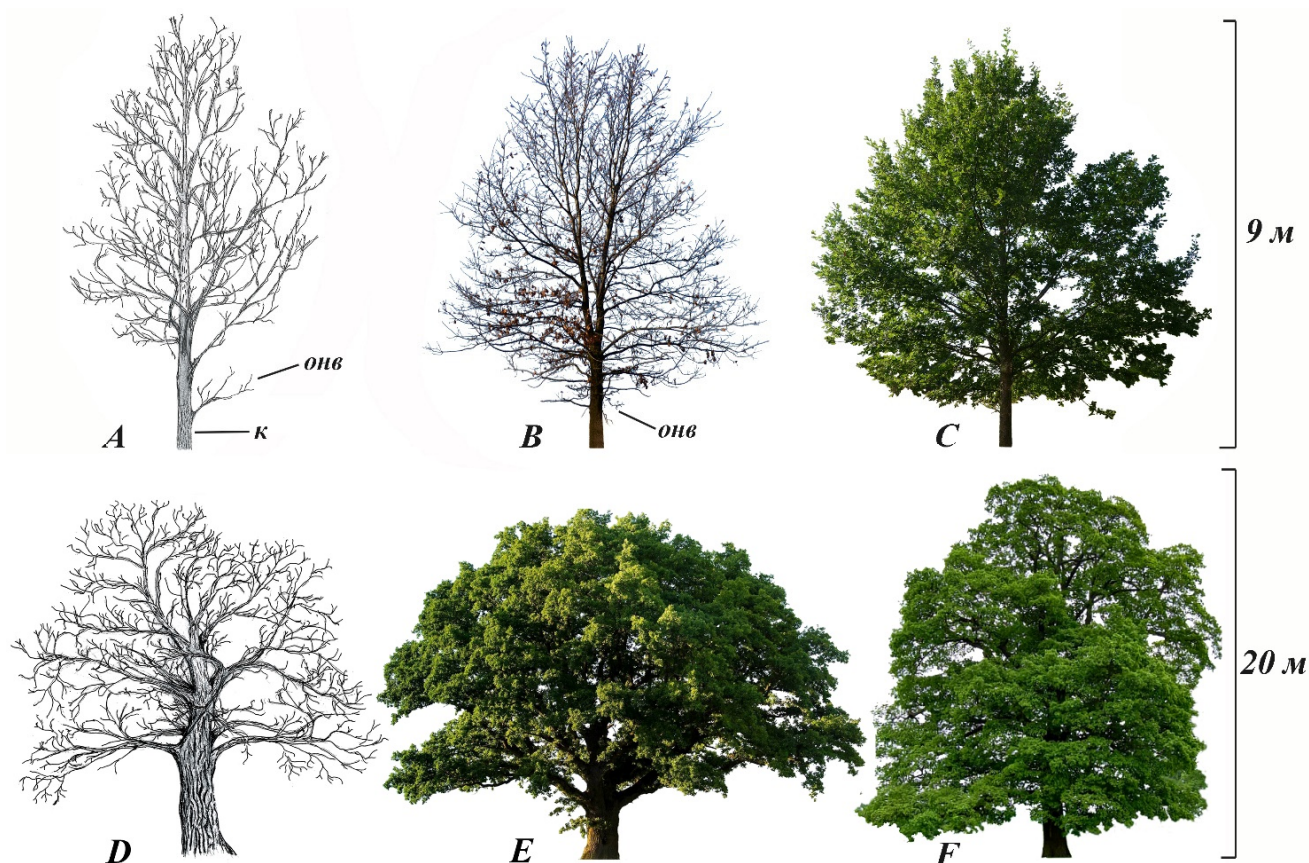


Рис. 7. Молодые (А–С) и средневозрастные генеративные особи (D–F) дуба черешчатого:
онв – отмирающие и отмершие нижние ветви

Fig. 7. Young (A–C) and mature generative individuals (D–F) of *Quercus robur*:
онв – dying and dead lower branches

Следует отметить, что при полном освещении у некоторых дубов формируется небольшое число желудей в прегенеративном периоде, т.е. у виргинильных и даже имматурных особей (рис. 1). Такое явление физиологи растений называют юношеской фертильностью [55]. Эти исследователи показали, что причина преждевременного плодоношения при хороших условиях освещения – недостаток почвенного азота. Другими словами, у молодых деревьев избыток света и нехватка азота индуцируют образование репродуктивных органов, а хорошее обеспечение азотом, наоборот, стимулирует вегетативный рост и подавляет семеношение. Юношеская фертильность дуба проявляется и в других географических пунктах. Так, в Каневском заповеднике (Украина) отмечено, что отдельные семилетние особи дуба, выросшие на полянах и имеющие облик *im₂* подроста, сформировали единичные желуди [33]. В орошаемых условиях Прикаспийской низменности этот вид может начать плодоносить с 6–10 лет [63]. Раннее появление желудей было замечено в посадках

пятилетнего возраста на светло-каштановых солонцовых почвах Ергелей [64]. Во всех случаях, как правило, формировались неполноценные желуди: их вес существенно меньше плодов генеративных деревьев. Такие желуди, если и прорастают, то не могут дать жизнеспособное потомство.

Средневозрастные генеративные особи (*g₂*).

Средняя высота *g₂* особей – 16 м (табл. 3). Отличительная черта дуба в *g₂* состоянии – мощно развитая сильноразветвленная куполообразная и густооблиственная крона (рис. 7, D–F). В ней формируются побеги восьмого, девятого и даже десятого порядков ветвления. Благодаря куполообразной кроне бесчисленное количество побегов с листьями оптимально размещено в пространстве, они получают наибольшую освещенность. Образование деревом громадного числа побегов ослабляет интенсивность роста главной оси и всех боковых ветвей. Так, длина большинства годичных побегов сокращается в два раза по сравнению с *g₁* деревьями (табл. 3).

