

УДК 581.522 DOI 10.21685/2500-0578-2024-1-3

ПОЛИВАРИАНТНОСТЬ ОНТОГЕНЕЗА ДУБА ЧЕРЕШЧАТОГО В СОСНЯКАХ 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 Российской академии наук, Москва, Россия¹ quercus_eo@mail.ru, ² natalya-1998-494@mail.ru

Аннотация. Изучен онтогенез дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) в сосняках-зеленомошниках. При этом опирались на концепцию биологического возраста растений и представления о поливариантности развития особей. Показано, что в развитии дуба выделяются одиннадцать онтогенетических состояний: семена, проростки, ювенильные особи, иммаатурные особи (две подгруппы), виргинильные особи (две подгруппы), молодые, средневозрастные и старые генеративные деревья, а также сенильные особи. Дана подробная характеристика этих состояний. Выявлено, что у дуба в сосняках формируются особи трех уровней жизненности – пониженной, низкой и крайне низкой (сублетальной). Особи пониженной жизненности развиваются в крупных окнах, низкой – в небольших окнах, а крайне низкой – под лесным пологом. Дубы пониженной жизненности, постепенно наращивая свою мощь в крупных окнах, становятся эдификаторами лесного сообщества. Растения низкой и сублетальной жизненностей формируют популяционный резерв, который представлен большим числом угнетенных особей. Их развитие существенно задерживается в прегенеративном периоде в ожидании улучшения светового режима. Онтогенетические состояния дуба, выделенные в работе, можно использовать для анализа демографической структуры и прогнозов развития его популяций.

Ключевые слова: *Quercus robur*, биологический возраст растений, онтогенетические состояния растений, жизненность растений, адаптации к низкой освещенности, старение растений

Благодарности: авторы благодарят А. М. Романовского и Г. В. Шута 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. Поливариантность онтогенеза дуба черешчатого в сосняках Брянского полесья // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2024. Vol. 9 (1). <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2024-1-3>

ONTOGENY POLYVARIANCE OF PEDUNCULATE OAK IN PINE FORESTS 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 ontogeny of pedunculate oak (*Quercus robur* L.) in green moss pine forests has been studied. The authors use the concept of the biological age of plants and the idea of polyvariant development of individuals. It has been shown that 11 ontogenetic stages are distinguished in the ontogeny of 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. It was revealed that oak trees in pine forests develop individuals according three levels of vitality – reduced, low and extremely low (sublethal). Individuals with reduced vitality develop in large gaps, low vitality – in small gaps, and extremely low vitality – under the forest canopy. Oak individuals with reduced vitality, that gradually increasing their power in large gaps, become edifiers of the forest community. Plants with low and sublethal vitality form a population reserve, which is represented by many depressed individuals. Their development is significantly delayed in the pregenerative period in anticipation of an improvement in the light regime. 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, vitality of plants, low light adaptations, senescence of plants

Acknowledgments: the authors thank Andrey M. Romanovsky and Gleb V. Shut for the illustrations made for the article.

Financing: 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 polyvariance of pedunculate oak in pine forests of the Bryansk plesie. Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2024;9(1). (In Russ.). Available from: <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2024-1-3>

Введение

Функциональную организацию лесных сообществ невозможно познать без детального изучения популяций деревьев [1, 2]. В отечественной демографии растений для анализа структуры и динамики популяций разработаны два крупных обобщения: концепция биологического возраста растений; представления о поливариантности развития особей.

Согласно концепции биологического возраста, индивидуальное развитие растений делится на этапы – онтогенетические состояния [3]. Применение концепции биологического возраста в демографии обусловлено тремя причинами. Первая – особи одного календарного возраста могут находиться на разных этапах онтогенетического развития. Вторая причина – растения одного онтогенетического состояния могут быть разного календарного возраста. Третья причина – определение абсолютного возраста у большинства растений практически невозможно из-за постоянного обновления многолетних частей. Это означает, что сравнительную оценку роли растений в сообществе логичнее связывать не с календарным возрастом, а с уровнем их индивидуального развития – онтогенетическими состояниями. Последние отражают биологический возраст растений.

Представления о поливариантности развития растений показывают, что у вида в пределах разных сообществ и даже одного ценоза формируются несколько направлений онтогенетического развития особей [4]. Это связано с неоднородностью экологических и ценологических условий. Многообразие путей развития проявляется в разной жизненности, морфологической структуре, вегетативной подвижности растений, а также в неодинаковых темпах формирования особей. В настоящее время поливариантность в онтогенетическом развитии выявлена практически у всех видов деревьев, у которых детально

изучен онтогенез: *Tilia cordata* Mill. [5], *Acer campestre* L. [6], *Padus avium* Mill. [7], *Picea abies* (L.) Karst. [8], *Pinus sylvestris* L. [9], виды рода *Salix* [10] и др.

В стороне от подобных исследований оказался дуб черешчатый (*Quercus robur* L.) – основной эдификатор лесов Восточной Европы. Его популяции определяют структуру и видовой состав теневых широколиственных и хвойно-широколиственных лесов на поздних стадиях сукцессии, а также обуславливают динамику светлых сообществ – сосняков, березняков и осинников, которые находятся на ранних этапах развития. В связи с этим в работе поставлена задача – проанализировать онтогенез дуба в лесных сообществах, опираясь на концепцию биологического возраста растений и представления о поливариантности развития особей.

Район и методы исследования

Район исследования. Исследования проводили в Брянском полесье. Район относится к зоне северных широколиственных лесов с небольшим участием ели Полесской подпровинции Восточно-Европейской провинции Европейской широколиственно-лесной области [11]. Поливариантность онтогенеза дуба изучали в лесных сообществах на примере сосняков-зеленомошников. Подстилающая порода – песок, глубина грунтовых вод около 1,5 м. Местообитания этих ценозов по эдафической сетке П. С. Погребняка [12], специально разработанной для полесий, относятся к влажным суборям. В напочвенном покрове доминируют зеленые мхи – *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Dicranum scoparium* Hedw., *Polytrichum juniperinum* Hedw. В ярусе трав преобладают *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, *Convallaria majalis* L., *Dryopteris carthusiana* (Vill.) H. P. Fuchs, *Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt, *Melampyrum*

pratense L., *Molinia caerulea* (L.) Moench, *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn, *Solidago virgaurea* L., *Trientalis europaea* L., *Vaccinium myrtillus* L., *V. vitis-idaea* L. Геоботаническая характеристика этих сообществ дана в предыдущих работах [13, 14].

Методы исследования. При выделении онтогенетических состояний дуба применяли методы, разработанные для древесных растений [15–19]. В работе использовали периодизацию онтогенеза деревьев, предложенную этими авторами (табл. 1).

Таблица 1

Периоды и онтогенетические состояния деревьев [15–19]

Table 1

Ontogenetic periods and ontogenetic stages of trees [15–19]

Периоды	Онтогенетические (возрастные) 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
9. Средневозрастные (зрелые) генеративные особи		<i>g₂</i>
10. Старые генеративные особи		<i>g₃</i>
IV. Постгенеративный (сенильный)	11. Сенильные особи	<i>s</i>

Развитие дуба изучали в трех контрастных условиях сосняка-зеленомошника, которые отличались освещенностью. Первая группа особей развивалась в крупных окнах (600–1100 м²), вторая – в окнах небольших размеров (150–300 м²), а третья – под лесным пологом. Опираясь на опыт предшествующих исследователей, которые изучали онтогенез дерева, первую группу особей отнесли к растениям пониженной жизненности, вторую – к низкой, а третью – к сублетальной, или крайне низкой, жизненности [8, 16]. Дубы нормальной жизненности, которые развивались в условиях свободного роста, были охарактеризованы ранее [19]. Особи дуба подбирали так, чтобы их побеговые и корневые системы не перекрывались. Другими словами, конкурентное влияние соседних особей было минимальным, а развитие анализируемого подраста в значительной мере определялось освещенностью. В местах произрастания подраста определяли освещенность через каждые 3 м на составных трансектах общей протяженностью от 33 до 84 м. Использовали люксметр LX1010BS. Измерения проводили на высоте 1,3 м каждый час с 10 утра до 17 часов вечера в течение одного солнечного дня в середине лета, когда развитие листвы было максимальным. Одновременно измеряли полную освещенность на открытом пространстве. Значения освещенности над особями выражали в процентах от полной и усредняли за весь интервал времени.

Изучая развитие дуба, главное внимание уделяли структурам его надземных частей, которые служат ведущими признаками при определении онтогенетических состояний. Эти состояния выделяли на основе комплекса качественных и количественных признаков. Из группы 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. Среди количественных признаков определяли календарный возраст, высоту надземной части, диаметр ствола на уровне 1,3 м, высоту очищения ствола от нижних сучьев, протяженность трещиноватой корки на стволе, ширину и длину кроны, порядок ветвления в побеговой системе, длину годичного прироста по главной (лидерной) оси и на боковой ветке в нижней части кроны, длину, ширину и площадь листьев в средней части кроны, удельную плотность этих листьев (УПЛ), массу желудей. Абсолютный возраст деревьев определяли тремя способами. Первый – морфологический, по числу годичных приростов на стволе по высоте и на боковой наиболее развитой нижней ветке. Один годичный прирост от другого отличали по дугообразным и кольцеобразным рубцам на месте опавших почечных чешуй. Вторым – анатомический, по числу годичных колец древесины на спилах ствола и кернях, взятых с помощью

возрастного бурава Пресслера. Третий – по лесотаксационным данным. Удельная плотность листьев – сухая масса единицы площади листа. В работе в качестве такой единицы, вслед за физиологами растений, приняли 1 дм^2 . Исследованиями физиологов показана тесная связь УПЛ с интенсивностью фотосинтеза при световом насыщении [20, 21]. Все весовые параметры определяли в воздушно-сухом состоянии.

Для всех количественных признаков рассчитывали среднее арифметическое (M) и его ошибку (m_M), среднее квадратическое отклонение (σ), отмечали минимальные и максимальные значения (\min , \max), а также указывали объем выборки – N [22]. Для парного сравнения несвязанных выборок применяли непараметрические критерии: для небольших выборок (менее 60 измерений) – критерий Манна – Уитни, для больших – критерий Колмогорова – Смирнова [23]. Данные обсчитывали в программе Statistica. Каждое онтогенетическое состояние зарисовали и сфотографировали. Рисунки и фотографии обрабатывали в программе Photoshop.

Результаты и обсуждение

Онтогенетическое развитие дуба в сосняках-зеленомошниках проходит на трех уровнях жизненности – пониженном, низком и крайне низком. Это определяется разными условиями освещенности.

Онтогенез особей пониженной жизненности

Особи дуба пониженной жизненности развивались в окнах сосняка-зеленомошника относительно крупных размеров – от 600 до 1100 м^2 . Средняя освещенность в течение дня в этих прогалинах на уровне груди составляет 23% от полной ($N = 13$, $\sigma = 7,8$). В этих условиях в индивидуальном развитии дуба выделяются одиннадцать онтогенетических состояний.

Покоящиеся семена (se). Это онтогенетическое состояние начинается с момента созревания и опадения плодов с дерева и заканчивается их прорастанием. Плод дуба – односемянный желудь (рис. 1).



$M = 1,9 \text{ г}; m_M = 0,12; N = 41$ $M = 4,8 \text{ г}; m_M = 0,16; N = 41$ $M = 2,7 \text{ г}; m_M = 0,12; N = 41$

Рис. 1. Желуди дуба черешчатого, которые сформировались на деревьях пониженной жизненности в разных онтогенетических состояниях: g_1, g_2, g_3 – молодое, средневозрастное и старое генеративное; M – среднее арифметическое; m_M – ошибка среднего арифметического; N – объем выборки

Fig. 1. Acorns of pedunculate oak, which are formed by trees of reduced vitality in different onto-genetic states: g_1, g_2, g_3 – young, mature and old generative; M – arithmetic mean; m_M – arithmetic mean error; N – sample size

Время созревания первых желудей в районе исследования – начало сентября. Поспевшие плоды опадают всю осень. Покой у желудей вынужденный. Он определяется неблагоприятными экологическими условиями [24]. В теплую и влажную осень часть желудей может сразу прорасти. Однако основная доля трогается в рост только весной [25]. Желуди, лежащие на поверхности, часто погибают во время длительных и крепких морозов (ниже $-10 \text{ }^\circ\text{C}$), а также теряют всхожесть при высыхании, если

содержание воды в плодах сократится до половины их сухого веса [26].

Пережить неблагоприятный период желудям помогают животные, которые делают запасы. К этим животным в первую очередь относятся сойка (*Garrulus glandarius* Linnaeus, 1758) и рыжая полевка (*Myodes glareolus* Schreber, 1780). Большинство желудей сойка прячет в земле под подстилкой у основания стволов деревьев. Эта птица, устраивая кладовые, сначала заталкивает желудь в землю, а затем подбирает клювом

опавшие листья и прикрывает ими тайник [27]. Рыжая полевка запасы желудей создает под подстилкой и валежем, в пустотах сгнивших корней, в основании стволов кустарников и деревьев [28]. Известно, что семена, скрытые в подстилке и других местах, меньше иссушаются, чем лежащие на поверхности. Кроме того, подстилка и снежный покров – превосходные теплоизоляторы, которые защищают желуди от промерзания [26, 29]. Наши наблюдения показали, что сойка и рыжая полевка прячут желуди в тайниках в основном поштучно, редко – по два и больше. Хранение желудей небольшими порциями, особенно по одному, снижает риск их расхищения другими животными, а также уменьшает вероятность развития грибковых заболеваний [30]. Известно, что животные запасают в несколько раз больше семян, чем могут съесть [27, 31]. В результате неиспользованные желуди благополучно переживают зиму и прорастают весной.

Следует отметить, что вес желудей, собранных в сосняке с дубов пониженной жизнеспособности, значительно меньше ($p < 0,001$) массы желудей, которые сформировались на деревьях нормальной жизнеспособности при полной освещенности [19]. Так, средний вес одного желудя в сосняке-зеленомошнике составляет 3,1 г ($N = 123$; $\sigma = 1,48$), а на лугу – 4,9 г ($N = 123$; $\sigma = 2,15$). Выявленное отличие определяется тем, что плодоносящие дубы в сосняках меньше по мощности и хуже освещены, чем свободстоящие особи на лугах. Из-за этого деревья пониженной жизнеспособности поставляют меньше пластических и минеральных веществ на формирование желудей.

Проростки, или всходы (р). У дуба это онтогенетическое состояние начинается с прорастания семени и заканчивается появлением первых зеленых листьев с широкой пластинкой. Для дуба характерно подземное прорастание, при котором семядоли не выносятся на дневную поверхность (рис. 2).

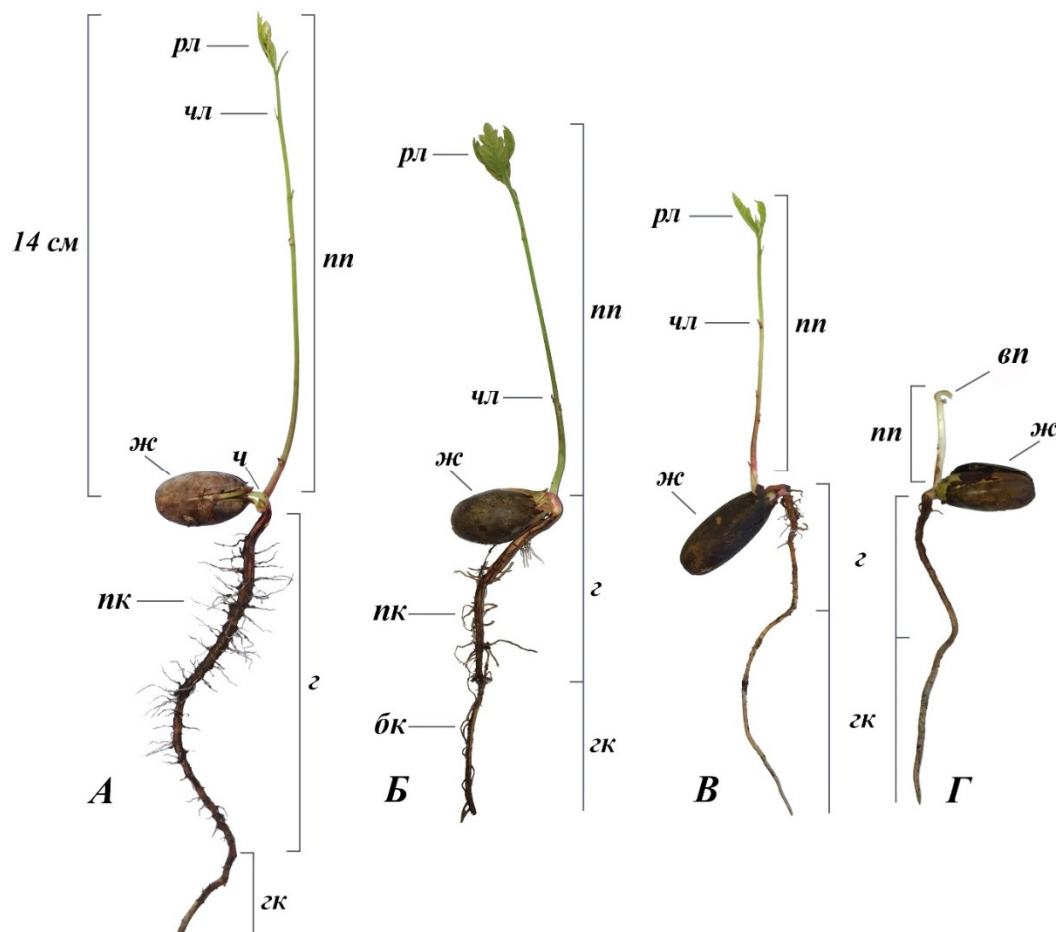


Рис. 2. Проростки, или всходы (р), дуба черешчатого пониженной (А, Б) и низкой (В, Г) жизнеспособности: бк – боковой корень; вл – верхушечная почка; г – гипокотиль с придаточными корнями; жк – главный корень; жс – желудь; нк – придаточный корень; nn – первичный побег; рл – разворачивающиеся листья; ч – черешок семядолей; чл – чешуевидный лист

Fig. 2. Seedlings (р) of pedunculate oak with reduced (A, Б) and low (B, Г) vitality: бк – lateral root; вл – apical bud; г – hypocotyl with adventitious roots; жк – main root; жс – acorn; нк – adventitious root; nn – primary shoot; рл – unfolding leaves; ч – petiole of the cotyledon; чл – scale-shaped leaf

Подземное прорастание выгодно для растений, семена которых запасают животные в норах и почвенных ходах, а также под подстилкой. У дуба 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 гипокотыля – 8–15 см [32, 33]. На нем формируется большое число придаточных корней. Через две-три недели формирования корешка и гипокотыля из зародышевой почечки появляется первичный побег. Он сильно вытягивается и выносит вверх почечку, которая активно «пробивает дорогу» сквозь почву: первые семь-девять 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 [34]. В это время всходы питаются за счет запасных веществ в семядолях. Где-то через полтора месяца из верхних метамеров первичного побега начинают развиваться от трех до пяти ассимилирующих листьев с широкой пластинкой. Микологи показали, что

корневые окончания проростков дуба, начиная с июня, окутываются гифами грибов, которые проникают в паренхиму коры и вступают в контакт с ее клетками. Благодаря микоризе всходы дуба лучше снабжаются водой и минеральными веществами и, как следствие, хорошо переносят засуху и энергичнее растут [35].

