

УДК 630*+634.0.181.8+582.632.2

ИССЛЕДОВАНИЯ ФЕНОЛОГИЧЕСКИХ ФОРМ ДУБА ЧЕРЕШЧАТОГО*

© 2016 г. И. А. Уткина, В. В. Рубцов

Институт лесоведения РАН

143030 Московская обл., Одинцовский р-н, с. Успенское, ул. Советская, д. 21

E-mail: UtkinaIA@yandex.ru

Поступила в редакцию 8.08.2016 г.

Выполнен обзор публикаций, освещающих особенности ранней и поздней фенологических разновидностей дуба черешчатого, различающихся по срокам весеннего распускания листьев: их приуроченность к разным элементам рельефа, почвенным и гидрологическим условиям, реакции на погодные условия, повреждаемость неблагоприятными факторами. Показано, что феноформы различаются также по ряду морфологических и физиологических показателей, энергии роста, физико-механическим свойствам древесины. Особое внимание обращается на необходимость учитывать фенологические особенности посадочного материала при создании культур дуба, что актуально в связи с происходящими в настоящее время изменениями климата и повсеместной деградацией дубрав. В большинстве случаев предпочтительнее поздняя форма дуба как более устойчивая к весенним заморозкам, повреждениям насекомыми и обладающая более полнодревесными стволами с древесиной высокого качества.

Дуб черешчатый, Quercus robur L., ранняя феноформа дуба, Quercus robur var. praecox Chern., поздняя феноформа дуба, Quercus robur var. tardiflora Chern.

Фенологические наблюдения за сезонным развитием природы ведутся давно. Накоплены большие массивы многолетних и даже многовековых фенологических данных: с античных времен в Греции и с IX в. в Японии (Sparks et al., 2009). В последнее время внимание к фенологии и ее методам возрастает в связи с происходящими изменениями климата. Это объясняется тем, что фенологические показатели довольно легко определяются, и даже при относительно умеренной степени потепления климата, фиксируемой в настоящее время, изменения фенологии, особенно растений, хорошо заметны (Both et al., 2009; Sparks et al., 2009; Morin et al., 2010; Way, Oren, 2010; и др.). Более того, по мнению некоторых специалистов, сейчас фенология выходит из тени, чтобы стать одним из основных компонентов исследований по изменению климата (Sparks et al., 2009).

Была отмечена существенная меж- и внутривидовая вариация сроков листораспускания, зависящая преимущественно от температуры воздуха. Это позволило считать, что весеннее облиствение древесных пород в умеренной климатической зоне – один из важнейших драйверов, запускающих процессы в экосистемах (Wesołowski, Rowiński, 2006; Polgar, Primack, 2011; и др.). Накопленные данные показывают, что в более теплые годы распускание листьев начинается раньше, чем в более прохладные, в том числе на фоне современных изменений климата, и это может повлиять на секвестрацию углерода (Ahrends et al., 2009), взаимодействия между растениями и животными и другие важнейшие процессы в экосистемах (Polgar, Primack, 2011). Однако реакция растений на потепление может быть не столь однозначной из-за их видовых особенностей, чувствительности к засухе и другим экстремальным внешним факторам, что показано на примере различных реакций древесных пород из разных функциональных групп в обзоре 63 литературных источников (Way, Oren, 2010).

* Исследования выполнены при поддержке РФФИ (№ 15-04-05592).

Особое значение фенологические наблюдения приобретают при оценке влияния изменений климата на пищевые цепи в экосистемах: получены доказательства того, что организмы на разных трофических уровнях реагируют на происходящие изменения по-разному, отчего, в частности, теряется синхронность между фенологическими фазами продуцентов и консументов разного уровня, например филлофагов и питающихся их личинками птиц (Both et al., 2009).

Высказывается мнение, что необходимо объединить разрозненные направления исследований фенологов, генетиков и эволюционистов, чтобы уточнить и унифицировать терминологию, облегчить сравнение фенологических процессов в местообитаниях разных типов, интегрировать идеи и методы разных дисциплин; требуется больше информации для уменьшения неопределенности при прогнозировании сроков весеннего листораспускания в будущем; необходимо ориентировать будущие исследования на увязку эколого-физиологических аспектов фенологии с пониманием ее роли в прогнозах экологических и эволюционных реакций на изменения климата (Forrest, Miller-Rushing, 2010).