Таблица 3

Биохронологические показатели онтогенетических состояний
у дуба черешчатого в генеративном и постгенеративном периодах на лугу

Table 3

Biochronological indicators of *Quercus robur* ontogenetic stages
in the generative and post-generative period in the floodplain meadow

Показатели	Онтогенетические состояния			
	<i>g₁</i>	<i>g₂</i>	<i>g₃</i>	<i>s</i>
Объем выборки	34	39	18	6
Возраст, годы	$43 \pm 1,6$ 33–70	$90 \pm 4,0$ 53–169	$118 \pm 2,6$ 101–140	$137 \pm 8,8$ 110–170
Высота дерева, м	$9,8 \pm 0,23$ 7,8–14,4	$16,1 \pm 0,52$ 10,4–23,0	$17,0 \pm 1,01$ 10,5–26,5	$13,0 \pm 0,82$ 10–16
Высота основания первичной кроны, м	$1,2 \pm 0,08$ 0,5–2,7	$1,7 \pm 0,08$ 0,9–3,5	$2,5 \pm 0,18$ 1,7–4,4	–
Диаметр первичной кроны, м	$6,5 \pm 0,14$ 5,0–8,3	$14,5 \pm 0,44$ 9,7–20,2	$15,1 \pm 0,85$ 7,4–20,8	–
Диаметр ствола на уровне 1,3 м, см	$18 \pm 0,7$ 12–28	$66 \pm 3,6$ 28–120	$84 \pm 3,7$ 56–110	$91 \pm 5,8$ 72–115
Протяженность трещиноватой корки, м	$1,3 \pm 0,10$ 0,5–3,6	$12,2 \pm 0,55$ 7,1–20,0	$14,3 \pm 1,22$ 7,5–23,5	$13,0 \pm 0,82$ 10–16
Порядок ветвления кроны	$7 \pm 0,1$ 7–8	$9 \pm 0,1$ 8–10	$9 \pm 0,1$ 8–9	$6 \pm 0,2$ 5–6
Длина годичного прироста по главной оси, см	$71 \pm 2,5$ 35–95	$37 \pm 2,9$ 10–80	$13 \pm 2,3$ 5–35	–
Длина годичного прироста по боковой оси, см	$22 \pm 1,9$ 6–60	$11 \pm 1,0$ 2–30	$9 \pm 1,0$ 3–20	–

П р и м е ч а н и е. Расшифровка индексов онтогенетических состояний дана в табл. 1. «–» – признак у дерева отсутствует. В числителе – среднее арифметическое и его ошибка, в знаменателе – минимальное и максимальное значения признака.

Физиологи и морфологи растений полагают, что тормозящее влияние оказывает не только главный верхушечный побег на боковые, но и эти последние, в свою очередь, сдерживают развитие верхушечного [46, 65]. В результате под влиянием суммирующихся торможений со стороны все большего числа появляющихся боковых побегов ослабляется рост главной оси, утрачивается ее лидирующее положение. В итоге островершинная крона постепенно преобразуется в куполообразную. Внутри кроны из-за недостатка света отмирают небольшие веточки. Ствол теряется в верхней части кроны среди мощных боковых ветвей – сучьев. Кора

с глубокими и широкими трещинами простирается на две трети ствола. Крона поднята над землей в среднем на 1,7 м, иногда – до 3,5 м. Желуди формируются по всей кроне. Урожай в этом онтогенетическом состоянии в год обильного плодоношения по шкале В. Г. Каппера [37] преимущественно отличный (рис. 8). Желуди почти в два раза крупнее, чем у молодых генеративных особей, их средняя масса – 7,5 г (рис. 1). Плодоношение дуба нерегулярное: обильный урожай случается, как правило, один раз в 4–10 лет [39]. Возраст g_2 особей на лугу – от 53 до 169 лет, а средний – 90 лет.

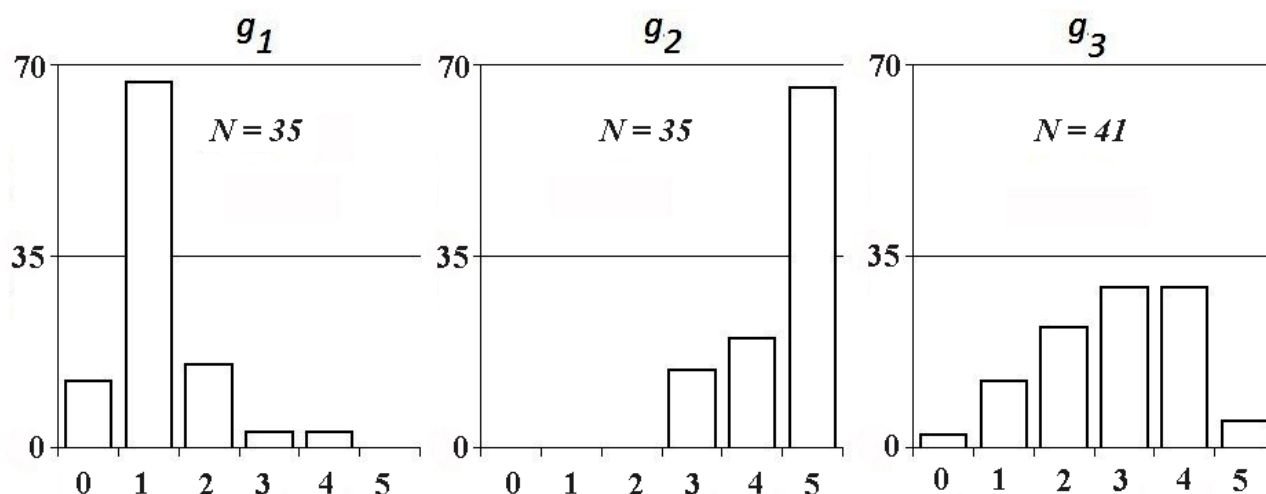


Рис. 8. Плодоношение отдельно стоящих хорошо освещенных дубов в молодом (g_1), средневозрастном (g_2) и старом генеративном (g_3) состояниях на пойменном лугу в год обильного плодоношения. По горизонтали – плодоношение в баллах по В. Г. Капперу: 0 – отсутствует, 1 – плохое, 2 – слабое, 3 – среднее, 4 – хорошее, 5 – отличное (по [37]). По вертикали – доля в процентах. N – число проанализированных деревьев

Fig. 8. Fruiting of free-standing well-lit oaks in young (g_1), mature (g_2) and old generative (g_3) state in a floodplain meadow in a year of abundant fruiting. Along the horizontal axis – fruiting in points according to V.G. Kapper: 0 – absent, 1 – poor, 2 – weak, 3 – average, 4 – good, 5 – excellent [37]. Along the vertical axis – percent. N – quantity of analyzed trees

Старые генеративные особи (g_3). Средняя высота g_3 особей – 17 м. Диаметр кроны достигает максимальных значений (табл. 3). В начале этого онтогенетического состояния форма кроны остается куполообразной. Однако в ней появляются отдельные мертвые сучья (рис. 9, А). К середине и концу g_3 состояния все больше отсыхают крупные ветви. Дерево перестает расти по высоте. Из-за появившихся мертвых ветвей крона становится разреженной и плосковершинной (рис. 9, В, С). Отмирания, затронувшие крону, снижают степень ее разветвленности до девятого и даже восьмого порядка. В результате сокращается число фотосинтезирующих побегов. Это усугубляет продукционный процесс дерева и ускоряет его старение. В g_3 состоянии у растений не хватает пластических веществ на

поддерживающее дыхание для формирования урожая желудей и противостояния болезням. Так, у некоторых особей кое-где на стволе отслаивается кора и, как следствие, нарушается транспорт ассимилятов по флоэме, на месте отмерших сучьев развиваются трутовики и формируются дупла. Желуди образуются по всей кроне, однако урожай g_3 деревьев, как правило, ниже, чем у средневозрастных особей (рис. 8). Кроме того, масса одного желудя в этом состоянии в два с половиной раза меньше по сравнению с g_2 растениями (рис. 1).