Средняя длина первичного побега у проростков, развивающихся из желудей, собранных с деревьев пониженной жизнеспособности, составляет 13 см ($N = 22$; $\sigma = 4,1$). Этот показатель значительно меньше ($p < 0,001$) длины первичного побега, который формируется из желудей, созревших на дубах нормальной жизнеспособности. Длина последнего равна 18 см ($N = 22$; $\sigma = 2,6$). Отмеченное различие обусловлено меньшим весом желудей, опавших с дубов пониженной жизнеспособности.

Ювенильные особи (j). Эти растения находятся в травяном покрове. Средняя высота дубов составляет всего 20 см. Ювенильные растения закрепляются в сообществе и приспособляются к нему. Надземная часть этих особей представлена одним удлиненным побегом. В его состав входят от двух до шести годичных приростов. Эти одноосные растения нарастают преимущественно моноподиально (рис. 3).

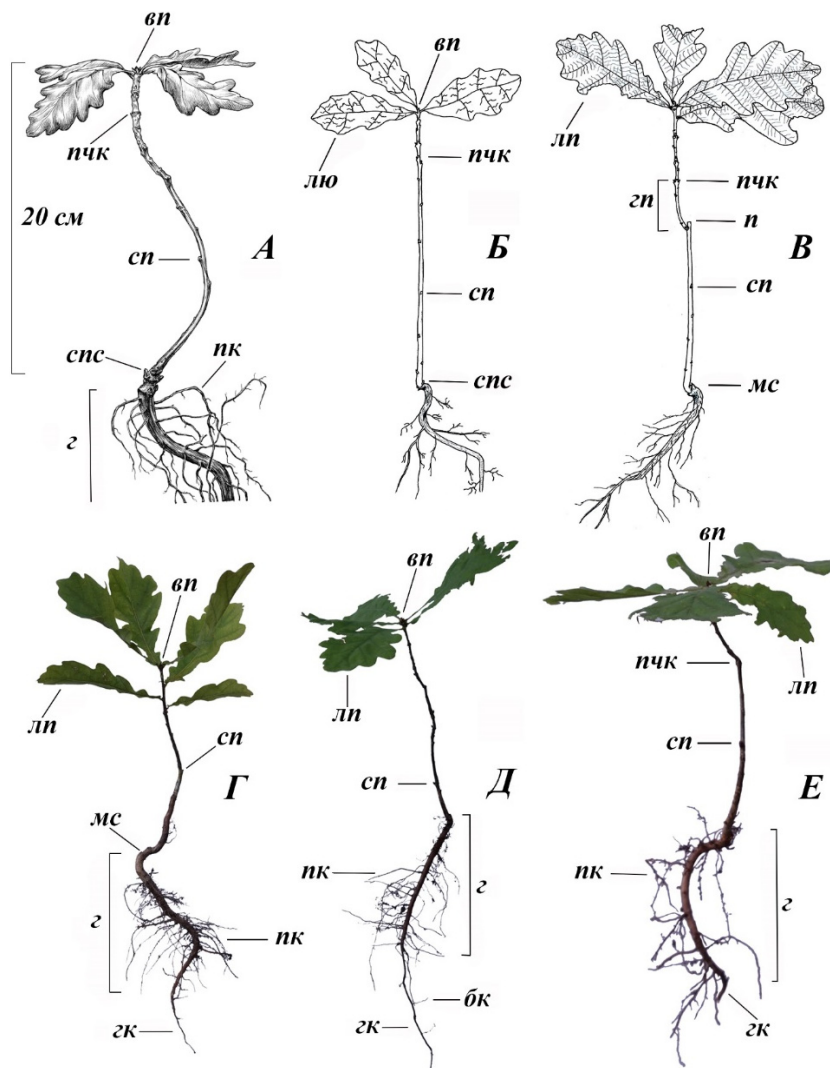


Рис. 3. Ювенильные особи (j) дуба черешчатого пониженной жизнеспособности:

вп – верхушечная почка;
г – гипокотиль с придаточными корнями; гк – главный корень;
гп – годичный побег; лп – лист полувзрослого типа; лю – лист ювенильного типа; мс – место прикрепления семядолей;
п – переворачивание побега;
пк – придаточный корень;
пчк – почечные кольца (рубцы на месте опавших почечных чешуек);
сп – спящая боковая почка;
спс – спящая почка, сформированная в пазухе семядолей. Рисунок А выполнил Г. В. Шут

Fig. 3. Juvenile individuals (j) of pedunculate oak with reduced vitality:
вп – apical bud; г – hypocotyl with adventitious roots; гк – main root;
гп – annual shoot; лп – leaf of semi-adult type; лю – leaf of juvenile type;
мс – place of attachment of cotyledons; п – residuals of dying tops of shoots;
пк – adventitious root; пчк – bud rings (scars on the site of fallen bud scales);
сп – dormant lateral bud;
спс – dormant bud formed in the axil of the cotyledon.

Figure A was made by Gleb V. Shut

Дубы в *j* состоянии характеризуются слабой способностью к росту по высоте: величина текущего прироста незначительная, всего 3 см. Годичный побег, появляющийся из верхушечной почки, несет от трех до восьми зеленых листьев. Все они, как правило, ювенильного типа. Их листовая пластинка узкая обратояйцевидная с малым числом боковых слабоврезанных лопастей (всего три-четыре пары) и клиновидным основанием (рис. 4). Лопастей иногда отсутствуют. К концу *j* состояния на годичном побеге рядом с верхушечной почкой образуются крупные

боковые почки. На следующий год из них формируются удлиненные побеги ветвления. У *j* особей развивается корневая система стержневого типа, главный корень уходит на глубину до 80 см. Ранее было показано, что на формирование глубинной корневой системы дуба в первый год его жизни тратится 60 % пластических веществ, что существенно больше других лиственных деревьев [36]. Это способствует закреплению дубов в сообществе. Возраст *j* особей – от двух до шести лет, средний – четыре года (табл. 2).

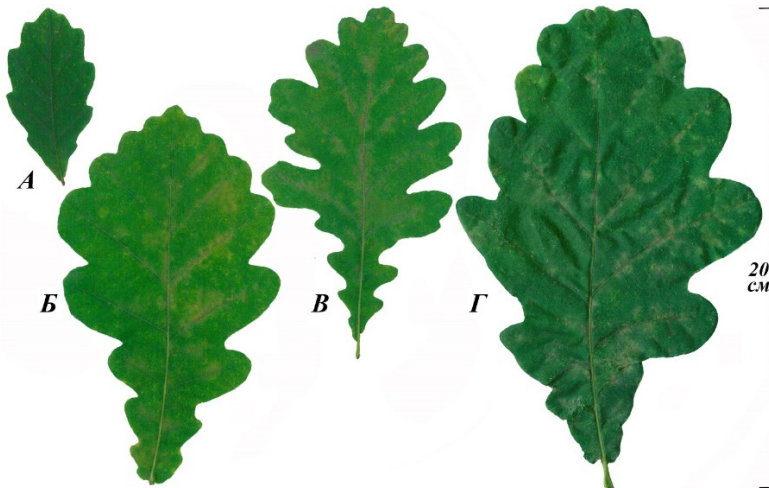


Рис. 4. Листья ювенильного (А), полувзрослого (Б), взрослого (В) типов и лист вторичной кроны (Г).
Пониженная жизненность
Fig. 4. Leaves of juvenile (A), semi-adult (Б), adult (B) type and leaf from secondary canopy (Г).
Reduced vitality

Таблица 2

Биохронологические показатели онтогенетических состояний у дуба черешчатого в прегенеративном периоде в сосняке-зеленомошнике. Пониженная жизненность

Table 2

Biochronological indicators of ontogenetic stages of pedunculate oak in pre-generative period in a green moss pine forest. Reduced vitality

Показатели	Онтогенетические состояния				
	<i>j</i>	<i>im</i> ₁	<i>im</i> ₂	<i>v</i> ₁	<i>v</i> ₂
Объем выборки	34	35	34	35	34
Возраст, годы	$4 \pm 0,2$ 2–6	$12 \pm 0,7$ 5–22	$23 \pm 0,8$ 14–34	$37 \pm 1,6$ 21–57	$58 \pm 1,4$ 41–73
Высота дерева, м	$0,2 \pm 0,02$ 0,1–0,4	$0,5 \pm 0,05$ 0,2–1,2	$2,9 \pm 0,15$ 1,5–4,8	$6,3 \pm 0,22$ 4,2–8,7	$11,7 \pm 0,39$ 6,9–15,1
Высота основания первичной кроны, м	–	$0,2 \pm 0,02$ 0,1–0,5	$0,6 \pm 0,07$ 0,1–1,5	$1,6 \pm 0,10$ 0,7–3,1	$2,7 \pm 0,17$ 1,1–5,5
Диаметр первичной кроны, м	–	$0,3 \pm 0,04$ 0,1–0,9	$1,5 \pm 0,08$ 0,6–2,3	$3,9 \pm 0,15$ 2,4–5,7	$6,6 \pm 0,25$ 4,2–10,4
Диаметр ствола на уровне 1,3 м, см	–	–	$2 \pm 0,1$ 1–4	$6 \pm 0,3$ 4–12	$14 \pm 0,7$ 7–23
Протяженность трещиноватой корки, м	–	–	$0,2 \pm 0,02$ 0,1–0,7	$1,0 \pm 0,18$ 0,1–3,7	$4,8 \pm 0,45$ 1,0–10,1
Порядок ветвления кроны	1	$3 \pm 0,1$ 2–4	$5 \pm 0,1$ 4–6	$6 \pm 0,1$ 5–7	$7 \pm 0,1$ 6–8
Длина годичного прироста по главной оси, см	$3 \pm 0,3$ 1–8	$6 \pm 1,0$ 1–27	$16 \pm 1,0$ 6–31	$18 \pm 2,6$ 2–58	$17 \pm 1,3$ 10–40
Длина годичного прироста по боковой оси, см	–	$3 \pm 0,4$ 1–9	$9 \pm 0,9$ 2–23	$10 \pm 1,1$ 2–24	$9 \pm 1,1$ 2–25

Примечание. 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.

Имматурные особи первой подгруппы (im_1).

Эти растения расположены в ярусе трав. Их средняя высота – 52 см (см. табл. 2). Побеги im_1 дубов постоянно объедают копытные. В результате имматурные особи могут задержаться в травяном покрове на двадцать лет и больше. Однако в течение этого времени деревца готовятся к быстрому выходу в верхний ярус. Они образуют разветвленные побеговую и корневую системы. Формируется зачаточная крона, для которой характерно акротонное ветвление. Удлиненные боковые побеги вырастают из почек, которые расположены ближе к верхушечной

почке. В кроне появляются оси второго, третьего и четвертого порядков. Моноподий, образующий ствол (главную ось), принят за первый порядок. Благодаря ветвлению кардинально увеличивается ассимилирующая поверхность организма. Это усиливает конкурентную мощь растения. Длина годичного прироста по главной оси остается небольшой, всего 6 см. Однако она в два раза больше прироста по боковой оси. Благодаря этому крона у im_1 растений постепенно вытягивается в вертикальном направлении и, как правило, принимает форму цилиндра (рис. 5).

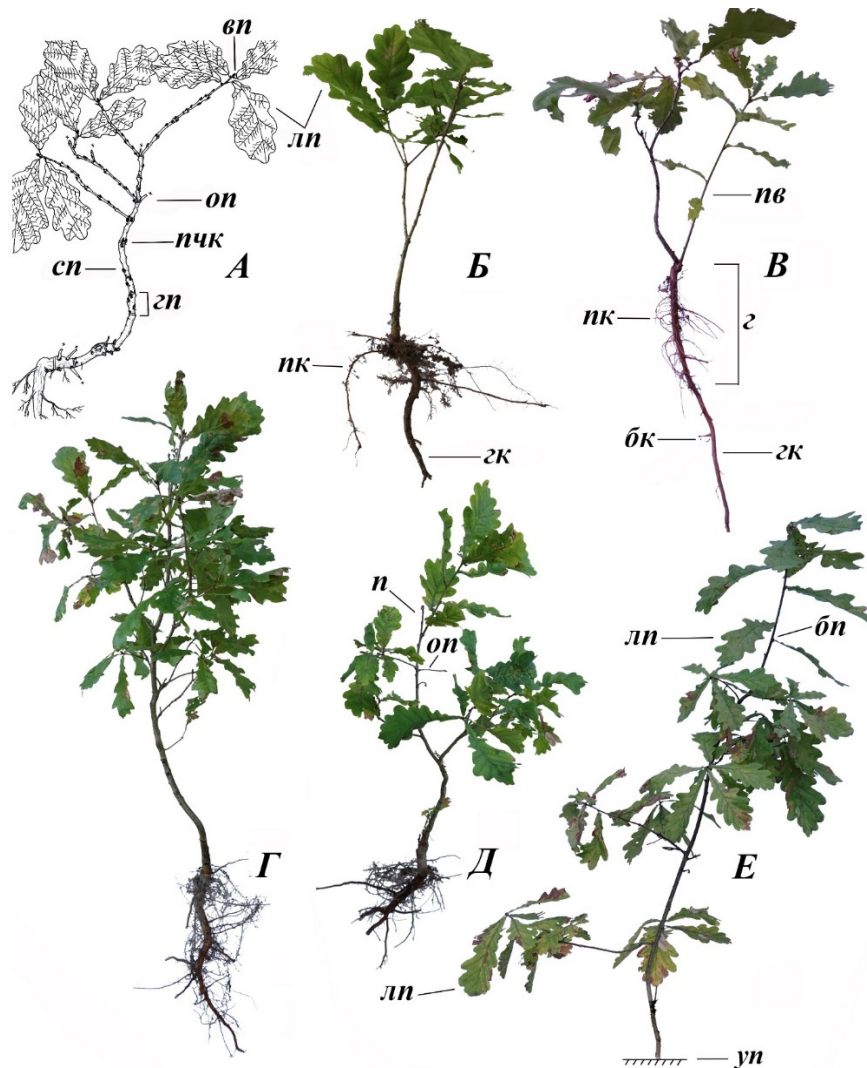


Рис. 5. Имматурные особи дуба черешчатого первой подгруппы (im_1) пониженной жизненности: бк – боковой корень; бп – боковая почка, вп – верхушечная почка; г – гипокотиль с придаточными корнями; гк – главный корень; гп – годичный побег; лп – лист полузрелого типа; оп – отмерший побег, п – перевершинивание побега; пв – побег возобновления, проснувшийся из спящей почки (возраст – один год); пк – придаточный корень; пчк – почечные кольца (рубцы на месте опавших почечных чешуй); сп – спящая боковая почка; ун – уровень почвы. Высота надземной части: А – 50 см; Б – 40 см; В – 35 см; Г – 80 см; Д – 65 см; Е – 105 см

Fig. 5. Immature individuals of pedunculate oak of the first subgroup (im_1) with reduced vitality: бк – lateral root; бп – lateral bud, вп – apical bud; г – hypocotyl with adventitious roots; гк – main root; гп – annual shoot; лп – leaf of semi-adult type; оп – dead shoot, п – residuals of dying tops of shoots; пв – renewal shoot from a dormant bud (one year age); пк – adventitious root; пчк – bud rings (scars on the site of fallen bud scales); сп – dormant lateral bud; ун – soil level. Height of aboveground parts: А – 50 cm; Б – 40 cm; В – 35 cm; Г – 80 cm; Д – 65 cm; Е – 105 cm

Листья в пределах кроны размещаются в несколько слоев. Все листья полувзрослого (имматурного) типа (см. рис. 4). Они могут появиться у j растений, возраст которых старше одного года. Площадь листьев полувзрослого типа в пять раз больше ювенильных. Их форма широкая обратнаяцевидная с пятью-восемью парами лопастей. Расширенная часть листа обращена к периферии кроны, которая лучше освещена. Следует отметить, что площадь отдельных листьев, сформированных в условиях леса, почти в два раза больше листьев, которые выросли на полном свете. Такие онтогенетические и ценотические преобразования листьев позволяют подросту улавливать ограниченный свет лесного сообщества с большей площади. Возраст im_1 особей пониженной жизнеспособности – от 5 до 22 лет, а средний – 12 лет (см. табл. 2).

Имматурные особи второй подгруппы (im_2). Эти растения, сформировав в предыдущем онтогенетическом состоянии достаточно разветвленную побеговую и корневую системы, начинают активно расти вверх. Их среднегодовой прирост по высоте почти в три раза больше im_1 дубов и составляет 16 см. Отмечены отдельные особи с годовым приростом более 30 см. В результате большинство im_2 дубов осваивают в сообществе высоту до 3 м, а отдельные особи – до 5 м. У двух третей подростка в основании ствола живая перидерма сменяется на мертвую трещиноватую корку. Ее средняя протяженность незначительная – всего 17 см. Глубина трещин небольшая. У im_2 растений текущий прирост по высоте превышает боковой в два раза. Благодаря такому апикальному доминированию крона вытягивается в вертикальном направлении и приобретает, как правило, форму конуса (рис. 6).

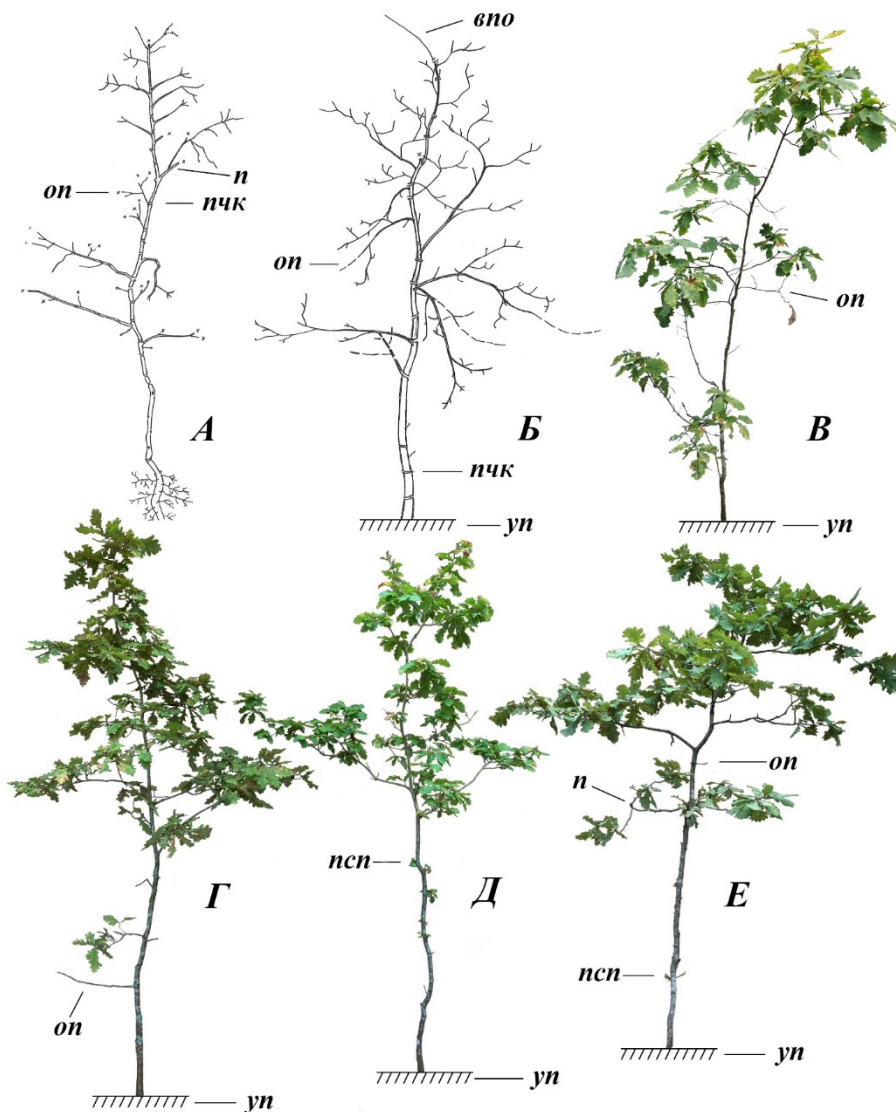


Рис. 6. Имматурные особи дуба черешчатого второй подгруппы (im_2) пониженной жизнеспособности:

- vno – верхушечный побег;
- on – отмерший побег (веточка);
- n – перевершинивание побега; nчп – побег, появившийся из спящей почки (волчок);
- нчк – почечные кольца (рубцы на месте опавших почечных чешуй);
- yn – уровень почвы.