Прекращение роста верхушки дерева и ее засыхание вызывают коррелятивное формирование вторичной кроны [46]. Назначение этой кроны – восполнить фотосинтетический аппарат, который утрачивает дерево с разрушением

первичной кроны. Вторичная крона состоит из многочисленных водяных побегов (волчков), которые образуются из спящих почек на стволе и крупных ветвях. Изначально спящие почки возникают как обычные пазушные на однолетних побегах (рис. 5,А). Они сохраняются на стволе и ветвях многие десятки лет [66]. Возраст ветвей вторичной кроны обычно небольшой – 10–20 лет. Листья вторичной кроны отличаются большим содержанием хлорофилла, тонкой и широкой пластинкой, площадь которой в 2–3 раза больше листьев взрослого типа (рис. 3,Д). Физиологи растений полагают, что такие листья улавливают рассеянный и ограниченный свет внутри кроны с большей площади и эффективнее

используют его на нужды фотосинтеза, нежели относительно толстые листья взрослого типа, характерные для более молодых деревьев [62].

Возраст проанализированных g_3 особей находится в диапазоне от 101 года до 140 лет, а средний составляет 118 лет (табл. 3). Максимальный возраст дуба на пойменных лугах, отмеченный в районе изучения другими исследователями, достигает 320 и даже 600 лет [67, 68]. Однако это не предельные значения возраста: деревья на территориях, эксплуатируемых человеком, редко умирают естественной смертью, их вырубают. По мнению дендрологов, дуб на свободе при полной освещенности может прожить 1000–1500 лет и даже до 2000 лет [1, 39, 69, 70].

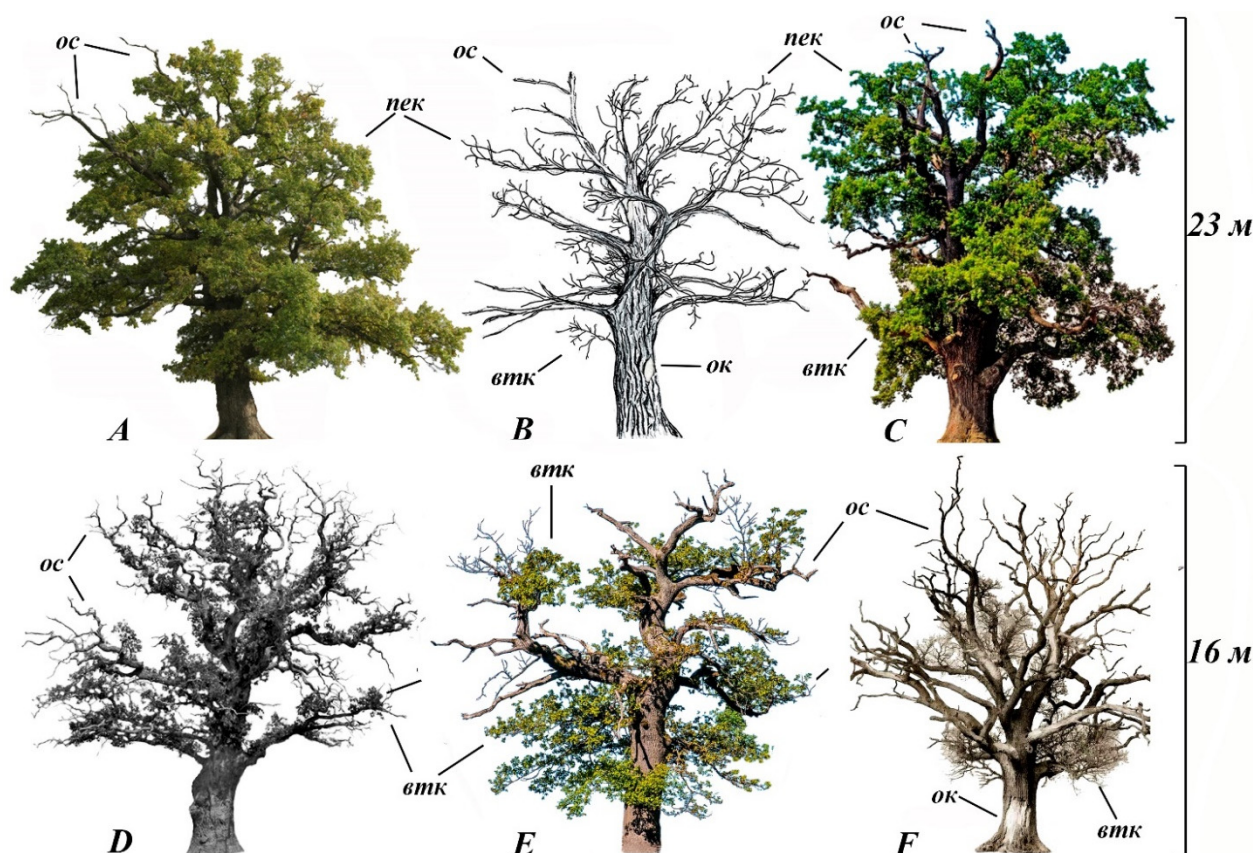


Рис. 9. Старые генеративные (А–С) и сенильные особи (D–F) дуба черешчатого:
втк – вторичная крона, ок – отмершая кора, ос – отмершие сучья, нек – первичная крона

Fig. 9. Old generative (A–C) and senile individuals (D–F) of *Quercus robur*:
втк – secondary canopy, ок – dead bark, ос – dead branch, нек – primary canopy

Постгенеративный период

Значительная часть старых дубов, пораженная болезнями, умирает, как правило, в g_3 состоянии. В постгенеративный период переходят лишь единичные особи. Этот период представлен только одним онтогенетическим состоянием – сенильным (s). Он охватывает время с момента потери способности дуба к образованию желудей и до его гибели.

Сенильные особи (s). Деревья отличаются дряхлостью и перестают плодоносить. Верхушка деревьев сухая или сломлена. В связи с этим средняя высота сенильных деревьев меньше старых генеративных (табл. 3). Первичная крона полностью отмирает, от нее остаются только сухие сучья, она целиком замещается на вторичную (рис. 9, D–F). В результате площадь кроны уменьшается в несколько раз по сравнению с g_3 деревьями. Вторичная крона развивается

по всему стволу. Она продлевает жизнь дерева, поскольку продолжает поставлять пластические вещества, необходимые для поддержания многолетних дышащих частей – корней, ствола, ветвей. Однако этих веществ не хватает для полноценного существования дуба: живая древесина сохраняется только по периферии ствола, на всем его протяжении отслаивается кора. По мнению некоторых исследователей, дуб, утратив первичную крону, может прожить еще 50 лет благодаря функционированию вторичной кроны [62]. За это время, по мере старения и разрушения дерева, под его пологом постепенно возрастают освещенность и температура, которые необходимы для полноценного развития нового подрастающего поколения деревьев.