Высота надземной части:
А – 2,0 м; Б – 2,6 м; В – 1,6 м;
Г – 3,6 м; Д – 3,1 м; Е – 3,5 м

Fig. 6. Immature individuals of pedunculate oak of the second subgroup (im_2) with reduced vitality:
vno – apical shoot; on – dead shoot (branch); n – residuals of dying tops of shoots; nчп – shoot from a dormant bud; нчк – bud rings (scars on the site of fallen bud scales); yn – soil level.

Height of aboveground parts:
А – 2,0 m; Б – 2,6 m; В – 1,6 m;
Г – 3,6 m; Д – 3,1 m; Е – 3,5 m

Средний порядок ветвления побеговой системы возрастает до пяти. Верхняя часть кроны иногда изгибается в сторону окна с лучшим

освещением. Листья в кроне располагаются в несколько слоев. Все они полувзрослого типа. Крона дубов, выросших в сосняках, отличается

от растений, которые сформировались на полном свете. На свободе при 100 % освещении крона опущена до травяного покрова, интенсивно насыщена листьями, выглядит плотной и компактной. В лесном сообществе крона, наоборот, рыхлая и разреженная. Это связано с резким уменьшением числа листьев. Протяженность кроны сокращается: из-за ограниченного светового питания нижние ветки отмирают. В результате крона начинается с полуметра и выше. Известно, что при таких преобразованиях продуктивность растений снижается, а их развитие затормаживается [21, 37–39]. Так, на полном свете средний возраст it_2 дубов нормальной жизненности составляет 17 лет [19], а особей пониженной жизненности, которые сформировались в сосняках, – 23 года (см. табл. 2).

Виргинильные особи первой подгруппы (v_1).

С переходом в виргинильное состояние у дуба начинается «период большого роста». Он длится в течение трех онтогенетических состояний – v_1 ,

v_2 и g_1 [18, 19]. Известно, что для деревьев этих возрастных состояний характерны значительные приросты по высоте, существенное развитие ствола и кроны, усиление интенсивности фотосинтеза, а также большая скорость накопления биомассы [40–43].

Средняя высота v_1 особей в крупных окнах сосняка – 6 м. Длина годовичных приростов по главной оси (стволу) почти в два раза больше боковых ветвей. У некоторых растений годичный прирост по высоте может быть около полуметра и более (см. табл. 2). Исследователи предполагают, что апикальное доминирование верхушки главной оси определяет торможение в развитии боковых ветвей [32, 42]. Одновременно в хорошо освещенных окнах подрост дуба тратит значительное количество веществ на формирование ствола и новых слоев боковых ветвей. Благодаря интенсивному росту крона большинства растений вытягивается в вертикальном направлении и приобретает форму конуса (рис. 7).

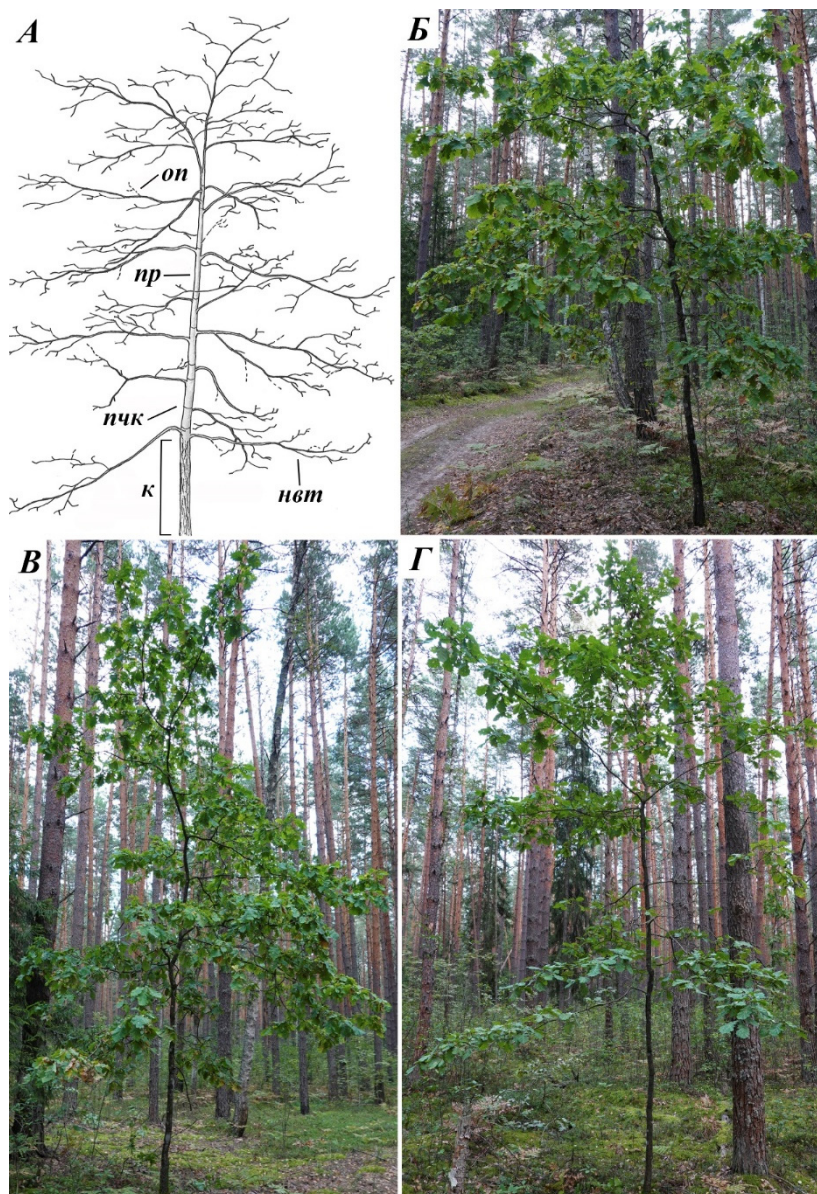


Рис. 7. Виргинильные особи дуба черешчатого первой подгруппы (v_1) пониженной жизненности:
к – корка; нвт – нижняя ветка с заторможенным ростом;
он – отмерший побег (веточка);
пр – перидерма; пчк – почечные кольца (рубцы на месте опавших почечных чешуй).

Высота надземной части: А – 5,9 м;
Б – 4,9 м; В – 7,6 м; Г – 6,2 м

Fig. 7. Virginile individuals of pedunculate oak of the first subgroup (v_1) with reduced vitality:
к – crust; нвт – lower branch with stunted growth;
он – dead shoot (branch); пр – periderm;
пчк – bud rings (scars on the site of fallen bud scales). Height of aboveground parts: А – 5,9 м;
Б – 4,9 м; В – 7,6 м; Г – 6,2 м

У некоторых особей, растущих на краю окна, верхушка дерева может резко изгибаться в сторону лучшего освещения, принимая плагиотропное положение. В этом случае крона становится похожей на усеченный конус (рис. 7,Б). В побеговой системе v_1 растений преобладают пятый и шестой порядки ветвления. Все листья в кроне полувзрослого типа. Они расположены в несколько слоев. Однако ограничения в освещенности не позволяет дубу сформировать большое число листьев, аналогичное на открытом пространстве при полном свете. Из-за этого крона выглядит разреженной. Благодаря рыхлой кроне рассеянный свет лесного сообщества свободно проникает вглубь дерева и освещает каждый лист. Это важно для поддержания фотосинтеза и продуктивности дуба, а также для его дальнейшего развития и беспрепятственного выхода в ярус древостоя. Нижняя часть ствола из-за дефицита света очищается от веток до полутора метров и выше. У всех особей в основании

дерева развивается корка. Она покрывает ствол в среднем до 1 м. Световые ограничения, которые характерны для сосняков, снижают темпы развития особей. Так, если средний возраст v_1 дубов на открытом пространстве в условиях свободного роста равен 24 годам [19], то в сосняках он в полтора раза больше и составляет 37 лет (см. табл. 2).

Виргинильные особи второй подгруппы (v_2).

Растения вполне сформированы, но еще не плодоносят. По сравнению с предыдущим онтогенетическим состоянием v_2 дубы почти в два раза выше. Их средняя высота – 12 м, а отдельных растений – 15 м (см. табл. 2). Величина годичного прироста по высоте остается большой и сопоставима с v_1 особями. В верхней части ствола в результате акротонного ветвления появляются новые слои боковых ветвей. Благодаря этому крона остается конического вида и продолжает нарастать по вертикали (рис. 8,А).

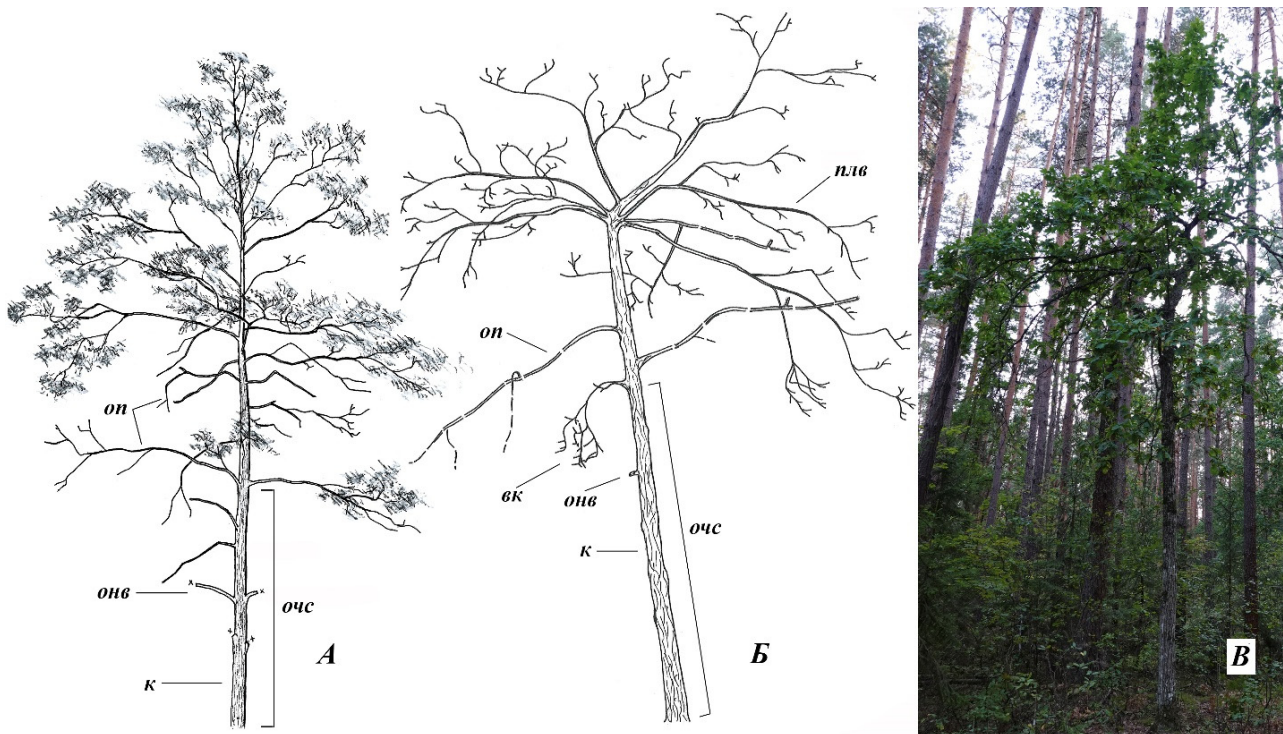


Рис. 8. Виргинильные особи дуба черешчатого второй подгруппы (v_2) пониженной (А) и низкой (Б, В) жизненностей: вк – ветка вторичной кроны; к – корка; плав – плагиотропная ветка; онв – отмершие нижние ветки; оп – отмерший побег (ветка); очс – часть ствола, очищенная от нижних сучьев. Высота надземной части: А – 10,5 м; Б – 12,0 м; В – 12,6 м

Fig. 8. Virginile individuals of pedunculata oak of the second subgroup (v_2) with reduced (A) and low (Б, В) vitality: вк – secondary crown branch; к – crust; плав – plagiotropic branch; онв – dead lower branches; оп – dead shoot (branch); очс – part of the trunk without lower branches. Height of aboveground parts: А – 10,5 m; Б – 12,0 m; В – 12,6 m

По причине многослойности крону можно назвать также пирамидальной. В побеговой системе шестой, седьмой и восьмой порядки ветвления. Это больше, чем у v_1 особей. В хорошо

освещенных частях кроны развиваются листья взрослого типа. Они перистолопастные. Их площадь по сравнению с листьями полувзрослого типа почти в полтора раза меньше, а листовая

пластинка глубоко изрезана шестью-семью парами боковых лопастей (см. рис. 4). Одновременно листья становятся толще. Об этом свидетельствует относительно большая УПЛ. Физиологи растений показали, что листья с высокими значениями УПЛ, имея более сложную структуру тканей, характеризуются большей интенсивностью фотосинтеза [20]. Это способствует активному росту дуба, существенному развитию его кроны и ствола. Продолжающийся интенсивный рост главной оси определяет дальнейшее отмирание нижних малопродуктивных ветвей. В результате крона поднимается на высоту в среднем на 3 м, иногда – до 6 м. У всех особей ствол

в базальной части покрыт трещиноватой коркой. Ее средняя высота – 5 м. Световой дефицит, свойственный для сосняков, затягивает темпы развития растений. Так, если средний возраст v_2 дубов на лугах в условиях полного освещения равен 30 годам [19], то в сосняках он почти в два раза больше и составляет 58 лет (см. табл. 2).

Молодые генеративные особи (g_1). Средняя высота g_1 особей – 17 м. Величина годовичного прироста по высоте остается большой и превышает боковой более чем в два раза. Благодаря апикальному доминированию главной оси (ствола) крона продолжает вытягиваться в вертикальном направлении (рис. 9).

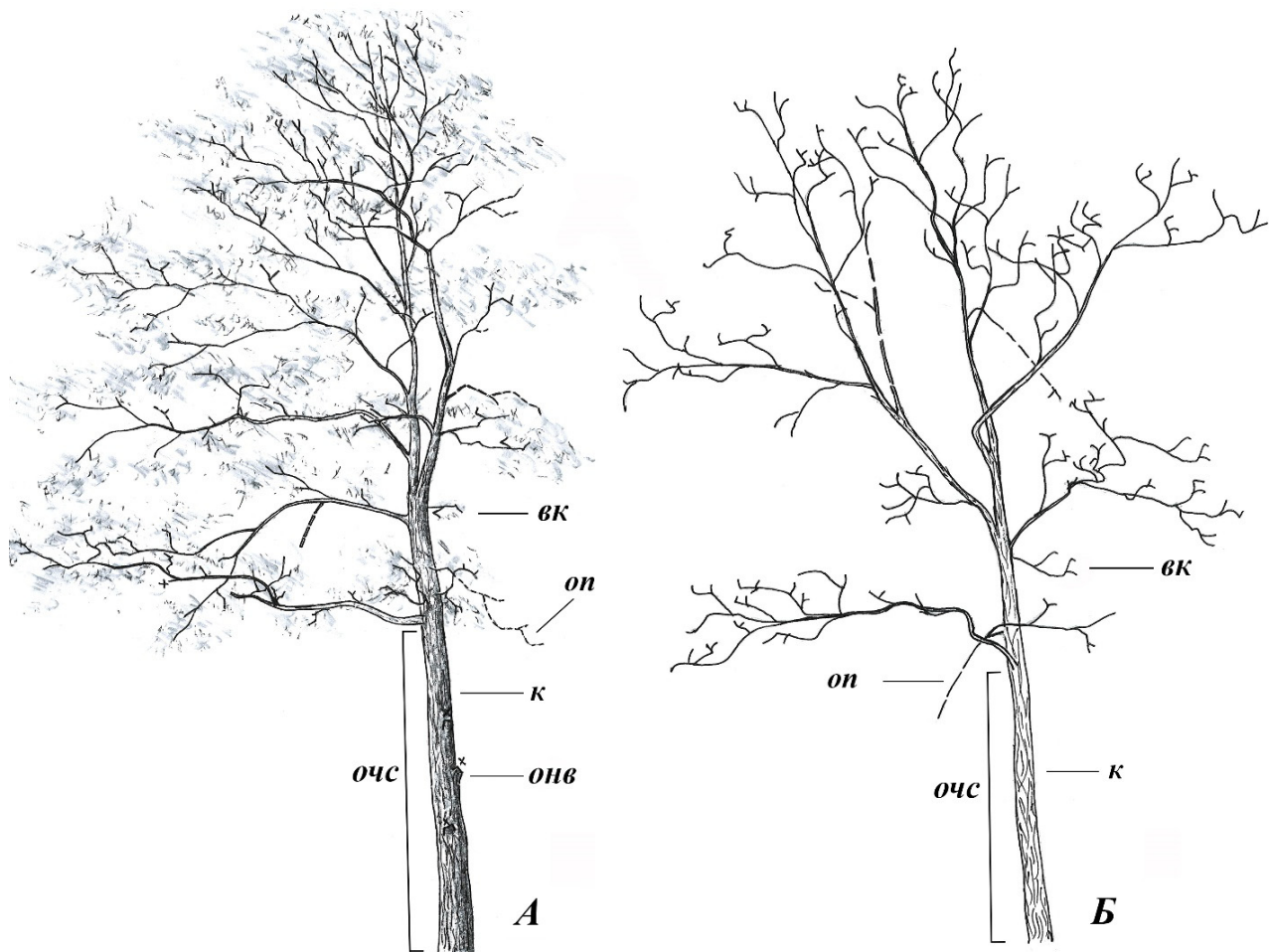


Рис. 9. Молодые генеративные особи (g_1) дуба черешчатого пониженной жизнеспособности: вк – ветка вторичной кроны; к – корка; онв – отмершие нижние ветки; он – отмерший побег (ветка); очс – нижняя часть ствола, очищенная от сучьев. Высота надземной части: А – 17,3 м; Б – 16,1 м

Fig. 9. Young generative individuals (g_1) of pedunculate oak with reduced vitality: вк – secondary crown branch; к – crust; онв – dead lower branches; он – dead shoot (branch); очс – part of the trunk without lower branches. Height of aboveground parts: А – 17,3 m; Б – 16,1 m

Длительность g_1 онтогенетического состояния в два раза больше предыдущего – v_2 . В течение этого времени крона у деревьев, стоящих в центре окна, становится ширококонической с седьмым и восьмым порядками ветвления,

а у особей на периферии окна, как правило, формируется однобокая крона. У g_1 деревьев большая часть листьев становится взрослого типа, поскольку крона расположена выше и лучше освещена. Базальная часть ствола из-за усилен-

ного роста главной оси очищается от нижних непроизводительных ветвей на значительную высоту, в среднем на 6 м, иногда – до 12 м (табл. 3). Лидерная ось так же, как у виргинильных ос-

бей, хорошо прослеживается от основания дерева и до его верхушки, возвышаясь над ней. На большей части ствола формируется корка с глубокими трещинами.