Заключение

Онтогенез дуба – это взаимосвязь его развития и роста. В развитии семенного дуба на лугу выделяются одиннадцать онтогенетических состояний. Они аналогичны тем, которые описаны в онтогенезе других видов деревьев, и характеризуются морфологическим сходством с ними [14, 16, 31, 71–73]. Переход из одного онтогенетического состояния в другое знаменует качественные изменения в структуре особи. Так, для семян дуба характерен зародыш с двумя массивными семядолями, которые содержат большое количество запасных веществ. У проростков из зародышевой почечки появляется первичный побег, а из зародышевого корешка – главный корень; растения питаются в основном гетеротрофно за счет запаса семядолей. У ювенильных особей впервые формируются плоские зеленые фотосинтезирующие листья, растения переходят к автотрофному питанию. Имматурные особи начинают ветвиться: появляются боковые удлиненные побеги и формируется крона в виде цилиндра или зонтика. У виргинильных и молодых генеративных дубов хорошо выражен ствол, который прослеживается от основания и до верхушки, он несет конусовидную или яйцевидную крону, вытянутую в вертикальном направлении. Кроме того, молодые генеративные особи начинают плодоносить. Отличительная черта средневозрастных дубов – куполообразная и густооблиственная крона, а старых генеративных – плосковершинная и разреженная крона, в которой появляются мертвые сучья. Ствол у средневозрастных и старых генеративных особей теряется в верхней части кроны из-за формирования крупных сучьев. У сенильных деревьев полностью отмирает первичная крона и сохраняется только вторичная.

В росте дуба на протяжении его онтогенеза выделяется два крупных этапа. Первый – это активный рост, когда процессы новообразования преобладают над процессами разрушения (отмирания). Этот этап начинается с проростка и заканчивается средневозрастным генеративным деревом. В течение этого времени резко возрастает число фотосинтезирующих побегов, что, естественно, ведет к усилению роста. Морфологически это проявляется в увеличении высоты дерева, толщины ствола, размеров кроны, которая становится плотнее благодаря возрастанию порядка ее ветвления. Усилению роста дуба немало способствует преобразование теневой структуры листьев молодых растений в световую у более взрослых. Это определяет существенное возрастание фотосинтеза отдельных листьев и продуктивности всего дерева.

Второй крупный этап в жизни дуба – это старение, ведущее к затуханию роста, когда процессы отмирания доминируют над процессами новообразования. Он начинается в старом генеративном состоянии и заканчивается сенильными растениями. Работы физиологов показали, что одни из причин старения и смерти дерева – увеличение с возрастом в общей биомассе особи доли многолетних дышащих частей (стволов, стеблей, корней) и сокращение участия листьев, создающих пластические вещества для роста и дыхания [74–76]. В результате в жизни дерева наступает момент, когда баланс ассимилятов приближается к нулю или становится отрицательным. Другими словами, все пластические вещества, образующиеся при фотосинтезе, поглощаются дышащими тканями и для дальнейшего роста таковых не остается. Пластических веществ не хватает и для поддержания уже существующих структур. В результате ростовые процессы замедляются и останавливаются, растение постепенно истощается, разрушается, стареет и погибает. Физиологические процессы старения отражаются на внешнем облике дряхлеющих деревьев: прекращается рост по высоте и толщине, крона становится разреженной, в ней появляются мертвые сучья и уменьшается порядок ветвления, по стволу отслаивается кора, растение поражается трутовиками и другими грибами, разрушается древесина, формируются дупла.

Онтогенетические состояния дуба, выделенные в работе, можно использовать для анализа демографической структуры и прогнозов развития его популяций в растительных сообществах, которые находятся на разных этапах сукцессионного развития.

Список литературы

1. Корчагин А. А. Определение возраста деревьев умеренных широт // Полевая геоботаника. М. ; Л. : АН СССР, 1960. Т. 2. С. 209–240.
2. Погребняк П. С. Общее лесоводство. М. : Колос, 1968. 440 с.
3. Harper J. L. Population biology of plants. London; New York : Academic Press, 1977. 892 p.
4. Silvertown J. Introduction to Plant Population Ecology. London ; New York : Longman, 1982. 209 p.
5. Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Геоботаника. М. ; Л. : АН СССР, 1956 Т. 6. С. 7–204.
6. Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений / отв. ред. А. А. Уранов. М. : Наука, 1967. 156 с.
7. Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций / отв. ред. А. А. Уранов. М. : Наука, 1968. 233 с.
8. Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляции как функция времени и энергетических волновых процессов // Биологические науки. 1975. № 2. С. 7–34.
9. Gatzuk L. E., Smirnova O. V., Vorontzova L. I. [et al.]. Age states of plants of various growth forms: a review // Journal of Ecology. 1980. Vol. 68, № 3. P. 675–696.
10. Shorina N. I., Smirnova O. V. The population biology of ephemeroïdes // Handbook of vegetation science. Part. III. The population structure of vegetation. Dordrecht : Dr. W. Junk Publishers, 1985. P. 225–240.
11. Воронцова Л. И., Гатцук Л. Е., Егорова В. Н. [и др.]. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М. : Наука, 1976. 217 с.
12. Заугольнова Л. Б. О биологии самосева обыкновенного ясеня (*Fraxinus excelsior* L.) // Биологические науки. 1967. № 5. С. 98–102.
13. Smirnova O. V., Palenova M. M., Komarov A. S. Ontogeny of different life forms of plants and specific features of age and spatial structure of their populations // Russian Journal of Developmental Biology. 2002. Vol. 33, № 1. P. 1–10.
14. Заугольнова Л. Б. Возрастные этапы в онтогенезе ясеня обыкновенного (*Fraxinus excelsior* L.) // Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций. М. : Наука, 1968. С. 81–102.
15. Заугольнова Л. Б., Жукова Л. А., Комаров А. С., Смирнова О. В. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М. : Наука, 1988. 184 с.
16. Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники. М. : Прометей, 1989. 102 с.
17. Попадюк Р. В., Чистякова А. А., Чумаченко С. И. [и др.]. Восточноевропейские широколиственные леса / отв. ред. О. В. Смирнова. М. : Наука, 1994. 364 с.
18. Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность / отв. ред. О. В. Смирнова. М. : Наука, 2004. Кн. 1. 479 с.
19. Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность / отв. ред. О. В. Смирнова. М. : Наука, 2004. Кн. 2. 575 с.
20. Смирнова О. В., Чистякова А. А., Дробышева Т. И. Ценопопуляционный анализ и прогнозы развития дубово-грабовых лесов Украины // Журнал общей биологии. 1987. Т. 48, № 2. С. 200–212.
21. Евстигнеев О. И., Коротков В. Н. Популяционная экология пионерных видов широколиственного леса // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 1992. Т. 97, № 6. С. 88–96.
22. Евстигнеев О. И., Коротков В. Н., Бакалына Л. В. Популяционная организация грабовых лесов Каневского заповедника // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 1992. Т. 97, № 2. С. 81–89.
23. Евстигнеев О. И., Почитаева М. В., Желонкин С. Е. Популяционная организация и антропогенные преобразования пойменной дубравы реки Большая Кокшага // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 1993. Т. 98, № 5. С. 80–87.
24. Браславская Т. Ю. Популяционная организация лесообразующих видов в пойме равнинной средней реки (на примере заповедника «Большая Кокшага»). М. : Цифровичок, 2019. 114 с.
25. Bernacci L. C., Martins F. R., Maës dos Santos F. F. Estrutura de estádios ontogenéticos em população nativa da palmeira *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman (Arecaceae) // Acta Botanica Brasilica. 2008. Vol. 22, № 1. P. 119–130.
26. Silveira A. S., Martins F. R., Araújo F. S. Are tree ontogenetic structure and allometric relationship independent of vegetation formation type? A case study with *Cordia oncocalyx* in the Brazilian Caatinga // Acta Oecologica. 2012. Vol. 43. P. 126–133. doi: 10.1016/j.actao.2012.06.005
27. Rosseto V., Carneiro M. S., Ramos F. N., Maes dos Santos F. F. Ontogeny, allometry and architecture of *Psychotria tenuinervis* (Rubiaceae) // Acta Botanica Brasilica. 2013. Vol. 27, № 4. P. 730–736. doi: 10.1590/S0102-33062013000400012
28. Чистякова А. А. *Quercus robur* L. – Дуб черешчатый // Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники. М. : Прометей, 1989. С. 18–25.
29. Растительность европейской части СССР. Л. : Наука, 1980. 431 с.

30. Браславская Т. Ю. Биологическое разнообразие и динамика растительности в пойме малой реки Южного Нечерноземья (на примере р. Нерусса, Брянская область) : дис. ... канд. биол. наук. М., 2001. 278 с.
31. Полтинкина И. В. Онтогенез, численность и возрастной состав ценопопуляций клена полевого в широколиственных лесах европейской части СССР // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 1985. Т. 90, № 2. С. 79–88.
32. Smirnova O. V., Chistyakova A. A., Zaugol'nova L. B. [et al.]. Ontogeny of a tree // Ботанический журнал. 1999. Т. 84, № 12. С. 8–19.
33. Evstigneev O. I., Korotkov V. N. Ontogenetic stages of trees: an overview // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2016. Vol. 1, № 2. P. 1–31. doi: 10.21685/2500-0578-2016-2-1
34. Романовский А. М. Поливариантность онтогенеза *Picea abies* (Pinaceae) в Брянском полесье // Ботанический журнал. 2010. Т. 86, № 8. С. 72–85.
35. Евстигнеев О. И. Поливариантность сосны обыкновенной в Брянском полесье // Лесоведение. 2014. № 2. С. 69–77.
36. Смирнова О. В., Чистякова А. А., Рипа С. И. [и др.]. Популяционная организация буковых лесов Закарпатья // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 1989. Т. 94, № 5. С. 78–91.
37. Каппер В. Г. Об организации ежегодных систематических наблюдений над плодоношением древесных пород // Труды по лесному опыльному делу. 1930. Вып. 8. 103–147 с.
38. Николаева М. Г., Лягузова И. В., Поздова Л. М. Биология семян. СПб : Бин РАН, 1999. 232 с.
39. Лосицкий К. Б. Дуб. М. : Лесн. пром-сть, 1981. 101 с.
40. Филимонова В. Д. Биологические основы хранения желудей в зимний период // Труды института леса. М. : АН СССР, 1958. Т. 29, № 1. С. 83–132.
41. Нестерович Н. Д., Чекалинская И. И., Сироткин Ю. Д. Плоды и семена лиственных древесных растений. Минск : Наука и техника, 1967. 286 с.
42. Thompson K., Bakker J. P., Bekker R. M. The soil seed banks of North West Europe. Cambridge : Cambridge University Press, 1997. 276 p.
43. Солонина О. В. Роль млекопитающих в поддержании структурного и видового разнообразия в зоне широколиственных лесов (на примере Брянской области) : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Пенза, 2022. 24 с.
44. Евстигнеев О. И., Воеводин П. В., Коротков В. Н., Мурашев И. А. Зоохория и дальность разноса семян в хвойно-широколиственных лесах Восточной Европы // Успехи современной биологии. 2013. Т. 133, № 4. С. 392–400.
45. Евстигнеев О. И., Мурашев И. А., Романов М. С. Сойка (*Garrulus glandarius*) и зоохория в лесных сообществах (на примере Неруссо-Деснянского полесья) // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2018. Т. 3, № 1. С. 1–18. doi: 10.21685/2500-0578-2018-1-1
46. Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. Жизненные формы покрытосеменных и хвойных растений. М. : Высш. шк., 1962. 379 с.
47. Серебрякова Т. И., Воронин Н. С., Еленевский А. Г. [и др.]. Ботаника с основами фитоценологии. М. : Академкнига, 2006. 543 с.
48. Михалевская О. Б. Биологические особенности развития и роста дуба (*Quercus robur* L.) на ранних этапах жизни : автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. : МГУ, 1963. 14 с.
49. Борисова М. А. Материалы к эколого-анатомическому анализу листьев дуба // Ученые записки Московского городского педагогического института им. В. П. Потемкина. 1955. Т. 29. С. 177–184.
50. Цельникер Ю. Л. Физиологические основы теневыносливости древесных растений. М. : Наука, 1978. 212 с.
51. Астапова Т. Н. Рост и формирование побегов дуба в лесах Подмосковья // Ученые записки Московского городского педагогического института им. В. П. Потемкина. 1954. Т. 37. Вып. 2. С. 135–155.
52. Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М. : Сов. наука, 1952. 392 с.
53. Иванов Л. А. Физиология растений. Л. : Гослестехиздат, 1936. 386 с.
54. Морозов Г. Ф. Учение о лесе. М. ; Л. : Гослесбумиздат, 1949. 456 с.
55. Лир Х., Польстер Г., Фидлер Г.-И. Физиология древесных растений. М. : Лесн. пром-сть, 1974. 424 с.
56. Цельникер Ю. Л., Малкина И. С. Баланс органического вещества в онтогенезе листа у лиственных деревьев // Физиология растений. 1986. Т. 33, № 5. С. 935–943.
57. Малкина И. С. Связь интенсивности фотосинтеза листьев дуба с их структурой и возрастом дерева // Лесоведение. 1983. № 4. С. 68–71.
58. Цельникер Ю. Л., Малкина И. С. Влияние возраста дерева на структуру и функцию фотосинтетического аппарата дуба черешчатого // Физиология растений. 1983. Т. 30, № 2. С. 349–354.
59. Шенников А. П. Экология растений. М. : Сов. наука, 1950. 376 с.
60. Афанасьева Н. Б., Березина Н. А. Введение в экологию растений. М. : МГУ, 2011. 799 с.
61. Алексеев В. А. Световой режим леса. Л. : Наука, 1975. 228 с.
62. Пятницкий С. С., Коваленко М. П., Лохматов Н. А. [и др.]. Вегетативный лес. М. : Изд-во с.-х. лит., журн. и плакатов, 1963. 448 с.
63. Карандина С. Н. Особенности роста дуба черешчатого (*Qerqus robur* L.) в Прикаспийской низменности. М. : АН СССР, 1963. 91 с.
64. Краевой С. Я. Быстрый рост и раннее плодоношение дуба черешчатого // Лесное хозяйство. 1958. № 6. С. 78.