Таблица 3

Биохронологические показатели онтогенетических состояний у дуба черешчатого в генеративном и постгенеративном периодах в сосняке-зеленомошнике. Пониженная жизненность

Table 3

Biochronological indicators of ontogenetic stages of pedunculate oak in the generative and post-generative periods in a green moss pine forest. Reduced vitality

Показатели	Онтогенетические состояния			
	g_1	g_2	g_3	s
Объем выборки	26	22–23	33	23
Возраст, годы	$69 \pm 3,8$ 33–94	$110 \pm 4,8$ 70–150	$133 \pm 1,8$ 120–180	$162 \pm 4,0$ 130–210
Высота дерева, м	$16,6 \pm 0,56$ 10,1–22,5	$23,0 \pm 0,61$ 15,7–28,1	$20,9 \pm 0,53$ 14,3–26,1	$15,6 \pm 0,78$ 7,3–21,7
Высота основания первичной кроны, м	$5,6 \pm 0,59$ 1,5–11,9	$9,6 \pm 0,68$ 3,6–16,5	$9,3 \pm 0,54$ 4,3–16,5	–
Диаметр первичной кроны, м	$7,0 \pm 0,30$ 4,4–10,2	$11,1 \pm 0,60$ 6,1–18,9	$9,7 \pm 0,59$ 5,0–17,7	–
Диаметр ствола на уровне 1,3 м, см	$21 \pm 1,0$ 12–30	$40 \pm 2,5$ 18–70	$34 \pm 1,6$ 20–61	$35 \pm 2,1$ 24–62
Протяженность трещиноватой корки, м	$10,3 \pm 0,55$ 5,0–15,9	$15,1 \pm 0,48$ 10,1–18,9	$14,7 \pm 0,56$ 9,9–22,7	$14,7 \pm 0,76$ 7,3–21,7
Порядок ветвления кроны	$7 \pm 0,1$ 7–8	$8 \pm 0,1$ 7–9	$8 \pm 0,1$ 7–9	$6 \pm 0,2$ 5–7
Длина годичного прироста по главной оси, см	$19 \pm 1,2$ 10–40	$8 \pm 0,7$ 4–15	$5 \pm 0,4$ 3–12	–
Длина годичного прироста по боковой оси, см	$8 \pm 1,2$ 3–28	$7 \pm 0,4$ 4–10	$5 \pm 0,4$ 3–15	–

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.

В этом онтогенетическом состоянии дубы начинают плодоносить. Это связано с тем, что деревья выходят в ярус древостоя. Верхняя часть кроны, в которой формируется основная доля желудей, попадает в условия хорошей освещенности. Известно, что повышение световой радиации ведет к усилению фотосинтеза и увеличению количества углеводов. В свою очередь относительно высокая концентрация углеводов стимулирует развитие цветочных почек [43, 44]. Плодоношение нерегулярное и небильное. Это, видимо, связано с тем, что g_1 деревья, все еще находятся в периоде большого роста, когда растения вынуждены тратить большую часть ассимилятов на вегетативное развитие. Из-за некоторого ограничения освещенности в сосняках средняя масса одного желудя, сформированного g_1 дубами, составляет 1,9 г (см. рис. 1). Эта цифра более чем в два раза меньше массы желудей, собранных на полном свету со свободно стоящих молодых растений.

Исследование календарного возраста дуба показало, что в условиях леса деревьям необходимо около семи десятилетий вегетативного развития, прежде чем они займут место в верхнем хорошо освещенном ярусе и заплодоносят. Так, средний возраст g_1 дубов на лугах при полной освещенности составляет всего 43 года [19], а в сосняках он равен 69 годам (см. табл. 3).

Средневозрастные генеративные особи (g_2). Характерная особенность дуба в g_2 состоянии – мощно развитая куполообразная крона. Ее диаметр достигает максимальных величин. В ней формируются побеги седьмого, восьмого и девятого порядков ветвления (см. табл. 3). Образование куполообразной кроны определяется несколькими причинами. Во-первых, прекращается интенсивный рост главной оси: длина годичных приростов по высоте уменьшается в два с половиной раза по сравнению с g_1 деревьями. Это свидетельствует о завершении периода большого роста в жизни дерева. Во-вторых,

прирост побегов по лидерной оси не отличается от боковых ветвей. Другими словами, крона нарастает равномерно по всей куполообразной сфере. В-третьих, из-за сильного разветвления ствол теряется в верхней части среди мощных

боковых сучьев (рис. 10,А). Физиологические механизмы формирования куполообразной кроны рассмотрены ранее [19]. Кора с глубокими трещинами покрывает две трети ствола.

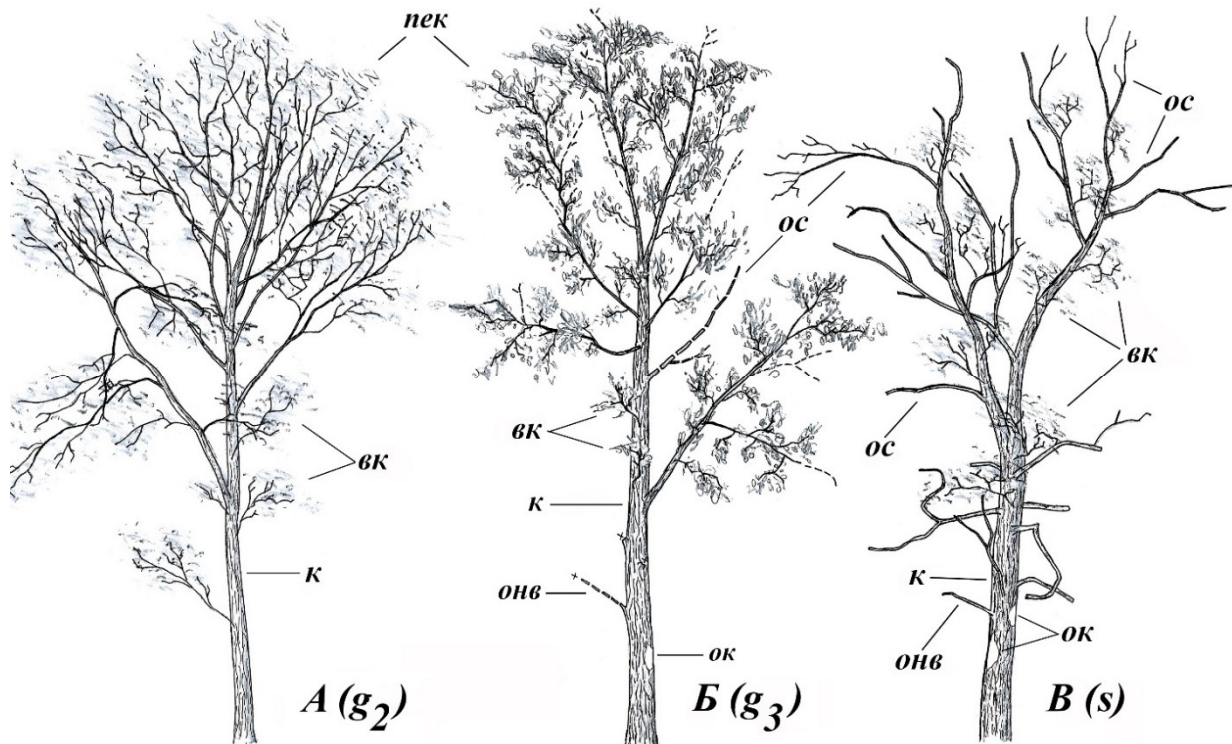


Рис. 10. Средневозрастные генеративные (g_2), старые генеративные (g_3) и senильные (s) особи дуба черешчатого пониженной жизненности: вк – ветка вторичной кроны; к – кора; ок – отмершая кора, онв – отмершие нижние ветки; ос – отмершие сучья первичной кроны; нек – ветки первичной кроны.
Высота надземной части: А – 23,0 м; Б – 23,5 м; В – 20,0 м

Fig. 10. Mature generative (g_2), old generative (g_3) and senile (s) individuals of pedunculate oak with reduced vitality: вк – secondary crown branch; к – crust; ок – dead bark, онв – dead lower branches; ос – dead branches of the primary crown; нек – branches of the primary crown.
Height of aboveground parts: А – 23,0 m; Б – 23,5 m; В – 20,0 m

Плодоношение дуба в этом онтогенетическом состоянии становится обильным, но нерегулярным. Желуди формируются по всей кроне, они в два с половиной раза крупнее, чем у g_1 особей. Их средняя масса – 4,8 г (см. рис. 1). Обильные урожаи крупных и жизнеспособных желудей дают только наиболее мощные деревья, к которым и относятся g_2 особи. Физиологи растений считают, что в напряженных ценологических условиях леса лишь хорошо развитые и здоровые деревья способны обеспечить развитие семян достаточным количеством минеральных веществ [43]. Кроме того, обильному урожаю g_2 особей способствует хорошее освещение кроны, которая, как правило, возвышается над основным пологом леса. Лесоводы отмечают, что после обильного плодоношения деревья сильно ослаблены, в это время прирост стволов в толщину обычно снижается в полтора-два раза

[42]. В связи с этим большинство деревьев щедро плодоносят только периодически. У дуба урожайные годы случаются, как правило, один раз в четыре-десять лет [25]. В промежутках между обильными плодоношениями деревья направляют основной поток пластических веществ на развитие вегетативных органов, которые усиливают их конкурентную мощь [45].

Средняя высота g_2 растений в сосняках – 23 м. Это на 7 м выше дубов, которые выросли на лугу в условиях полной освещенности. Такая разница в росте отмечена и у других видов деревьев [12]. В основе этого явления лежит следующий морфофизиологический механизм. У деревьев, выросших на лугу, крона опущена до основания, в ней развивается много боковых ветвей. Физиологи и морфологи древесных растений предполагают, что формирование большого числа боковых ветвей с множеством

облиственных побегов оказывает тормозящее влияние на главную ось и ослабляет ее рост [32, 46]. Под влиянием суммирующихся торможений большого числа ветвей кульминация в росте дерева на открытом месте наступает раньше. Наши данные показывают, что у дуба на лугу это происходит при высоте 16 м в 90 лет [19]. У деревьев, сформированных в лесном сообществе, нижние боковые ветви из-за дефицита света отмирают до половины высоты дерева и выше. Благодаря этому лидерная ось испытывает меньшее тормозящее влияние со стороны боковых ветвей. В результате пик в росте дуба настает позже, при средней высоте дерева 23 м и при возрасте 110 лет (табл. 3). Таким образом, тормозящее воздействие боковых ветвей на рост дерева по высоте слабее выражено в условиях леса и сильнее – на полном свету.

Описанный морфофизиологический механизм лежит в основе лесоводственных мероприятий по содействию ускоренному росту дуба по высоте и улучшению формы его ствола. При этом лесоводы для очищения ствола от нижних сучьев создают боковое отенение, используя подгон в виде густооблиственного подрастающего вяза, клена, липы и других видов деревьев [47, 48].

Старые генеративные особи (g_3). Средняя высота g_3 дубов пониженной жизнеспособности – 21 м. Диаметр кроны примерно такой же, как и у g_2 особей. Кора с глубокими трещинами покрывает весь ствол. Крона становится разреженной и плосковершинной (см. рис. 10,Б). Это связано с появлением мертвых сучьев. Крона практически перестает расти по высоте и ширине: средние годовые приросты во всех направлениях отличаются минимальными значениями, около 5 см (см. табл. 3). Форма кроны, как правило, неправильная, иногда похожа на усеченный конус. В результате отмирания, которые затронули дерево, в кроне сокращается порядок ветвления и уменьшается число фотосинтезирующих побегов. Это снижает продуктивность дерева и ускоряет его старение. У g_3 растений начинает не хватать пластических веществ на поддерживающее дыхание существующих структур, а также на формирование урожая желудей и противостояние болезням. Так, у части особей на стволе кое-где отслаивается кора и, как следствие, нарушается транспорт ассимилятов по флоэме. Желуди формируются по всей кроне, однако урожай ниже, чем у g_2 растений. Кроме того, масса одного желудя в g_3 состоянии почти в два раза меньше g_2 особей (см. рис. 1). На месте отсохших и отвалившихся сучьев сначала появляются трутовики, а затем образуются душла.

У старых генеративных дубов формируется вторичная крона. Лесоводы считают, что появление вторичной кроны коррелятивно связано с прекращением роста дерева по высоте и отмиранием его верхушки [32, 49]. Вторичная крона представлена многочисленными водяными побегами – волчками. Они образуются из спящих почек на стволе и крупных сучьях. Небольшое число волчков может просыпаться и на более ранних этапах онтогенеза – у g_2 , g_1 , v и даже у im_2 особей. Однако только массовое появление водяных побегов может служить индикатором g_3 состояния. Функция вторичной кроны – компенсировать фотосинтетический аппарат дерева, утраченный при разрушении первичной кроны. Возраст побегов вторичной кроны, как правило, небольшой – всего 10–20 лет. Листья вторичной кроны широкие и тонкие. Их площадь почти в три раза больше листьев взрослого типа (см. рис. 4). Это позволяет улавливать рассеянный свет внутри кроны с большей эффективностью. Благодаря тонкой пластинке ограниченная радиация свободно проникает вглубь листа и лучше освещает каждый хлоропласт. Физиологи растений показали, что листья водяных побегов отличаются повышенным содержанием хлорофилла [49]. Это усиливает эффективность использования слабого света на нужды фотосинтеза [50]. Отмеченные черты свидетельствуют о том, что для листьев вторичной кроны характерна структура теневого типа.

Формирование вторичной кроны способствует более длительному существованию дуба в лесном сообществе [49]. Возраст изученных g_3 особей лежит в диапазоне от 120 до 180 лет, а средний равен 133 годам. По данным таксации, максимальный возраст дуба в районе исследования составляет 200 лет. Однако это не предельный возраст дерева. По литературным данным, дуб в лесном ценозе может прожить 280–380 лет [33, 51]. Этот возраст существенно меньше, чем на свободе при полной освещенности [19]. Последнее связано с тем, что у взрослых дубов, растущих в лесу, ослабляется фотосинтез листьев при их затенении новым подрастающим поколением деревьев. В результате у все большего числа ветвей постепенно формируется отрицательный баланс пластических веществ, и они начинают засыхать. Это определяет относительно раннее старение и отмирание дуба в условиях леса.

Сенильные особи (s). Дубы в этом состоянии, отличаясь старческой дряхлостью, перестают плодоносить. Верхушка деревьев отсыхает и отламывается. В связи с этим высота сенильных дубов меньше старых генеративных на 5 м (см. табл. 3). Площадь кроны сокращается в несколько раз по сравнению с g_3 деревьями. Это

связано с тем, что первичная крона полностью отмирает, от нее остаются только сухие сучья. Она целиком замещается на вторичную, которая формируется на протяжении всего ствола (см. рис. 10, В). Водяные побеги, появляющиеся в массовом количестве, перехватывают влагу, поступающую от корней, и сильно ослабляют верхнюю часть дерева, усугубляя ее суховеершинность [42]. Несмотря на это, вторичная крона продлевает жизнь дерева. Она продолжает поставлять продукты фотосинтеза на поддерживающее дыхание существующих многолетних частей – ветвей, ствола, корней. Дендрологи полагают, что дуб благодаря функционированию вторичной кроны может прожить в условиях леса еще 10–50 лет [33]. Однако в течение этого времени количество пластических веществ, образуемых при фотосинтезе,

неуклонно уменьшается. При этом процессы старения дерева усугубляются: активность верхушечных меристем резко снижается, продуктивность камбия существенно сокращается, на всем протяжении ствола отслаивается кора [49]. Дерево становится дуплистым. В конце концов сенильные особи умирают.

Изучение онтогенеза дуба пониженной жизнеспособности в условиях сосняка-зеленомошника показало, что особи беспрепятственно проходят все этапы индивидуального развития (рис. 11, А). А. А. Чистякова [16] такой вариант онтогенеза называет завершенным. Следует отметить, что из-за ограниченной освещенности темпы развития подростка пониженной жизнеспособности затягиваются: его возраст в полтора-два раза больше дубов, которые развиваются в условиях свободного роста на лугу.