65. Зединг Г. Ростовые вещества растений. М. : Иностранная лит., 1955. 388 с.
66. Падеревская М. И. К биологии спящих почек дуба // Ученые записки Курского государственного педагогического института. Курск : Курское книжное изд-во, 1957. С. 20–38.
67. Ткаченко М. Е. Общее лесоводство. М. ; Л. : Гослесбумиздат, 1952. 600 с.
68. Москаленко И. В., Любимов В. Б., Иванов С. И. Состояние особей *Quercus robur* L. памятника живой природы Всероссийского значения (с. Глинное, Навлинский р-он Брянской области) // Вестник Брянского государственного университета. 2013. № 4. С. 136–139.
69. Колесников А. И. Декоративная дендрология. М. : Лесн. пром-сть, 1974. 704 с.
70. Царалунга В. В., Царалунга А. В. Долголетие деревьев дуба и дубовых древостоев // Лесотехнический журнал. 2017. № 4. С. 25–33. doi: 12737/25189
71. Чистякова А. А. Большой жизненный цикл *Tilia cordata* Mill. // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 1979. Т. 84, № 1. С. 85–98.
72. Махатков И. Д. Поливариантность онтогенеза пихты сибирской // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 1991. Т. 96, № 4. С. 79–88.
73. Бобкова Е. В. Жизненные формы и онтогенез *Alnus incana* (Betulaceae) в подзоне хвойно-широколиственных лесов Европейской части России // Ботанический журнал. 2001. Т. 86, № 4. С. 75–86.
74. Крамер П. Д., Козловский Т. Т. Физиология древесных растений. М. : Лесн. пром-сть, 1983. 464 с.
75. Бугровский В. В., Меллина Е. Г., Цельникер Ю. Л. Механизмы развития и старения отдельно растущих деревьев // Докл. АН СССР. 1985. Т. 280, № 4. С. 1020–1024.
76. Цельникер Ю. Л., Малкина И. С., Ковалев А. Г. [и др.]. Рост и газообмен CO₂ у лесных деревьев. М. : Наука, 1993. 256 с.

References

1. Korchagin A.A. Determining the age of trees in temperate latitudes. *Polevaya geobotanika* = Field Geobotany. Moscow; Leningrad: AN SSSR, 1960;2:209–240. (In Russ.)
2. Pogrebnyak P.S. *Obshchee lesovodstvo* = General forestry. Moscow: Kolos, 1968:440. (In Russ.)
3. Harper J.L. *Population biology of plants*. London; New York: Academic Press, 1977:892.
4. Silvertown J. *Introduction to Plant Population Ecology*. London; New York: Longman, 1982:209.
5. Rabotnov T.A. Life cycle of perennial herbaceous plants in meadow cenoses. *Geobotanika* = Geobotany. Moscow; Leningrad: AN SSSR, 1956;6:7–204. (In Russ.)
6. Uranov A.A. (ed.). *Ontogenez i vozrastnoy sostav populyatsiy tsvetkovykh rasteniy* = Ontogeny and age structure of populations of flowering plants. Moscow: Nauka, 1967:156. (In Russ.)
7. Uranov A.A. (ed.). *Voprosy morfogeneza tsvetkovykh rasteniy i stroeniya ikh populyatsiy* = Questions of morphogenesis of flowering plants and structure of their populations. Moscow: Nauka, 1968:233. (In Russ.)
8. Uranov A.A. Age spectrum of phytocenopulation as a function of time and energy wave processes. *Biologicheskie nauki* = Biological Sciences. 1975;(2):7–34. (In Russ.)
9. Gatzuk L.E., Smirnova O.V., Vorontzova L.I. et al. Age states of plants of various growth forms: a review. *Journal of Ecology*. 1980;68(3):675–696.
10. Shorina N.I., Smirnova O.V. The population biology of ephemeroïdes. *Handbook of vegetation science. Part. III. The population structure of vegetation*. Dordrecht: Dr. W. Junk Publishers, 1985:225–240.
11. Vorontsova L.I., Gattsuk L. E., Egorova V.N. et al. *Tsenopopulyatsii rasteniy (osnovnye ponyatiya i struktura)* = Cenopopulations of plants (basic concepts and structure). Moscow: Nauka, 1976:217. (In Russ.)
12. Zaugol'nova L.B. On biology of self-sowing common ash (*Fraxinus excelsior* L.). *Biologicheskie nauki* = Biological Sciences. 1967;(5):98–102. (In Russ.)
13. Smirnova O.V., Palenova M.M., Komarov A.S. Ontogeny of different life forms of plants and specific features of age and spatial structure of their populations. *Russian Journal of Developmental Biology*. 2002;33(1):1–10.
14. Zaugol'nova L.B. Age stages in the ontogenesis of common ash (*Fraxinus excelsior* L.). *Voprosy morfogeneza tsvetkovykh rasteniy i stroeniya ikh populyatsiy* = Questions of morphogenesis of flowering plants and structure of their populations. Moscow: Nauka, 1968:81–102. (In Russ.)
15. Zaugol'nova L.B., Zhukova L.A., Komarov A.S., Smirnova O.V. *Tsenopopulyatsii rasteniy (oчерki populyatsionnoy biologii)* = Cenopopulations of plants (essays on population biology). Moscow: Nauka, 1988:184. (In Russ.)
16. *Diagnozy i klyuchi vozrastnykh sostoyaniy lesnykh rasteniy. Derev'ya i kustarniki* = Diagnoses and keys of the age conditions of forest plants. Trees and shrubs. Moscow: Prometey, 1989:102. (In Russ.)
17. Popadyuk R.V., Chistyakova A.A., Chumachenko S.I. et al. *Vostochnoevropeyskie shirokolistvennye lesa* = Eastern European broad-leaved forests. Moscow: Nauka, 1994:364. (In Russ.)
18. Smirnova O.V. (ed.). *Vostochnoevropeyskie lesa: istoriya v golotsene i sovremennost'* = East European forests: history in the Holocene and present. Moscow: Nauka, 2004;(bk.1):479. (In Russ.)
19. Smirnova O.V. (ed.). *Vostochnoevropeyskie lesa: istoriya v golotsene i sovremennost'* = East European forests: history in the Holocene and present. Moscow: Nauka, 2004;(bk.2):575. (In Russ.)