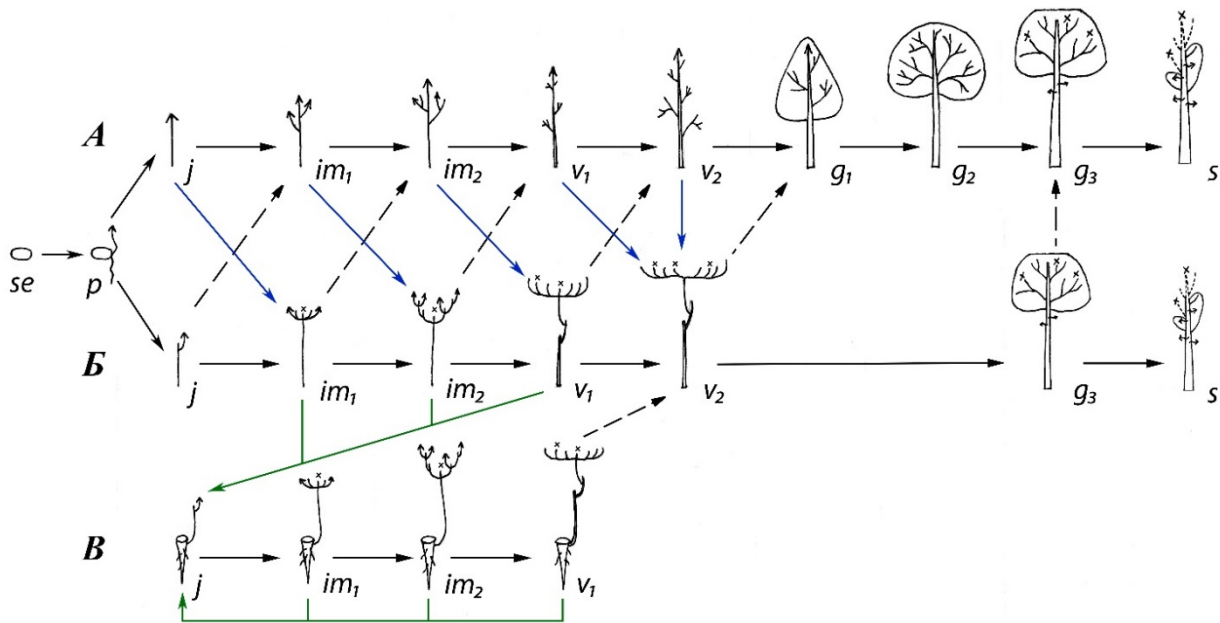


Рис. 11. Схема поливариантности онтогенеза дуба черешчатого при разных уровнях жизнеспособности в сосняке-зеленомошнике. Уровни жизнеспособности и варианты онтогенеза: А – пониженная (завершенный онтогенез), Б – низкая (неполный онтогенез), В – крайне низкая, представленная квазисенильными особями (незавершенный онтогенез). Онтогенетические состояния: *se* – покоящиеся семена; *p* – проросток (всход), *j* – ювенильное, *im₁* – имматурное первой подгруппы, *im₂* – имматурное второй подгруппы, *v₁* – виргинильное первой подгруппы, *v₂* – виргинильное второй подгруппы, *g₁*, *g₂*, *g₃* – молодое, средневозрастное и старое генеративные, *s* – сенильное. Сплошные черные стрелки – переход из предыдущего онтогенетического состояния в последующее (последовательное развитие особей). Пунктирные черные стрелки – улучшение жизнеспособности подростка. Синие стрелки – снижение жизнеспособности подростка. Зеленые стрелки – снижение жизнеспособности подростка и его омоложение

Fig. 11. Scheme of polyvariance in the ontogenesis of pedunculate oak at different levels of vitality in a green moss pine forest. Levels of vitality and variants of ontogenesis: А – reduced (completed ontogenesis), Б – low (incomplete ontogenesis), В – extremely low, represented by quasi-senile individuals (incomplete ontogenesis). Ontogenetic states: *se* – dormant seeds; *p* – seedling, *j* – juvenile, *im₁* – immature of the first subgroup, *im₂* – immature of the second subgroup, *v₁* – virginile of the first subgroup, *v₂* – virginile of the second subgroup, *g₁*, *g₂*, *g₃* – young, mature and old generative, *s* – senile. Solid black arrows represent the transition from the previous ontogenetic state to the subsequent one (sequential development of individuals). Dotted black arrows – improving the vitality of the undergrowth. The blue arrows indicate a deterioration in the vitality of the undergrowth. Green arrows – deterioration of vitality of individuals with their rejuvenation

Онтогенез особей низкой жизнениности

Особии дуба низкой жизнениности формирова-лись в окнах сосняка-зеленомошника относи-тельно небольших размеров – от 150 до 300 м². Средняя освещенность в течение дня в этих ок-нах на уровне груди равняется 12 % от полной ($N = 12$, $\sigma = 3,4$). В этих ценогических условиях в индивидуальном развитии дуба выделяются де-вять онтогенетических состояний (см. рис. 11,Б).

Покоящиеся семена (se). Вес желудей, кото-рые были собраны с дубов низкой жизнениности, значи-мо меньше ($p < 0,001$) веса желудей, сформирова-нных дубами пониженной жизнениности. Средний вес одного желудя – всего 2,1 г ($N = 30$; $\sigma = 0,74$).

Проростки, или всходы (р). Из-за неболь-шого веса желудей средняя длина первичного побега у проростков низкой жизнениности

значи-мо меньше ($p < 0,05$) особей пониженной жизнениности. Средняя длина этого побега – 11 см ($N = 21$; $\sigma = 1,7$). Известно, что всходы, раз-вивающиеся из семян с небольшим запасом пита-тельных веществ, формируют менее развитые по-беговую и корневую системы (см. рис. 2,В,Г). При этом проростки усваивают меньше мини-ральных веществ из почвы. Это существенно ослабляет конкурентную способность всходов и значи-тельно сокращает их выживаемость в напряженных ценогических условиях [45].

Ювенильные особи (j). Растения низкой жи-зненности по высоте, диаметру основания ствола, форме и площади листьев не отличаются от особей пониженной жизнениности. Однако у этих одноосных растений, начиная с двух-трех-летнего возраста, нарастание сменяется на не-устойчиво моноподиальное (рис. 12).

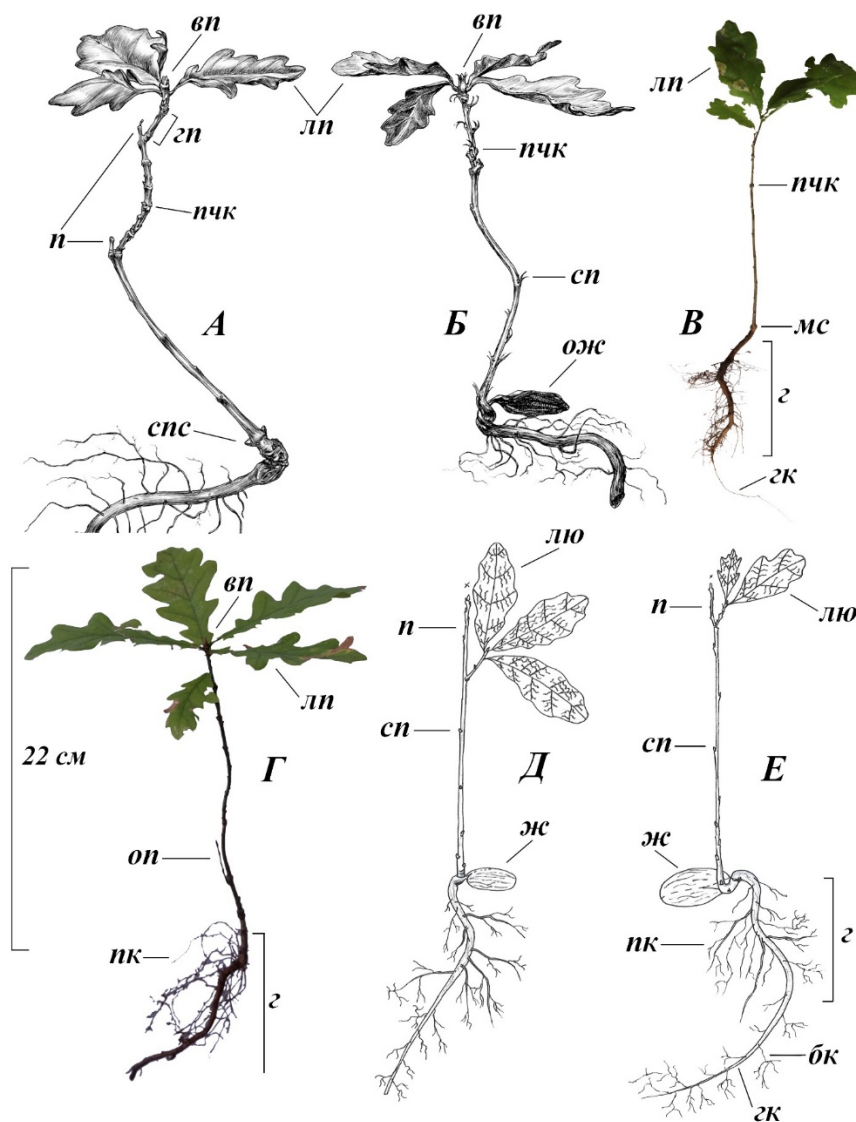


Рис. 12. Ювенильные особи (j) дуба черешчатого низкой жизнениности:

бк – боковой корень;
вп – верхушечная почка;
г – гипокотиль с придаточными корнями; гк – главный корень;
гп – годичный побег; ж – желудь;
лп – лист полузрелого типа;
лю – лист ювенильного типа;
мс – место прикрепления семядолей; ож – отсохший желудь; оп – отмерший побег;
п – перевершинивание побега;
пк – придаточный корень;
пчк – почечные кольца (рубцы на месте опавших почечных чешуй); сп – спящая боковая почка;
спс – спящая почка, сформированная в пазухе семядоли. Рисунки А и Б выполнил Г. В. Шут

Fig. 12. Juvenile individuals (j) of pedunculate oak with low vitality:

бк – боковой корень;
вп – верхушечная почка;
г – hypocotyl with adventitious roots; гк – main root; гп – annual shoot; ж – acorn; лп – leaf of semi-adult type; лю – leaf of juvenile type;
мс – place of attachment of cotyledons; ож – dried acorn;
оп – dead shoot (branch);
п – residuals of dying tops of shoots;
пк – adventitious root; пчк – bud rings (scars on the site of fallen bud scales); сп – dormant lateral bud;
спс – dormant bud formed in the axil of the cotyledon. Figure A and B was made by Gleb V. Shut

Верхушечная почка, нередко с частью побега, отмирает. Основная причина отмирания – недостаток света. В этом случае главная и единственная ось перевершинивается: в рост идет ближайшая по положению боковая почка, которая замещает верхушечную. Скелетная ось дерева остается внешне неветвящейся и функционально одноосной. Составными элементами такой многолетней оси оказываются подумы – неполные элементарные побеги последовательных порядков. Особи дуба с неустойчиво моноподиальным нарастанием отличаются от симподиально нарастающих деревьев (виды родов *Betula*, *Carpinus*, *Tilia*, *Ulmus* и др.) нерегулярным перевершиниванием.

Следует отметить, что среднегодовые приросты по высоте у *j* дубов низкой жизненности значительно меньше ($p < 0,001$) приростов, которые формируют особи пониженной жизненности. Это свидетельствует о том, что растения направляют

основной поток пластических веществ не на рост, а на поддерживающее дыхание. У *j* растений низкой жизненности сухой вес единицы площади листа также значительно меньше ($p < 0,001$). Такая тонкая фотосинтезирующая пластинка способствует лучшему проникновению света внутрь листа. Физиологи полагают, что тонкие листовые пластинки эффективнее используют ограниченный свет на нужды фотосинтеза [21]. Благодаря перечисленным адаптациям растения способны длительное время поддерживать положительный баланс продуктов фотосинтеза при недостатке света [37]. Не случайно средняя продолжительность *j* состояния дубов низкой жизненности значительно выше ($p < 0,001$) особей пониженной жизненности и составляет 6 лет. Отдельные растения могут прожить в сообществе до 14 лет (табл. 4). После этого предельного возраста, если световые условия не улучшатся, *j* дубы погибают.

Таблица 4

Биохронологические показатели онтогенетических состояний у дуба черешчатого в прегенеративном периоде в сосняке-зеленомошнике. Низкая жизненность

Table 4

Biochronological indicators of ontogenetic stages of pedunculate oak in the pregenerative period in a green moss pine forest. Low vitality

Показатели	Онтогенетические состояния				
	<i>j</i>	<i>im</i> ₁	<i>im</i> ₂	<i>v</i> ₁	<i>v</i> ₂
Объем выборки	34	33	36–40	45	33–34
Возраст, годы	$6 \pm 0,5$ 4–14	$22 \pm 1,1$ 12–40	$31 \pm 1,1$ 18–49	$51 \pm 0,9$ 35–67	$70 \pm 1,4$ 55–87
Высота дерева, м	$0,2 \pm 0,01$ 0,1–0,4	$0,8 \pm 0,06$ 0,2–1,5	$2,7 \pm 0,10$ 1,6–4,1	$5,6 \pm 0,22$ 3,4–9,4	$9,9 \pm 0,43$ 5,2–14,0
Высота основания первичной кроны, м	–	$0,3 \pm 0,04$ 0,1–0,8	$0,8 \pm 0,07$ 0,1–1,7	$2,7 \pm 0,07$ 1,3–6,1	$3,5 \pm 0,21$ 1,8–7,3
Диаметр первичной кроны, м	–	$0,4 \pm 0,04$ 0,2–0,9	$1,6 \pm 0,09$ 0,8–2,9	$4,1 \pm 0,15$ 2,3–6,6	$6,1 \pm 0,22$ 4,0–9,8
Диаметр ствола на уровне 1,3 м, см	–	–	$2 \pm 0,1$ 1–4	$7 \pm 0,3$ 3–11	$13 \pm 0,4$ 10–20
Протяженность трещиноватой корки, м	–	–	$0,2 \pm 0,02$ 0,1–0,6	$1,8 \pm 0,17$ 0,1–4,3	$5,7 \pm 0,34$ 2,2–11,0
Порядок ветвления кроны	1	$3 \pm 0,1$ 2–4	$5 \pm 0,1$ 4–6	$6 \pm 0,1$ 5–7	$7 \pm 0,1$ 7–8
Длина годового прироста по главной оси, см	$2 \pm 0,1$ 1–4	$4 \pm 0,4$ 1–11	$8 \pm 0,9$ 2–22	$9 \pm 0,7$ 3–26	$8 \pm 0,5$ 2–18
Длина годового прироста по боковой оси, см	–	$3 \pm 0,3$ 1–10	$5 \pm 0,5$ 1–13	$7 \pm 0,7$ 2–23	$7 \pm 0,5$ 3–12

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.

Имматурные особи первой подгруппы (*im*₁). Растения низкой жизненности по высоте дерева, порядку ветвления кроны, диаметру основания ствола, форме листьев несущественно отлича-

ются от особей пониженной жизненности. Однако другая часть признаков значительно отличается от особей пониженной жизненности. Эти признаки, как правило, связаны с адаптациями

подроста к низкой освещенности. У im_1 растений низкой жизнестойкости отмечено еще несколько приспособлений к ограниченной освещенности помимо тех, которые выявлены у j растений. Во-первых, у части подроста низкой жизнестойкости формируется зонтиковидная крона. Это определяется тем, что годичный

прирост по главной оси небольшой, и он не отличается от бокового (см. табл. 4). Благодаря этому большинство листьев располагаются в одной плоскости и меньше затеяют друг друга, получая максимально возможное количество ограниченного света (рис. 13).

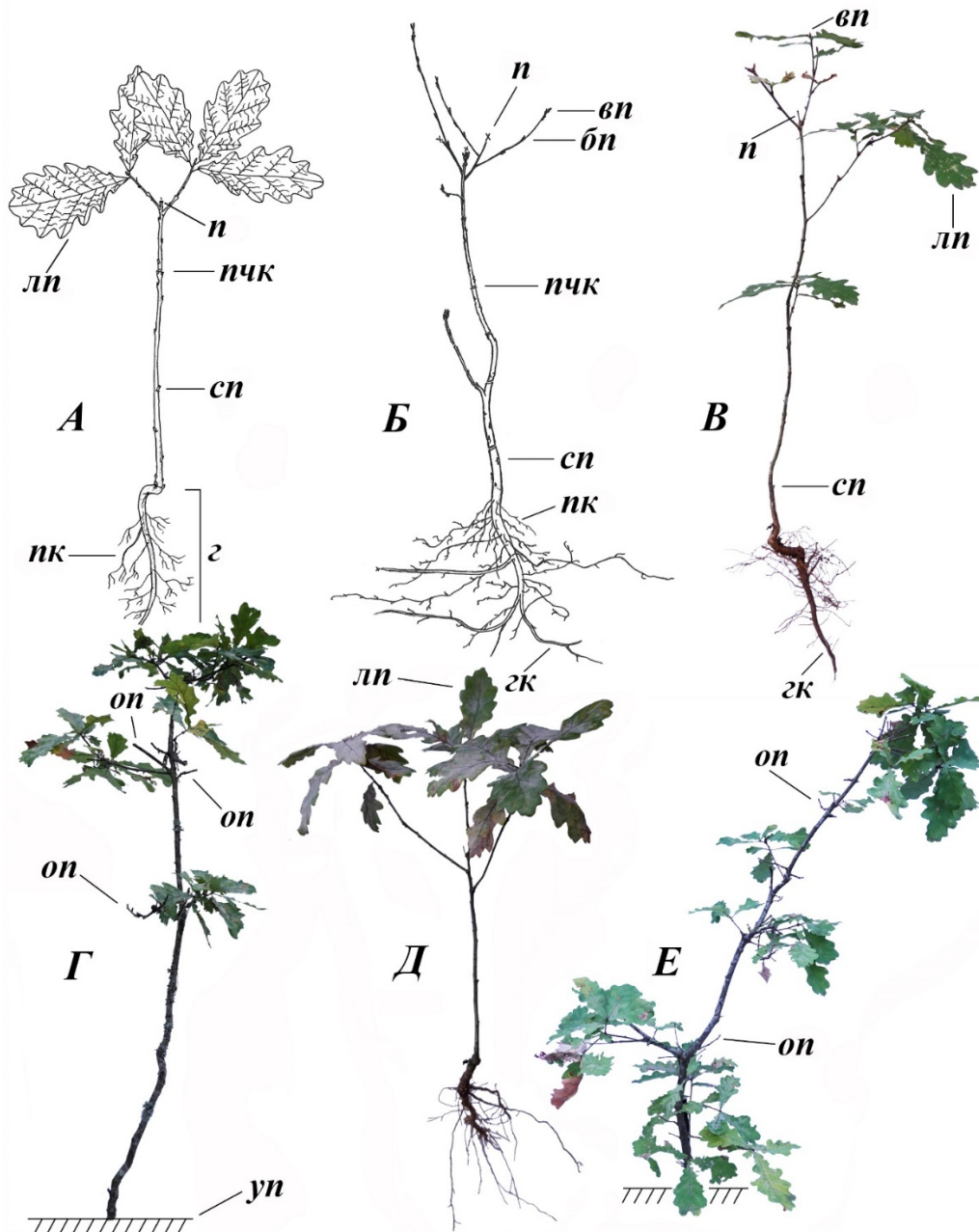


Рис. 13. Имматурные особи дуба черешчатого первой подгруппы (im_1) низкой жизнестойкости: бп – боковая почка; вп – верхушечная почка; з – гипокотиль с придаточными корнями; зк – главный корень; лп – лист полузрелого типа; оп – отмерший побег (веточка); п – перевершинивание побега; пк – придаточный корень; пчк – почечные кольца (рубцы на месте опавших почечных чешуй); сп – спящая боковая почка; уп – уровень почвы. Высота надземной части растения: А – 24 см; Б – 45 см; В – 50 см; Г – 110 см; Д – 60 см; Е – 105 см

Fig. 13. Immature individuals of pedunculate oak of the first subgroup (im_1) with low vitality: бп – lateral bud; вп – apical bud; з – hypocotyl with adventitious roots; зк – main root; лп – leaf of semi-adult type; оп – dead shoot (branch); п – residuals of dying tops of shoots; пк – adventitious root; пчк – bud rings (scars on the site of fallen bud scales); сп – dormant lateral bud; уп – soil level. Height of aboveground parts: А – 24 cm; Б – 45 cm; В – 50 cm; Г – 110 cm; Д – 60 cm; Е – 105 cm

Во-вторых, площадь отдельных листьев у растений низкой жизнеспособности, выросших в окнах небольшого размера, значимо больше ($p = 0,034$) площади листьев у дубов пониженной жизнеспособности, которые сформировались в крупных окнах. Благодаря этому улавливается больше рассеянного света. Физиологи растений показали, что в листьях с возрастанием затенения увеличивается содержание хлорофилла. Это усиливает поглощение света листом. Одновременно при ограниченном свете в мезофилле возрастает объем отдельных хлоропластов и уменьшается их число. Такая особенность пластидного аппарата способствует лучшему освещению каждого хлоропласта и повышению эффективности использования света на нужды фотосинтеза [21]. В-третьих, дефицит света определяет перевершинивания в кроне. Боковые побеги функционально замещают главную ось, ствол становится изгибистым. У подростка часто отмирают боковые ветви (см. рис. 13). Перевершинивание побегов и отсыхание веток – результат отрицательного баланса органического вещества, когда пластических веществ, образу-

ющихся при фотосинтезе, становится недостаточно для дыхания подростка. Такое отторжение дышащих частей растения, формирование зонтиковидной кроны и расширение листовой пластинки с ее анатомическими преобразованиями способствуют более длительному поддержанию положительного баланса пластических веществ подростка и, следовательно, удлинению его жизни в условиях леса. Так, средняя продолжительность жизни im_1 дубов низкой жизнеспособности значимо выше ($p < 0,001$) особей пониженной жизнеспособности и составляет 22 года. Возраст единичных растений может достигать 40 лет (см. табл. 4). После этого крайнего возраста, если в сообществе не улучшится освещенность, большая часть im_1 подростка переходит в квазисенильное состояние, некоторые особи погибают (см. рис. 11).

Имматурные особи второй подгруппы (im_2).

Высота большинства im_2 растений – 3 м, максимальная – 4 м. Почти все особи низкой жизнеспособности формируют зонтиковидную крону. У этого подростка ствол очищается от веток на значительную высоту – до 1,5 м и больше (рис. 14).

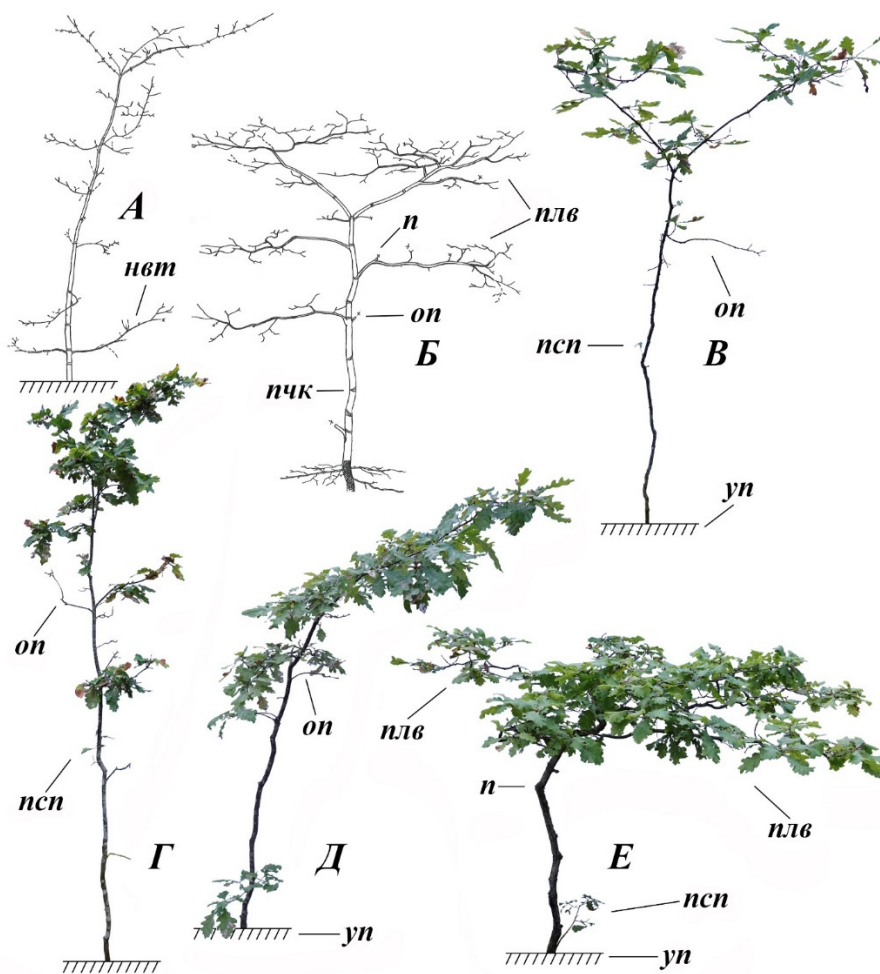


Рис. 14. Имматурные особи дуба черешчатого второй подгруппы (im_2) низкой жизнеспособности:

нвт – нижняя ветка с заторможенным ростом;
оп – отмерший побег (веточка);
n – перевершинивание побега;
плв – плагиотропная ветка;
нсп – побег, появившийся из спящей почки (волчок);
пчк – почечные кольца (рубцы на месте опавших почечных чешуй);
ун – уровень почвы.

Высота надземной части растения: А – 1,9 м; Б – 2,6 м; В – 2,7 м; Г – 3,1 м; Д – 1,9 м; Е – 1,7 м

Fig. 14. Immature individuals of pedunculate oak of the second subgroup (im_2) with low vitality: нвт – lower branch with stunted growth; оп – dead shoot (branch); n – residuals of dying tops of shoots; плв – plagiotropic branch; нсп – shoot from a dormant bud; пчк – bud rings (scars on the site of fallen bud scales); ун – soil level. Height of aboveground parts: А – 1,9 m, Б – 2,6 m, В – 2,7 m, Г – 3,1 m, Д – 1,9 m, Е – 1,7 m

Лесоводы и физиологи считают, что причина отмирания нижних веток – нулевой и даже отрицательный баланс их органического вещества, когда пластические вещества, синтезируемые листьями, полностью тратятся на поддерживающее дыхание веток [52]. В результате протяженность кроны по высоте существенно сокращается. В такой уплощенной кроне главная ось не выделяется, все ветки отходят от ствола под прямым углом и находятся практически на одном уровне, вследствие чего формируется однослойная крона, похожая на зонтик. Порядок ветвления побегов в такой кроне преимущественно пятый или шестой. Он значительно больше, чем в многослойной кроне. Это способствует формированию «листовой мозаики», когда мелкие листья благодаря большому порядку ветвления могут занимать промежутки между крупными. Расположение листьев в одной плоскости уменьшает их взаимное затенение. Плоскость зонтиковидной кроны всегда направлена в сторону окна с большей освещенностью. Это способствует лучшему улавливанию света. Все листья в кроне теневые полувзрослого типа. Их удельная плотность значительно ниже листьев, которые сформировались на полном свете. Это свидетельствует о том, что подрост низкой жизненности формирует тонкую листовую пла-

стинку. Благодаря этому слабый свет лучше проникает вглубь листа. Одновременно на создание единицы площади теневого листа расходуется в полтора раза меньше органических веществ, чем на листья светового типа. Такая экономия чрезвычайно важна для дуба, который живет при ограниченном световом довольствии. Формирование зонтиковидной кроны с тонкими листовыми пластинками, а также отмирание непроизводительных ветвей в нижней части ствола способствуют продлению жизни подростка в условиях дефицита света. Не случайно средняя продолжительность жизни im_2 дубов низкой жизненности значительно выше особей пониженной жизненности и составляет 31 год. Возраст некоторых растений может достигать 49 лет (см. табл. 4). После этого максимального возраста, если в лесу не появится дополнительная освещенность, большая часть im_2 подростка переходит в квазисенильное состояние, меньшая – погибает (см. рис. 11).

Виргинильные особи первой подгруппы (v_1). Высота большинства v_1 растений – 6 м, максимальная – 9 м. Все v_1 особи низкой жизненности, аналогично im_2 растениям, формируют крону, похожую на зонтик. У этого подростка ствол очищается от веток на высоту до 3 м и больше (рис. 15).

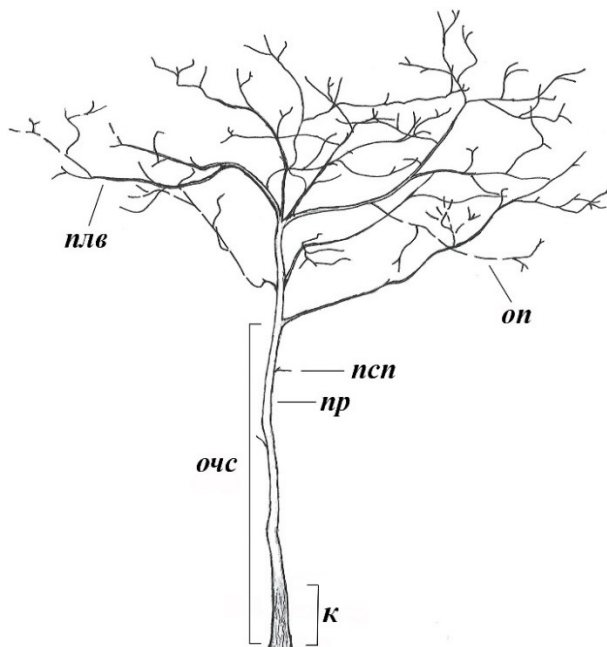


Рис. 15. Виргинильные особи дуба черешчатого первой подгруппы (v_1) низкой жизненности: к – корка; он – отмерший побег (ветка); очс – нижняя часть ствола, очищенная от сучьев; плв – плагиотропная ветка; пр – перидерма; нсп – побег, появившийся из спящей почки (волчок). Высота надземной части растения: А – 3,7 м; Б – 7,6 м

Fig. 15. Virginile individuals of pedunculate oak of the first subgroup (v_1) with low vitality: к – crust; он – dead shoot (branch); очс – part of the trunk without lower branches; плв – plagiotropic branch; пр – periderm; нсп – shoot from a dormant bud. Height of aboveground parts: А – 3,7 m; Б – 7,6 m

В результате протяженность кроны по высоте существенно сокращается. В такой зонтиковидной кроне главная ось (ствол) не выделяется, поскольку для главной оси и боковых ветвей характерен плагиотропный рост. Их годовичные приросты по длине не отличаются друг от друга и характеризуются минимальными значениями. Побеговая система v_1 особей низкой жизненности в большей степени разветвлена, чем растений пониженной жизненности. В ней преобладают шестой и седьмой порядки ветвления. Благодаря плагиотропному росту и большему порядку ветвления самозатенение листьев в кроне минимальное. Это способствует более эффективному улавливанию рассеянного света. Кроме того, в условиях дефицита света и резкого недостатка ассимилятов растения не тратят органические вещества на формирование ствола и новых слоев боковых ветвей. Большую часть пластических веществ они расходуют на поддерживающее дыхание существующей структуры – зонтиковидной кроны. Благодаря этому средний возраст v_1 дубов низкой жизненности существенно возрастает по сравнению с особями пониженной жизненности и составляет 51 год. Возраст отдельных растений может достигать 67 лет (см. табл. 4). После этого возраста, если в сообществе не сформируется дополнительное окно и не улучшится световая обстановка, большая часть v_1 подростка погибает, а меньшая – переходит в квазисенильное состояние (см. рис. 11).

Виргинильные особи второй подгруппы (v_2). Средняя высота растений – 10 м. Это на 2 м ниже особей пониженной жизненности. Меньшая высота особей низкой жизненности связана с тем, что растения, как и в предыдущих онтогенетических состояниях, формируют зонтиковидную крону, в которой главная ось становится плагиотропной и не отличается от боковых ветвей (см. рис. 8,Б,В). Кроме того, у некоторых дубов пониженной жизненности, которые сформировались в крупных окнах, из-за ухудшения освещенности может отсыхать верхняя часть ствола. В этом случае высота растений уменьшается и образуется зонтиковидная крона, которая полностью состоит из боковых ветвей. В результате этих преобразований дубы пониженной жизненности пополняют группу низкой жизненности (см. рис. 11). Для всех особей характерны частые перевершинивания в кроне и минимальные годовичные приросты по длине. У v_2 подростка из-за низкой освещенности, как и в предыдущих онтогенетических состояниях, формируются

в основном листья полузрелого типа, мезофилл которых имеет теневую структуру. У этих дубов ствол очищается от нижних веток в среднем на высоту до 3,5 м, иногда – до 7 м. Ствол покрывается трещиноватой коркой в среднем до 6 м, а у отдельных растений – до 11 м (см. табл. 4). Зонтиковидная крона, частые перевершинивания побегов и минимальные годовичные приросты – это признаки того, что развитие подростка остановилось в ожидании увеличения освещенности. Большая часть особей может ожидать появления окна и дополнительного количества света до 70 лет, а единичная – до 87 лет. После этого предельного возраста, если световая обстановка не улучшится, растения погибают.

Старые генеративные особи (g_3). В индивидуальном развитии дубов низкой жизненности полностью отсутствуют g_1 и g_2 состояния. Это обусловлено тем, что деревья находятся в постоянном стрессе из-за хронического недостатка света. Размеры окон позволяют дубу выйти в ярус древостоя. Однако освещенность этих прогалин не дает растениям развить крону нормальных размеров, свойственную молодым и средневозрастным деревьям. У этих ослабленных дубов отмирает часть скелетных ветвей, на стволе из спящих почек активно развивается вторичная крона, у некоторых деревьев начинает отслаиваться кора. Перечисленные особенности – характерные признаки g_3 состояния.

Корка с глубокими трещинами простирается на всем протяжении ствола. У части особей низкой жизненности на высоте около 10 м заметно резкое перевершинивание ствола (рис. 16,А). Оно, как правило, случается в момент расширения окна и резкого увеличения светового довольствия дуба. В этих обстоятельствах в центре зонтиковидной кроны просыпается спящая почка, из которой развивается мощный побег формирования. Он в течение небольшого числа лет преобразуется в ствол и выносит крону в ярус древостоя. Благодаря улучшению освещенности растения иногда могут сформировать небольшое число желудей. Возраст g_3 дубов низкой жизненности находится в диапазоне от 53 до 94 лет, а средний составляет 71 год (табл. 5). Судьба g_3 растений различна: если в сообществе появится более крупное окно, то деревья могут пополнить группу особей более высокой жизненности, а если нет, то дубы или погибнут, или перейдут в сенильное состояние, последнее случается чаще.

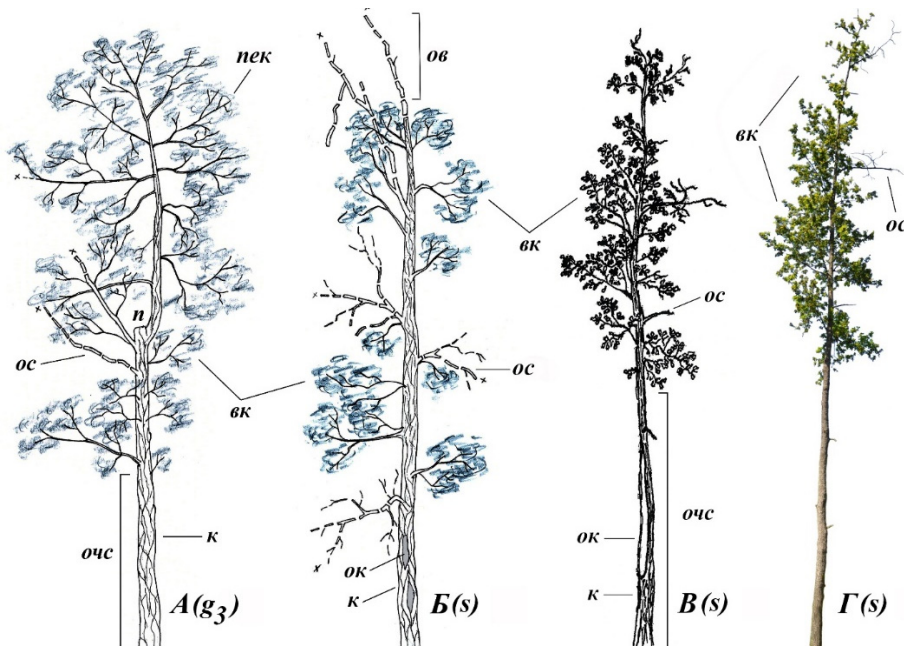


Рис. 16. Старые генеративные (g_3) и сенильные (s) особи дуба черешчатого низкой жизненности: вк – ветка вторичной кроны; к – кора; ов – отсохшая верхушка дерева; ок – отмершая кора; ос – отмершие сучья первичной кроны; очс – нижняя часть ствола, очищенная от сучьев; н – перевершинивание побега; нек – ветка первичной кроны. Высота дерева: А – 20,1 м; Б – 17,2 м; В – 18,0 м; Г – 19,0 м. Рисунок В выполнил А. М. Романовский

Fig. 16. Old generative (g_3) and senile (s) individuals of pedunculate oak with low vitality: вк – secondary crown branch; к – crust; ов – dried tree top; ок – dead bark; ос – dead branches of the primary crown; очс – part of the trunk without lower branches; н – residuals of dying tops of shoots; нек – branches of the primary crown. Tree height: А – 20,1 m; Б – 17,2 m; В – 18,0 m; Г – 19,0 m. Figure B was made by Andrey M. Romanovsky

Таблица 5

Биохронологические показатели онтогенетических состояний у дуба черешчатого в генеративном и постгенеративном периодах в сосняке-зеленомошнике. Низкая жизненность

Table 5

Biochronological indicators of ontogenetic stages of pedunculate oak in the generative and post-generative periods in a green moss pine forest. Low vitality

Показатели	Онтогенетические состояния	
	g_3	s
Объем выборки	16–31	13–35
Возраст, годы	$71 \pm 3,3$ 53–94	$83 \pm 3,7$ 50–94
Высота дерева, м	$15,7 \pm 0,46$ 11,3–21,7	$13,9 \pm 0,68$ 6,7–21,3
Высота основания первичной кроны, м	$6,7 \pm 0,55$ 2,0–12,7	–
Диаметр первичной кроны, м	$6,0 \pm 0,32$ 3,5–11,2	–
Диаметр ствола на уровне 1,3 м, см	$17 \pm 0,7$ 10–29	$20 \pm 0,7$ 11–29
Протяженность трещиноватой корки, м	$9,9 \pm 0,40$ 5,7–14,3	$12,0 \pm 0,56$ 6,7–20,8
Порядок ветвления кроны	$7 \pm 0,1$ 6–8	$6 \pm 0,1$ 5–7
Длина годовичного прироста по главной оси, см	$10 \pm 0,7$ 5–19	–
Длина годовичного прироста по боковой оси, см	$6 \pm 0,4$ 3–12	–

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.

Сенильные особи (*s*). У этих старых и дряхлеющих растений резко сокращается диаметр кроны и отсутствует плодоношение. Это связано с тем, что первичная крона полностью сменяется на вторичную. В начале и середине этого онтогенетического состояния вторичная крона развивается на всем протяжении живой части ствола. Степень покрытия ствола водяными побегами у *s* особей низкой жизнениности больше, чем у растений пониженной и нормальной жизнениности. В конце сенильного состояния вторичная крона сохраняется только на небольшом участке в верхней части ствола. Для деревьев характерна суховершинность (см. рис. 16). В связи с этим высота сенильных особей меньше старых генеративных. На всем протяжении ствола отслаивается кора, дерево поражено трутовиками, появляются многочисленные дупла. Благодаря вторичной кроне средний возраст сенильных дубов больше старых генеративных деревьев и составляет 83 года (см. табл. 5).