20. Smirnova O.V., Chistyakova A.A., Drobysheva T.I. Cenopopulation analysis and forecasts for the development of oak-hornbeam forests in Ukraine. *Zhurnal obshchey biologii* = Journal of General Biology. 1987;48(2):200–212. (In Russ.)
21. Evstigneev O.I., Korotkov V.N. Population ecology of pioneer species in broad-leaved forests. *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdel biologicheskoy* = Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Department of Biology. 1992;97(6):88–96. (In Russ.)
22. Evstigneev O.I., Korotkov V.N., Bakalyina L.V. Population organization of hornbeam forests in the Kanevsky Reserve. *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdel biologicheskoy* = Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Department of Biology. 1992;97(2):81–89. (In Russ.)
23. Evstigneev O.I., Pochitaeva M.V., Zhelonkin S.E. Population organization and anthropogenic transformations of the floodplain oak forest of the Bolshaya Kokshaga River. *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdel biologicheskoy* = Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Department of Biology. 1993;98(5):80–87. (In Russ.)
24. Braslavskaya T.Yu. *Populyatsionnaya organizatsiya lesoobrazuyushchikh vidov v poyme ravninnoy sredney reki (na primere zapovednika «Bol'shaya Kokshaga»)* = Population organization of forest-forming species in the floodplain of a flat middle river (case study of the Bolshaya Kokshaga Reserve). Moscow: Tsifrovichok, 2019:114. (In Russ.)
25. Bernacci L.C., Martins F.R., Maës dos Santos F.F. Estrutura de estádios ontogenéticos em população nativa da palmeira *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman (Arecaceae). *Acta Botanica Brasilica*. 2008;22(1):119–130.
26. Silveira A.S., Martins F.R., Araújo F.S. Are tree ontogenetic structure and allometric relationship independent of vegetation formation type? A case study with *Cordia oncocalyx* in the Brazilian Caatinga. *Acta Oecologica*. 2012;43:126–133. doi: 10.1016/j.actao.2012.06.005
27. Rosseto V., Carneiro M.S., Ramos F.N., Maes dos Santos F.F. Ontogeny, allometry and architecture of *Psychotria tenuinervis* (Rubiaceae). *Acta Botanica Brasilica*. 2013;27(4):730–736. doi: 10.1590/S0102-33062013000400012
28. Chistyakova A.A. *Quercus robur* L. – Pedunculate oak. *Diagnozy i klyuchi vozrastnykh sostoyaniy lesnykh rasteniy. Derev'ya i kustarniki* = Diagnoses and keys of the age conditions of forest plants. Trees and shrubs. Moscow: Prometei, 1989:18–25. (In Russ.)
29. *Rastitel'nost' evropeyskoy chasti SSSR* = Flora in the European part of the USSR. Leningrad: Nauka, 1980:431. (In Russ.)
30. Braslavskaya T.Yu. *Biological diversity and dynamics of vegetation in the floodplain of a small river in the Southern Non-Chernozem region (case study of the Nerussa river, Bryansk region)*. PhD dissertation. Moscow, 2001:278. (In Russ.)
31. Poltinkina I.V. Ontogeny, number and age composition of field maple cenopopulations in broad-leaved forests of the European part of the USSR. *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdel biologicheskoy* = Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Department of Biology. 1985;90(2):79–88. (In Russ.)
32. Smirnova O.V., Chistyakova A.A., Zaugol'nova L.B. et al. Ontogeny of a tree. *Botanicheskii zhurnal* = Botanical Journal. 1999;84(12):8–19.
33. Evstigneev O.I., Korotkov V.N. Ontogenetic stages of trees: an overview. *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2016;1(2):1–31. doi: 10.21685/2500-0578-2016-2-1
34. Romanovskiy A.M. Poly-variance of the ontogeny of *Picea abies* (Pinaceae) in the Bryansk polesie. *Botanicheskii zhurnal* = Botanical Journal. 2010;86(8):72–85. (In Russ.)
35. Evstigneev O.I. Poly-variance of the Scotch pine in the Bryansk polesie. *Lesovedenie* = Forest Studies. 2014;(2):69–77. (In Russ.)
36. Smirnova O.V., Chistyakova A.A., Ripa S.I. et al. Population organization of beech forests in Transcarpathia. *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdel biologicheskoy* = Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Department of Biology. 1989;94(5):78–91. (In Russ.)
37. Kapper V.G. On organizing annual systematic observations of fruiting in tree species. *Trudy po lesnomu opytному delu* = Proceedings of Forest Experimenting. 1930;(8):103–147. (In Russ.)
38. Nikolaeva M.G., Lyanguzova I.V., Pozdova L.M. *Biologiya semyan* = Biology of seeds. Saint Petersburg: Bin RAN, 1999:232. (In Russ.)
39. Lositskiy K.B. *Dub* = The oak. Moscow: Lesn. prom-st', 1981:101. (In Russ.)
40. Filimonova V.D. Biological bases of storing acorns in winter. *Trudy instituta lesa* = Proceedings of Forest Institute. Moscow: AN SSSR, 1958;29(1):83–132. (In Russ.)
41. Nesterovich N.D., Chekalinskaya I.I., Sirotkin Yu.D. *Plody i semena listvennykh drevesnykh rasteniy* = Fruits and seeds of deciduous woody plants. Minsk: Nauka i tekhnika, 1967:286. (In Russ.)
42. Thompson K., Bakker J.P., Bekker R.M. *The soil seed banks of North West Europe*. Cambridge: Cambridge University Press, 1997:276.
43. Solonina O.V. *Role of mammals in maintaining structural and species diversity in the zone of broad-leaved forests (case study of the Bryansk region)*. PhD abstract. Penza, 2022:24. (In Russ.)
44. Evstigneev O.I., Voevodin P.V., Korotkov V.N., Murashev I.A. Zoochory and distance of seed dispersal in coniferous-deciduous forests of Eastern Europe. *Uspekhi sovremennoy biologii* = Achievements of Modern Biology. 2013;133(4):392–400. (In Russ.)
45. Evstigneev O.I., Murashev I.A., Romanov M.S. Jay (*Garrulus glandarius*) and zoochory in forest communities (case study of the Nerussa-Desna polesie). *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2018;3(1):1–18. (In Russ.). doi: 10.21685/2500-0578-2018-1-1