Исследование онтогенеза дуба низкой жизнениности выявило две особенности. Во-первых, развитие подростка в условиях дефицита освещенности идет с длительными задержками. Для перехода в последующие онтогенетические состояния необходимо увеличение солнечной радиации – образование в древостое нового окна или расширение площади старого. Во-вторых, из индивидуального развития дуба низкой жизнени-

сти выпадают молодое и средневозрастное генеративные состояния (см. рис. 11). Другими словами, v_2 особи сразу переходят в старое генеративное состояние, а затем – в сенильное. По классификации А. А. Чистяковой [16], такой вариант онтогенеза у деревьев называется неполным.

Онтогенез особей крайне низкой жизнениности

Особи дуба крайне низкой, или сублетальной, жизнениности развиваются под пологом сосняка-зеленомошника, в верхнем ярусе которого представлены лишь небольшие просветы между кронами деревьев. Средняя освещенность в течение дня в этом сообществе на уровне груди составляет 7 % от полной ($N = 29$, $\sigma = 3,3$). В этих ценотических условиях в индивидуальном развитии дуба выделяются четыре онтогенетических состояния (см. рис. 11, В).

Подрост дуба, живущий в сосняках при хроническом недостатке света, представлен, как правило, квазисенильными особями (*qs*). Эти растения отличаются крайне низкой жизнениностью [3, 16, 53, 54]. В лесоводственной литературе квазисенильные особи известны под названием «торчков» [47, 55]. У этих растений из-за дефицита освещенности отмирает почти вся надземная ось, а под землей живыми сохраняются ксилоподий и корень (рис. 17, 18).

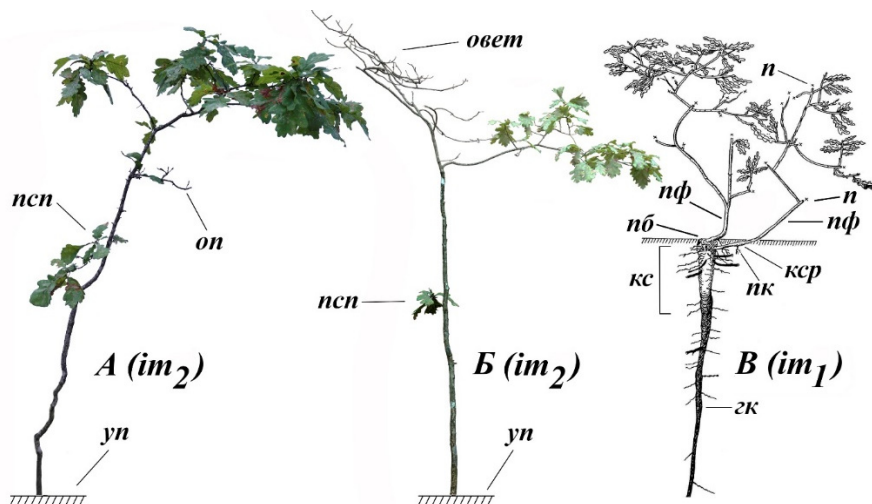


Рис. 17. Этапы формирования квазисенильных особей («торчков») дуба:

А – засыхание отдельных небольших веточек в кроне im_2 особей низкой жизнениности, Б – отсыхание целых ветвей в кроне im_2 особей низкой жизнениности, В – отмирание всей надземной части у im_2 особей низкой жизнениности и формирование im_1 растений квазисенильного происхождения (*qs*).

Другие обозначения:

гк – главный корень; кс – ксилоподий; ксп – ксилоризом; овет – отсохшая ветка; он – отмерший побег (веточка); н – перевершинивание побегов; нб – «пенек», или базальная часть отмершего надземного побега; нк – придаточный корень; нсп – побег, появившийся из спящей почки на стволе (волчок); нф – побег формирования (скелетная ось), появившийся из спящей почки на ксилоподии; ун – уровень почвы.

Высота надземной части: А – 1,8 м; Б – 2,2 м; В – 0,7 м. Рисунок В выполнила А. А. Чистякова [53]

Fig. 17. Stages of formation of quasi-senile individuals of oak:

А – dying back of small branches in the crown of im_2 individuals of low vitality, Б – dying back of entire branches in the crown of im_2 individuals of low vitality, В – death of the entire aboveground part of im_2 individuals of low vitality and the formation of im_1 plants of quasi-senile origin (*qs*). Other designations: гк – main root; кс – xylopodium; ксп – xylorrhizoma; овет – dead branch; он – dead shoot (branch); н – residuals of dying tops of shoots; нб – ‘stump’ (basal part of dead aboveground shoot); нк – adventitious root; нсп – shoot from a dormant bud; нф – aboveground shoot (skeletal axis); ун – soil level. Height of aboveground parts:

А – 1,8 m; Б – 2,2 m; В – 0,7 m. Figure B was made by A. A. Chistyakova [53]

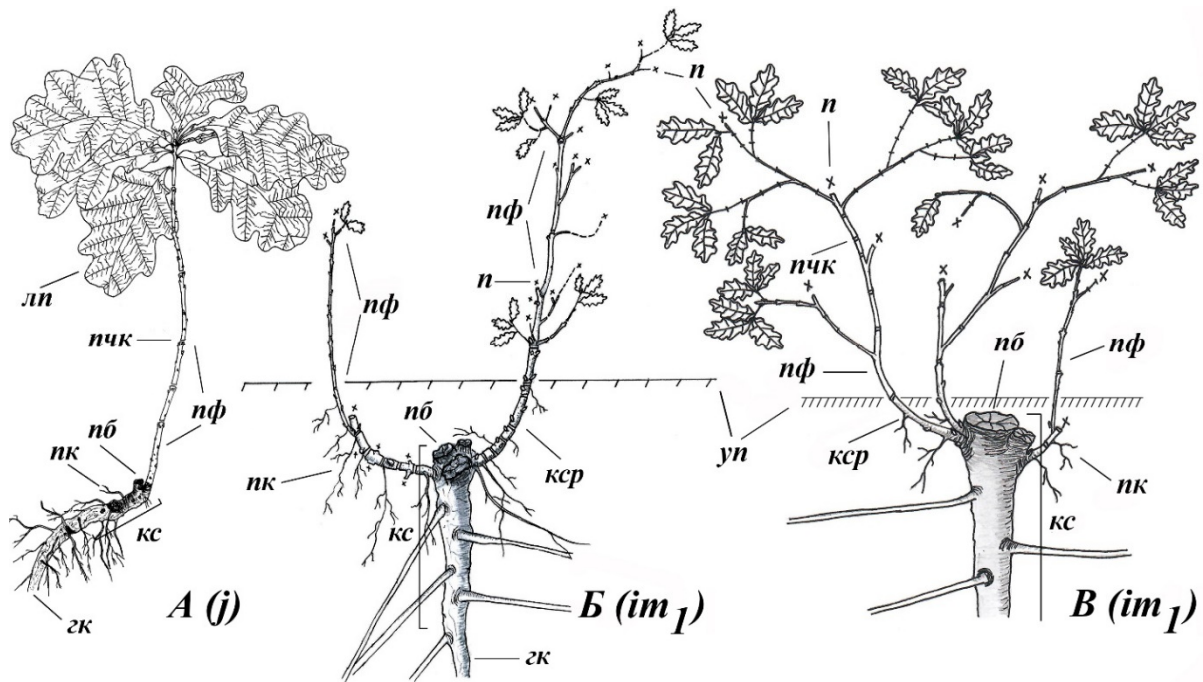


Рис. 18. Варианты квазисенильных особей («торчков») дуба черешчатого:

А – одноосные, которые произошли из im_1 особей низкой жизнестойкости; Б – двуосные, которые произошли из im_2 особей низкой жизнестойкости; В – трехосные, которые произошли из v_1 особей низкой жизнестойкости. В скобках указано текущее онтогенетическое состояние: j – ювенильное, im_1 – имматурное первой подгруппы. Другие обозначения: $гк$ – главный корень; $кс$ – ксилоподий; $ксп$ – ксилорризом; $лп$ – лист полузрелого типа; n – перевершинивание побега; $пб$ – «пенек», или базальная часть отмершего надземного побега; $пк$ – придаточный корень; $пф$ – побег формирования (скелетная ось), появившийся из спящих почек на ксилоподии; $пчк$ – почечные кольца (рубцы на месте опавших почечных чешуй); $ун$ – уровень почвы. Высота надземной части: А – 44 см; Б – 75 см; В – 65 см

Fig. 18. Variants of quasi-senile individuals of pedunculate oak:

А – single-axis, which were formed from im_1 individuals of low vitality; Б – biaxial, which originated from im_2 individuals of low vitality; В – triaxial, which originated from v_1 individuals of low vitality. The current ontogenetic state is indicated in brackets: j – juvenile, im_1 – immature of the first subgroup. Other designations: $гк$ – main root; $кс$ – xylopodium; $ксп$ – xylorrhizoma; $лп$ – leaf of semi-adult type; n – re-siduals of dying tops of shoots; $пб$ – ‘stump’ (basal part of dead aboveground shoot); $пк$ – adventitious root; $пф$ – aboveground shoot (skeletal axis); $пчк$ – bud rings (scars on the site of fallen bud scales); $ун$ – soil level. Height of aboveground parts: А – 44 cm; Б – 75 cm; В – 65 cm

Ксилоподий – вертикальная утолщенная подземная часть растения, которая сформирована из разросшегося основания надземных побегов и базальной части главного или придаточного корня [56]. Из спящих почек на ксилоподии периодически формируются новые надземные скелетные оси ювенильного или имматурного облика, которые через каждые 10–20 лет снова отмирают. В результате в состав ксилоподия может входить система из многочисленных «пеньков» (базальная часть побегов) с придаточными корнями. «Пеньки» также содержат запас спящих почек, из которых формируется следующая генерация скелетных осей. Оси сменяют друг друга, и в таком динамическом состоянии растения «ожидают» улучшения освещенности для дальнейшего развития [54, 57].

Биологический смысл перехода подроста в qs состояние – отторжение значительной доли

многолетних дышащих частей (стволов, ветвей, корней). Формирование «торчков» дуба включает три последовательных этапа. На первом этапе в зонтиковидной кроне подростка низкой жизнестойкости отчуждаются небольшие веточки, на втором – засыхают целые ветки, а на третьем – отмирает вся надземная часть, представленная стволом и кроной (см. рис. 17). В результате у растений существенно уменьшаются траты на поддерживающее дыхание и появляются дополнительные резервы пластических веществ, которые необходимы для длительного существования при фитоценоотическом угнетении.

В qs состояние может переходить im_1 , im_2 , и v_1 подрост дуба низкой жизнестойкости (рис. 11). Большая часть «торчков» образуется из im_1 и im_2 особей, а меньшая – из v_1 растений. Ювенильный подрост семенного происхождения не способен переходить в qs состояние. У него слабо

развит ксилоподий, который не содержит достаточное число спящих почек, необходимых для формирования «торчков». В *qs* состояние не могут переходить и v_2 особи. Их засохшая надземная часть, представленная мощными стволом и кроной, не ломается, а под влиянием силы тяжести выворачивается вместе с ксилоподием и корнем. В структуре *qs* особей может быть разное число надземных скелетных осей, которые развиваются из спящих почек на ксилоподии. Число осей зависит от биологического возраста растения: если *qs* особи сформированы из im_1 подроста, то образуются, как правило, одноосные «торчки», если из im_2 – то двуосные, а если из v_1 – то многоосные (рис. 18). Другими словами, чем мощнее ксилоподий, тем большее число надземных осей формирования он может «обслужить».

У im_1 , im_2 , и v_1 подроста дуба после отмирания надземной оси из спящих почек на ксилоподии сначала образуются одноосные неразветвленные побеги формирования. Такие особи *qs* происхождения относятся к ювенильному онтогенетическому состоянию. В этом проявляется омоложение имматурного и виргинильного подроста дуба. Длительность пребывания *qs* особей в j состоянии после «торчкования» небольшая – от одного года до восьми лет. Подавляющее большинство ювенильных растений квазисенильного происхождения на второй год переходят в im_1 состояние. Их побеги формирования (скелетные оси) разветвляются до второго, третьего или четвертого порядков. Внешний облик надземных осей этих дубов не отличается от семенных растений низкой жизненности. Средний возраст im_1 растений *qs* происхождения составляет 51 год. Он почти в два с половиной раза больше возраста im_1 особей низкой жизненности семенного происхождения. Через два-три десятка лет после «торчкования» дубы переходят в im_2 онтогенетическое состояние. Порядок ветвления скелетных осей этих особей – четвертый, пятый или шестой. Надземная часть этих *qs* растений не отличается от семенного подроста. Средний возраст im_2 дубов *qs* происхождения равен 57 годам. Он в два раза больше возраста im_2 растений низкой жизненности семенного происхождения. Следует отметить, что дубы *qs* происхождения развиваются быстрее, чем семенные особи. Так, если семенной подрост низкой жизненности достигает im_2 состояния в среднем за 31 год, то дуб после «торчкования» – за 24 года. Это связано с тем, что у *qs* растений корневая система мощнее семенных.

Изучение особей крайне низкой жизненности показывает, что один из способов длительного переживания подростом дуба неблагоприятных

ценотических условий – переход в *qs* состояние. Благодаря «торчкованию» дуб может подолгу задерживаться на начальных этапах развития, дожидаясь существенного улучшения освещенности. Календарный возраст *qs* подроста в 2–2,5 раза больше особей низкой жизненности. За это время может появиться подходящее окно в лесном пологом для выхода дуба в ярус древостоя. Если в течение нескольких десятков лет световая обстановка не улучшится, то подрост может вновь перейти в *qs* состояние. Однако часть особей дуба крайне низкой жизненности погибает прежде, чем приступит к плодоношению. А. А. Чистякова [16] такой вариант онтогенеза, при котором выпадают генеративный и сенильный периоды, называет незавершенным (см. рис. 11, В).

Заключение

Для дуба черешчатого в сосняках-зеленомошниках характерна поливариантность онтогенетического развития. Она определяется разными ценотическими условиями, которые отличаются световой обстановкой. У дуба в сосняках формируются особи трех уровней жизненности – пониженной, низкой и крайне низкой. Нормальная жизненность, характерная для особей дуба, выросших в условиях свободного роста при полной освещенности на лугах, описана ранее [19].

Дубы пониженной жизненности формируются в крупных окнах сосняка-зеленомошника. В этих условиях для дуба характерен завершённый вариант онтогенеза, при котором особи беспрепятственно проходят все этапы индивидуального развития – от семени и проростка до старых генеративных и сенильных деревьев. В крупных окнах с хорошей освещенностью дубы развиваются без длительных задержек в прегенеративном периоде. Средневозрастные и старые генеративные деревья, сформированные в этих условиях, характеризуются максимальными высотами. Однако диаметры их ствола и кроны существенно меньше дубов нормальной жизненности, которые выросли на полном свету.

Дубы низкой жизненности развиваются в относительно небольших окнах сосняка-зеленомошника. В этих обстоятельствах для дуба свойственен неполный вариант онтогенеза. Из-за ограниченной освещенности из индивидуального развития выпадают молодое и средневозрастное генеративные состояния: v_2 особи сразу становятся старыми генеративными, а затем – сенильными. В окнах небольших размеров формирование дуба идет с длительными задержками

в прегенеративном периоде. Для возобновления дальнейшего развития подроста необходимо увеличение освещенности в месте его произрастания – образование в древостое дополнительного окна или расширение площади старого.

Дубы крайне низкой (сублетальной) жизненности формируются под пологом сосняка-зеленомошника. В этих напряженных ценоотических условиях для дуба характерен незавершенный вариант онтогенеза. Существенное ограничение в свете не позволяет особям перейти сначала в генеративный, а затем – в сенильный период. Из-за низкой освещенности у подростка периодически отмирает вся надземная часть и остаются только корень и ксилоподий со спящими почками, из которых развивается новая генерация побегов формирования. В результате образуются «торчки» (квазисенильные особи). Благодаря способности дуба к многократному «торчкванию» его подрост может надолго задерживаться под лесным пологом в ожидании улучшения световой обстановки.

Поливариантность онтогенеза дуба в лесных сообществах может проявляться также в изменении уровня жизненности. При возрастании освещенности угнетенный подрост повышает свою жизненность и может выйти в ярус древостоя. При ухудшении светового режима у подростка, как правило, снижается уровень жизненности. Часть особей может перейти в квазисенильное состояние. Способность дуба менять свое жизненное состояние – важнейший механизм адаптации к постоянно изменяющимся условиям лесной среды. Такая пластичность дуба лежит в основе устойчивости его популяций.

Растения разных уровней жизненности различаются по роли, которые они играют в сообществе. Особи с высоким уровнем жизненности, отличаясь большей мощностью, обладают зна-

чительной конкурентоспособностью. Они сильнее преобразуют ценоотическую среду и поглощают больше ресурсов, уменьшая их доступность для других организмов. Одновременно эти особи – основные поставщики семян в популяции. Растения низкого уровня жизненности способны надолго задерживаться в прегенеративном периоде и накапливаться в большом числе под лесным пологом. Эти особи выполняют функцию популяционного резерва, который реализуется при улучшении ценоотических условий.

Исследования лесных экологов показали, что при недостатке света у подростка по мере увеличения его возраста неуклонно уменьшается отношение массы фотосинтезирующих частей к массе нефотосинтезирующих, т.е. только дышащих – корней, стволов, стеблей. В итоге расход веществ на дыхание начинает преобладать над фотосинтезом, и растения погибают [37, 38, 52]. Однако детальное изучение индивидуального развития дуба позволило выявить следующие механизмы, которые способствуют более длительному поддержанию положительного баланса пластических веществ подростка и существенному продлению его жизни в лесном сообществе: сокращение интенсивности ростовых процессов, которое необходимо для переориентации потока пластических веществ с дыхания роста на поддерживающее дыхание; отмирание в кроне отдельных побегов и целых ветвей, а также переход в квазисенильное состояние, что позволяет подросту отторгнуть существенную долю дышащих частей и сократить траты на поддерживающее дыхание; увеличение площади отдельных листьев и формирование зонтиковой кроны способствуют улавливанию рассеянного света с большей площади и повышают продуктивность всего организма.

Список литературы

1. Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность / отв. ред. О. В. Смирнова. М. : Наука, 2004. Кн. 2. 575 с. EDN: YRZHYL
2. Браславская Т. Ю. Популяционная организация лесообразующих видов в пойме равнинной средней реки (на примере заповедника «Большая Кокшага»). М. : Цифровичок, 2019. 114 с. EDN: QVITQX
3. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М. : Наука, 1988. 184 с. EDN: RECNI
4. Жукова Л. А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола : Ланар, 1995. 224 с.
5. Чистякова А. А. Большой жизненный цикл *Tilia cordata* Mill. // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 1979. Т. 84, вып. 1. С. 85–98.
6. 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, вып. 2. С. 79–88.
7. Буланая М. В. Биология и фитоценоотическая роль черемухи обыкновенной (*Prunus padus* L.) в разных частях ареала : дис. ... канд. биол. наук. М. : МГПИ им. В. И. Ленина, 1988. 267 с.
8. Романовский А. М. Поливариантность онтогенеза *Picea abies* (Pinaceae) в Брянском полесье // Ботанический журнал. 2001. Т. 86, № 8. С. 72–85.
9. Евстигнеев О. И. Поливариантность сосны обыкновенной в Брянском полесье // Лесоведение. 2014. № 2. С. 69–77. EDN: SBZKDH

10. Недосеко О. И. Бореальные виды из подродов *Salix* и *Vetrix*: онтоморфогенез и жизненные формы. Нижний Новгород : ННГУ им. Н. И. Лобачевского, 2014. 426 с.
11. Растительность европейской части СССР. Л. : Наука, 1980. 431 с. EDN: VLBMBX
12. Погребняк П. С. Общее лесоводство. М. : Колос, 1968. 440 с.
13. Евстигнеев О. И. Механизмы поддержания биологического разнообразия лесных биогеоценозов : дис. ... д-ра биол. наук. Нижний Новгород, 2010. 513 с. EDN: XYUBNZ
14. Evstigneev O. I., Korotkov V. N. Pine forest succession on sandy ridges within outwash plain (sandur) in Nerussa-Desna Polesie // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2016. Vol. 1, № 3. P. 1–18. doi: 10.21685/2500-0578-2016-3-2 EDN: WLAWRH
15. 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.
16. Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники. М. : Прометей, 1989. 102 с.
17. Smirnova O. V., Chistyakova A. A., Zaigol'nova L. B. [et al.]. Ontogeny of a tree // Ботанический журнал. 1999. Т. 84, № 12. С. 8–20. EDN: PIXUFB
18. 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 EDN: WHYCTP
19. Евстигнеев О. И., Короткова Н. В. Онтогенез дуба черешчатого на пойменных лугах Брянского полесья // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2023. Vol. 8, № 2. P. 1–21. doi: 10.21685/2500-0578-2023-2-1 EDN: PZFCND
20. Каллис А., Сыбер А., Тооминг Х. Связь фотосинтеза и проводимости CO₂ с удельной плотностью листьев и селекция сортов с максимальной продуктивностью // Экология. 1974. № 2. С. 5–12.
21. Цельникер Ю. Л. Физиологические основы теневыносливости древесных растений. М. : Наука, 1978. 212 с.
22. Зайцев Г. Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М. : Наука, 1984. 424 с.
23. Ермолаев О. Ю. Математическая статистика для психологов. М. : Флинта, 2004. 336 с.
24. Николаева М. Г., Лянгузова И. В., Поздова Л. М. Биология семян. СПб. : Бин РАН, 1999. 232 с.
25. Лосицкий К. Б. Дуб. М. : Лесная промышленность, 1981. 101 с.
26. Вехов Н. К. Биологические и экологические особенности дуба черешчатого // Культуры дуба. М. : Гос. изд-во с-х лит., 1954. С. 5–36.
27. 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. Vol. 3, № 1. P. 1–18. doi: 10.21685/2500-0578-2018-1-1 EDN: YTXNTY
28. Солонина О. В. Роль млекопитающих в поддержании структурного и видового разнообразия в зоне широколиственных лесов (на примере Брянской области) : дис. ... канд. биол. наук. Пенза, 2022. 195 с. EDN: EDNIOW
29. Jensen T. S. Seed-seed predator interactions of European beech, *Fagus sylvatica*, and forest rodents, *Clethrionomys glareolus* and *Apodemus flavicollis* // Oikos. 1985. Vol. 44. P. 149–156.
30. Bossema I. Jays and Oaks: An Eco-Ethological Study of a Symbiosis // Behavior. 1979. Vol. 70 (1/2). P. 1–117.
31. Evstigneev O. I., Korotkov V. N., Murashev I. A., Voevodin P. V. Zoochory and peculiarities of forest community formation: a review // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2017. Vol. 2, № 1. P. 1–16. doi: 10.21685/2500-0578-2017-1-2 EDN: YLMDOF
32. Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. Жизненные формы покрытосеменных и хвойных растений. М. : Высш. шк., 1962. 379 с.
33. Чистякова А. А. *Quercus robur* L. – Дуб черешчатый // Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники. М. : Прометей, 1989. С. 18–25.
34. Серебрякова Т. И., Воронин Н. С., Еленевский А. Г. [и др.]. Ботаника с основами фитоценологии. М. : Академкнига, 2006. 543 с.
35. Карандина С. Н. Особенности роста дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) в Прикаспийской низменности. М. : Изд-во АН СССР, 1963. 91 с.
36. Евстигнеев О. И., Коротков В. Н. Популяционная экология пионерных видов широколиственного леса // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 1992. Т. 97, вып. 6. С. 88–96.
37. Малкина И. С., Цельникер Ю. Л., Якшина А. И. Фотосинтез и дыхание подроста (методические подходы к изучению баланса органического вещества). М. : Наука, 1970. 184 с.
38. Evstigneev O. I. Ontogenetic scales of relation of trees to light (on the example of Eastern European forests) // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2018. Vol. 3, № 3. P. 1–18. doi: 10.21685/2500-0578-2018-3-3 EDN: YALYDJ
39. Евстигнеев О. И. Отношение деревьев к свету: онтогенетический аспект. М. : Перо, 2022. 36 с. EDN: QISYEN
40. Иванов Л. А. Физиология растений. Л. : Гослестехиздат, 1936. 386 с.
41. Морозов Г. Ф. Учение о лесе. М. ; Л. : Гослесбумиздат, 1949. 456 с.
42. Лир Х., Польстер Г., Фидлер Г.-И. Физиология древесных растений. М. : Лесн. пром-сть, 1974. 424 с.
43. Крамер П., Козловский Т. Физиология древесных растений. М. : Гослесбумиздат, 1963. 627 с.
44. Веретенников А. В. Физиология растений. М. : Академический Проект, 2004. 480 с.
45. Евстигнеев О. И. Популяционные стратегии видов деревьев // Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. М. : Наука, 2004. Кн. 1. С. 176–205.
46. Зединг Г. Ростные вещества растений. М. : Иностранная лит., 1955. 388 с.
47. Ткаченко М. Е. Общее лесоводство. М. ; Л. : Гослесбумиздат, 1952. 600 с.

48. Эйтинген Г. Р. Лесоводство. М. : Гос. изд-во с.-х. лит., 1959. 416 с.
49. 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.
50. Горышина Т. К. Экология растений. М. : Высш. шк., 1979. 368 с.
51. Царалунга В. В., Царалунга А. В. Долголетие деревьев дуба и дубовых древостоев // Лесотехнический журнал. 2017. Т. 7, № 1 (25). С. 25–33. doi: 12737/25189 EDN: YKVTMN
52. Алексеев В. А. Световой режим леса. Л. : Наука, 1975. 228 с.
53. Смирнова О. В., Чистякова А. А., Истомина И. И. Квазисенильность как одно из проявлений фитоценотической толерантности растений // Журн. общ. биол. 1984. Т. 45, № 2. С. 216–225.
54. Истомина И. И. Квазисенильность и ее роль в жизни древесных растений : дис. ... канд. биол. наук. М., 1992. 228 с.
55. Нестеров В. Г. Общее лесоводство. М. ; Л. : Гослесбумиздат, 1949. 664 с.
56. Чистякова А. А. Жизненные формы и их спектры как показатель состояния вида в ценозе (на примере широколиственных деревьев) // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 1988. Т. 93, вып. 6. С. 93–105.
57. Evstigneev O. I., Korotkova N. V. Features of undergrowth development in eastern european forests // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2019. Vol. 4, № 2. P. 1–16. doi: 10.21685/2500-0578-2019-2-3 EDN: PMXBOG

References

1. Smirnova O.V. (resp. ed.) *Vostochnoevropayskie lesa: istoriya v golotsene i sovremennost'* = Eastern European forests: history in the Holocene and modern times. Moscow: Nauka, 2004;(bk. 2):575. (In Russ.)
2. 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 lowland middle river (using the example of the Bolshaya Kokshaga nature reserve). Moscow: Tsifrovichok, 2019:114. (In Russ.)
3. *Tsenopopulyatsii rasteniy (ocherki populyatsionnoy biologii)* = Cenopopulations of plants (essays on population biology). Moscow: Nauka, 1988:184. (In Russ.)
4. Zhukova L.A. *Populyatsionnaya zhizn' lugovykh rasteniy* = Population life of meadow plants. Yoshkar-Ola: Lanar, 1995:224. (In Russ.)
5. Chistyakova A.A. Long life cycle of *Tilia cordata* Mill. *Byulletel' Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdel biologicheskoy* = Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series. 1979;84(1):85–98. (In Russ.)
6. Poltinkina I.V. Ontogenesis, numbers and age composition of the field maple cenopopulation in the broad-leaved forests of the European part of the USSR. *Byulletel' Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdel biologicheskoy* = Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series. 1985;90(2):79–88. (In Russ.)
7. Bulanaya M.V. Biology and phytocenotic role of bird cherry (*Prunus padus* L.) in different parts of its range. PhD dissertation. Moscow: MGPI im. V.I. Lenina, 1988:267. (In Russ.)
8. Romanovskiy A.M. Polyvariance of ontogeny of *Picea abies* (Pinaceae) in Bryansk Polesie. *Botanicheskiy zhurnal* = Botanical journal. 2001;86(8):72–85. (In Russ.)
9. Evstigneev O.I. Polyvariance of Scots pine in Bryansk Polesye. *Lesovedenie* = Forest science. 2014;(2):69–77. (In Russ.)
10. Nedoseko O.I. *Boreal'nye vidy iz podrodov Salix i Vetrix: ontomorfogenez i zhiznennye formy* = Boreal species from the subgenera *Salix* and *Vetrix*: ontomorphogenesis and life forms. Nizhniy Novgorod: NNGU im. N.I. Lobachevskogo, 2014:426. (In Russ.)
11. *Rastitel'nost' evropeyskoy chasti SSSR* = Vegetation of the European part of the USSR. Leningrad: Nauka, 1980:431. (In Russ.)
12. Pogrebnyak P.S. *Obshchee lesovodstvo* = General forestry. Moscow: Kolos, 1968:440. (In Russ.)
13. Evstigneev O.I. Mechanisms for maintaining biological diversity of forest biogeocenoses. DSc dissertation. Nizhniy Novgorod, 2010:513. (In Russ.)
14. Evstigneev O.I., Korotkov V.N. Pine forest succession on sandy ridges within outwash plain (sandur) in Nerussa-Desna Polesie. *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2016;1(3):1–18. doi: 10.21685/2500-0578-2016-3-2
15. Zaugol'nova L.B. Age stages in the ontogenesis of common ash (*Fraxinus excelsior* L.). *Voprosy morfogeneza tsvetkovykh rasteniy i stroeniya ikh populyatsiy* = Issues of morphogenesis of flowering plants and the structure of their populations. Moscow: Nauka, 1968:81–102. (In Russ.)
16. *Diagnozy i klyuchi vozrastnykh sostoyaniy lesnykh rasteniy. Derev'ya i kustarniki* = Diagnoses and keys of age conditions of forest plants. Trees and shrubs. Moscow: Prometey, 1989:102. (In Russ.)
17. Smirnova O.V., Chistyakova A.A., Zaugol'nova L.B. et al. Ontogeny of a tree. *Botanicheskiy zhurnal* = Botanical journal. 1999;84(12):8–20. (In Russ.)
18. 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
19. Evstigneev O.I., Korotkova N.V. Ontogenesis of pedunculate oak in the floodplain meadows of Bryansk Polesie. *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2023;8(2):1–21. (In Russ.). doi: 10.21685/2500-0578-2023-2-1

20. Kallis A., Syber A., Tooming Kh. The relationship between photosynthesis and CO₂ conductivity with the specific density of leaves and the selection of varieties with maximum productivity. *Ekologiya = Ecology*. 1974;(2):5–12. (In Russ.)
21. Tsel'niker Yu.L. *Fiziologicheskie osnovy tenevynoslivosti drevesnykh rasteniy* = Physiological basis of shade tolerance of woody plants. Moscow: Nauka, 1978:212. (In Russ.)
22. Zaytsev G.N. *Matematicheskaya statistika v eksperimental'noy botanike* = Mathematical statistics in experimental botany. Moscow: Nauka, 1984:424. (In Russ.)
23. Ermolaev O.Yu. *Matematicheskaya statistika dlya psikhologov* = Mathematical statistics for psychologists. Moscow: Flinta, 2004:336. (In Russ.)
24. Nikolaeva M.G., Lyanguzova I.V., Pozdova L.M. *Biologiya semyan* = Seed biology. Saint Petersburg: Bin RAN, 1999:232. (In Russ.)
25. Lositskiy K.B. *Dub*. Moscow: Lesnaya promyshlennost', 1981:101. (In Russ.)
26. Vekhov N.K. Biological and environmental features of pedunculate oak. *Kul'tury duba* = Culture of an oak. Moscow: Gos. izd-vo s-kh lit., 1954:5–36. (In Russ.)
27. Evstigneev O.I., Murashev I.A., Romanov M.S. Jay (*Gargulus glandarius*) and zoochory in forest communities (on the example of Nerusso-Desnyansky forest). *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2018;3(1):1–18. (In Russ.). doi: 10.21685/2500-0578-2018-1-1
28. Solonina O.V. The role of mammals in maintaining structural and species diversity in the zone of broad-leaved forests (on the example of the Bryansk region). PhD dissertation. Penza, 2022:195. (In Russ.)
29. Jensen T.S. Seed-seed predator interactions of European beech, *Fagus sylvatica*, and forest rodents, *Clethrionomys glareolus* and *Apodemus flavicollis*. *Oikos*. 1985;44:149–156.
30. Bossema I. Jays and Oaks: An Eco-Ethological Study of a Symbiosis. *Behavior*. 1979;70(1/2):1–117.
31. Evstigneev O.I., Korotkov V.N., Murashev I.A., Voevodin P.V. Zoochory and peculiarities of forest community formation: a review. *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2017;2(1):1–16. doi: 10.21685/2500-0578-2017-1-2
32. Serebryakov I.G. *Ekologicheskaya morfologiya rasteniy. Zhiznennyye formy pokrytosemennykh i khvoynykh rasteniy* = Ecological morphology of plants. Life forms of angiosperms and conifers. Moscow: Vyssh. shk., 1962:379. (In Russ.)
33. Chistyakova A.A. *Quercus robur L. - pedunculate oak. Diagnozy i klyuchi vozrastnykh sostoyaniy lesnykh rasteniy. Derev'ya i kustarniki* = Diagnoses and keys of age conditions of forest plants. Trees and shrubs. Moscow: Prometey, 1989:18–25. (In Russ.)
34. Serebryakova T.I., Voronin N.S., Elenevskiy A.G. et al. *Botanika s osnovami fitotsenologii* = Botany with basics of phytocenology. Moscow: Akademkniga, 2006:543. (In Russ.)
35. Karandina S.N. *Osobennosti rosta duba chereschatogo (Quercus robur L.) v Prikaspiyskoy nizmennosti* = Peculiarities of growth of pedunculate oak (*Quercus robur L.*) in the Caspian lowland. Moscow: Izd-vo AN SSSR, 1963:91. (In Russ.)
36. Evstigneev O.I., Korotkov V.N. Population ecology of pioneer broadleaf forest species. *Byulletel' Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdel biologicheskoy* = Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series. 1992;97(6):88–96. (In Russ.)
37. Malkina I.S., Tsel'niker Yu.L., Yakshina A.I. *Fotosintez i dykhanie podrosta (metodicheskie podkhody k izucheniyu balansa organicheskogo veshchestva)* = Photosynthesis and respiration of juveniles (methodological approaches to studying the balance of organic matter). Moscow: Nauka, 1970:184. (In Russ.)
38. Evstigneev O.I. Ontogenetic scales of relation of trees to light (on the example of Eastern European forests). *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2018;3(3):1–18. doi: 10.21685/2500-0578-2018-3-3
39. Evstigneev O.I. *Otmoshenie derev'ev k svetu: ontogeneticheskiy aspekt* = Relationship of trees to light: ontogenetic aspect. Moscow: Pero, 2022:36. (In Russ.)
40. Ivanov L.A. *Fiziologiya rasteniy* = Plant physiology. Leningrad: Goslestekhizdat, 1936:386. (In Russ.)
41. Morozov G.F. *Uchenie o lese* = Studies on forest. Moscow; Leningrad: Goslesbumizdat, 1949:456. (In Russ.)
42. Lir Kh., Pol'ster G., Fidler G.-I. *Fiziologiya drevesnykh rasteniy* = Physiology of woody plants. Moscow: Lesn. prom-st', 1974:424. (In Russ.)
43. Kramer P., Kozlovskiy T. *Fiziologiya drevesnykh rasteniy* = Physiology of woody plants. Moscow: Goslesbumizdat, 1963:627. (In Russ.)
44. Veretennikov A.V. *Fiziologiya rasteniy* = Plant physiology. Moscow: Akademicheskii Proekt, 2004:480. (In Russ.)
45. Evstigneev O.I. Population strategies of tree species. *Vostochnoevropeyskie lesa: istoriya v golotsene i sovremenost'* = Eastern European forests: history in the Holocene and modern times. Moscow: Nauka, 2004;(bk. 1):176–205. (In Russ.)
46. Zeding G. *Rostovye veshchestva rasteniy* = Plant growth substances. Moscow: Inostrannaya lit., 1955:388. (In Russ.)
47. Tkachenko M.E. *Obshchee lesovodstvo* = General forestry. Moscow; Leningrad: Goslesbumizdat, 1952:600. (In Russ.)
48. Eytingen G. R. *Lesovodstvo* = Forestry. Moscow: Gos. izd-vo s.-kh. lit., 1959:416. (In Russ.)
49. 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.)
50. Goryshina T.K. *Ekologiya rasteniy* = Plant ecology. Moscow: Vyssh. shk., 1979:368. (In Russ.)



51. Tsaralunga V.V., Tsaralunga A.V. Longevity of oak trees and oak stands. *Lesotekhnicheskiy zhurnal* = Forestry engineering journal. 2017;7(1):25–33. (In Russ.). doi: 12737/25189
52. Alekseev V.A. *Svetovoy rezhim lesa* = Forest light mode. Leningrad: Nauka, 1975:228. (In Russ.)
53. Smirnova O.V., Chistyakova A.A., Istomina I.I. Quasi-senility as one of the manifestations of phytocenotic plant tolerance. *Zhurn. obshch. biol.* = Journal of general biology. 1984;45(2):216–225. (In Russ.)
54. Istomina I.I. Quasi-senility and its role in the life of woody plants. PhD dissertation. Moscow, 1992:228. (In Russ.)
55. Nesterov V.G. *Obshchee lesovodstvo* = General forestry. Moscow; Leningrad: Goslesbumizdat, 1949:664. (In Russ.)
56. Chistyakova A.A. Life forms and their spectra as an indicator of the state of a species in a cenosis (using the example of broad-leaved trees). *Byulletel' Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdel biologicheskii* = Bulletin of Moscow Society of Naturalists. 1988;93(6):93–105. (In Russ.)
57. Evstigneev O.I., Korotkova N.V. Features of undergrowth development in eastern european forests. *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2019;4(2):1–16. doi: 10.21685/2500-0578-2019-2-3