46. Serebryakov I.G. *Ekologicheskaya morfologiya rasteniy. Zhiznennye formy pokrytosemennykh i khvoynykh rasteniy* = Ecological morphology of plants. Life forms of angiosperms and conifers. Moscow: Vyssh. shk., 1962:379. (In Russ.)
47. Serebryakova T.I., Voronin N.S., Elenevskiy A.G. et al. *Botanika s osnovami fitotsenologii* = Botany with the basics of phytocenology. Moscow: Akademkniga, 2006:543. (In Russ.)
48. Mikhalevskaya O.B. *Biological features in the development and growth of the oak (Quercus robur L.) in the early stages of life*. PhD abstract. Moscow: MGU, 1963:14. (In Russ.)
49. Borisova M.A. Materials for ecological and anatomical analysis of oak leaves. *Uchenye zapiski Moskovskogo gorodskogo pedagogicheskogo instituta im. V.P. Potemkina* = Scientific notes of V. P. Potemkin Moscow City Pedagogical Institute. 1955;29:177–184. (In Russ.)
50. Tsel'niker Yu.L. *Fiziologicheskie osnovy tenevynoslivosti drevesnykh rasteniy* = Physiological bases of shade tolerance of woody plants. Moscow: Nauka, 1978:212. (In Russ.)
51. Astapova T.N. Growth and formation of oak shoots in the forests of the Moscow region. *Uchenye zapiski Moskovskogo gorodskogo pedagogicheskogo instituta im. V.P. Potemkina* = Scientific notes of V. P. Potemkin Moscow City Pedagogical Institute. 1954;37(2):135–155. (In Russ.)
52. Serebryakov I.G. *Morfologiya vegetativnykh organov vysshikh rasteniy* = Morphology of the vegetative organs of higher plants. Moscow: Sov. nauka, 1952:392. (In Russ.)
53. Ivanov L.A. *Fiziologiya rasteniy* = Plant physiology. Leningrad: Goslestekhzdat, 1936:386. (In Russ.)
54. Morozov G.F. *Uchenie o lese* = Teaching on the forest. Moscow; Leningrad: Goslesbumizdat, 1949:456. (In Russ.)
55. Lir Kh., Pol'ster G., Fidler G.-I. *Fiziologiya drevesnykh rasteniy* = Physiology of woody plants. Moscow: Lesn. prom-st', 1974:424. (In Russ.)
56. Tsel'niker Yu.L., Malkina I.S. Organic matter balance in leaf ontogenesis in deciduous trees. *Fiziologiya rasteniy* = Physiology of Plants. 1986;33(5):935–943. (In Russ.)
57. Malkina I.S. Relations between the intensity of photosynthesis in oak leaves and their structure and age of the tree. *Lesovedenie* = Forest Studies. 1983;(4):68–71. (In Russ.)
58. Tsel'niker Yu.L., Malkina I.S. Influence of tree age on the structure and function of the photosynthetic apparatus of pedunculate oak. *Fiziologiya rasteniy* = Physiology of Plants. 1983;30(2):349–354. (In Russ.)
59. Shennikov A.P. *Ekologiya rasteniy* = Ecology of plants. Moscow: Sov. nauka, 1950:376. (In Russ.)
60. Afanas'eva N.B., Berezina N.A. *Vvedenie v ekologiyu rasteniy* = Introduction to plant ecology. Moscow: MGU, 2011:799. (In Russ.)
61. Alekseev V.A. *Svetovoy rezhim lesa* = Light regime of the forest. Leningrad: Nauka, 1975:228. (In Russ.)
62. Pyatnitskiy S.S., Kovalenko M.P., Lokhmatov N.A. et al. *Vegetativnyy les* = Vegetative forest. Moscow: Izd-vo s.-kh. lit., zhurn. i plakatov, 1963:448. (In Russ.)
63. Karandina S.N. *Osobennosti rosta duba cherechatogo (Quercus robur L.) v Prikaspiyskoy nizmennosti* = Features of the growth of pedunculate oak (Quercus robur L.) in the Caspian lowland. Moscow: AN SSSR, 1963:91. (In Russ.)
64. Kraevoy S.Ya. Rapid growth and early fruiting of pedunculate oak. *Lesnoe khozyaystvo* = Forestry. 1958;(6):78. (In Russ.)
65. Zeding G. *Rostovye veshchestva rasteniy* = Growth substances of plants. Moscow: Inostrannaya lit., 1955:388. (In Russ.)
66. Paderevskaya M.I. On biology of dormant oak buds. *Uchenye zapiski Kurskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo instituta* = Scientific notes of Kursk State Pedagogical Institute. Kursk: Kurskoe knizhnoe izd-vo, 1957:20–38. (In Russ.)
67. Tkachenko M.E. *Obshchee lesovodstvo* = General forestry. Moscow; Leningrad: Goslesbumizdat, 1952:600. (In Russ.)
68. Moskalenko I.V., Lyubimov V.B., Ivanov S.I. Status of specimens of Quercus robur L. as a natural artifact of All-Russian significance (village Glinnoe, Navlinsky district of the Bryansk region). *Vestnik Bryanskogo gosudarstvennogo universiteta* = Bulletin of Bryansk State University. 2013;(4):136–139. (In Russ.)
69. Kolesnikov A.I. *Dekorativnaya dendrologiya* = Decorative dendrology. Moscow: Lesn. prom-st', 1974:704. (In Russ.)
70. Tsaralunga V.V., Tsaralunga A.V. Longevity of oak trees and oak stands. *Lesotekhnicheskii zhurnal* = Forestry Journal. 2017;(4):25–33. doi: 12737/25189
71. Chistyakova A.A. Long life cycle of Tilia cordata Mill. *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdel biologicheskii* = Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Department of Biology. 1979;84(1):85–98. (In Russ.)
72. Makhatkov I.D. Poly-variance of Siberian fir ontogeny. *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdel biologicheskii* = Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Department of Biology. 1991;96(4):79–88. (In Russ.)
73. Bobkova E.V. Life forms and ontogeny of Alnus incana (Betulaceae) in the subzone of coniferous-deciduous forests in the European part of Russia. *Botanicheskii zhurnal* = Botanical Journal. 2001;86(4):75–86. (In Russ.)
74. Kramer P.D., Kozlovskiy T.T. *Fiziologiya drevesnykh rasteniy* = Physiology of woody plants. Moscow: Lesn. prom-st', 1983:464. (In Russ.)
75. Bugrovskiy V.V., Mellina E.G., Tsel'niker Yu.L. Mechanisms of development and aging of separately growing trees. *Dokl. AN SSSR* = Reports of the Academy of Sciences of the USSR. 1985;280(4):1020–1024. (In Russ.)
76. Tsel'niker Yu.L., Malkina I.S., Kovalev A.G. et al. *Rost i gazoobmen SO₂ u lesnykh drev'ev* = Growth and CO₂ gas exchange in forest trees. Moscow: Nauka, 1993:256. (In Russ.)