Эти современные высказывания ничуть не противоречат тому, что написал В. Б. Лукьянец более 30 лет назад: “Изучение внутривидовой изменчивости имеет важное общебиологическое значение для познания эволюции растительного мира, детализации представлений о становлении и развитии видов растений. Оно предусматривает выяснение роли разных категорий внутривидовой изменчивости, разработку системы внутривидовых единиц отдельных видов и внутривидовой систематики в целом” (Лукьянец, 1979, с. 3).

С учетом вышеизложенного имеет смысл вернуться к обширным данным по фенологическому разнообразию дуба черешчатого, одной из наиболее ценных древесных пород России и сопредельных государств. Эти данные накоплены преимущественно во второй половине прошлого века, но могут быть иначе восприняты в настоящее время, когда при зафиксированных изменениях климата возникает необходимость пересмотра некоторых лесоводственных понятий. Поэтому цель настоящей работы – сделать обзор основных научных публикаций, обсуждающих особенности фенологии, местопроизрастания и экологической адаптации ранней и поздней феноформ дуба черешчатого (далее – РФ и ПФ соответственно); содержащиеся в них выводы могут быть полезны при выполнении лесохозяйственных мероприя-

тий в дубравах, произрастающих в разных экологических условиях.

Фенологические разновидности дуба черешчатого, история их выделения, распространение в пределах ареала. Разные виды рода *Quercus* L. часто являются объектами современных фенологических и эколого-физиологических наблюдений (Morin et al., 2010; Bobinac et al., 2012; González-González, 2013; Kuster et al., 2014; и др.). Констатируется, что фенологические ритмы видов дуба изменяются под действием потепления и засухи, однако онтогенетические факторы и/или недостаток воды и элементов питания снижают влияние потепления на биомассу и годичный цикл роста побегов (Kuster et al., 2014).

Однако только у дуба черешчатого (*Quercus* L.) существуют как самостоятельные таксоны две феноформы, выделенные в 1857 г. харьковским ученым Василием Матвеевичем Черняевым: ранняя – *Q. robur* var. *praecox* Chern. и поздняя – *Q. robur* var. *tardiflora* Chern. (Черняев, 1857, 1859; цит. по Лукьянцу, 1979). Нам известны единичные зарубежные работы, авторы которых используют приведенные выше латинские названия феноформ (Wesołowski, Rowiński, 2008; Batos et al., 2012). Гораздо чаще фенологическое разнообразие той или иной древесной породы считают приспособительной реакцией на действие весенних филлофагов (Tikkanen, Julkunen-Tiitto, 2003; Wesołowski, Rowiński, 2006; и др.).

Принято считать, что детальное изучение феноформ дуба началось с работы Н. П. Кобранова “Селекция дуба” (1925), в которой он обратил внимание на поздний дуб и советовал для выделения ценных по устойчивости, урожайности и высокопродуктивности форм заняться его изучением.

Гипотезы о происхождении РФ и ПФ подробно рассмотрены В. Б. Лукьянцем (1979). Одна из них связывает происхождение фенологических разновидностей с эпохой оледенения и изменением климата в историческом прошлом. “В образовавшейся на территории лесостепи Русской равнины растительности дубовые леса формировались как из поздней, так и из ранней разновидностей. Возможно, эти разновидности в насаждениях произрастали совместно и естественный отбор происходил в соответствии с условиями среды. В итоге на большей части территории преобладающей стала ранняя разновидность дуба, пришедшая из южных областей. В условиях наступившего бореального периода эта форма, приспособленная к теплоте климата и обладающая более продолжительным вегетационным периодом, активно

занимала пространства. Распространению ранней разновидности способствовала также ее большая экологическая пластичность: на юге она могла сохраниться как на возвышенных сухих, так и в пониженных увлажненных местообитаниях” (Лукьянец, 1979, с. 14–15).

В.Б. Лукьянец, анализируя выводы в большом числе публикаций, считает РФ более древней, сформировавшейся еще в доледниковое время и отступавшей в период оледенения на юг, в более далекие убежища. ПФ выделилась из ранней в результате мутаций уже в период плейстоцена в ближних рефугиумах и является филогенетически сравнительно молодой и подвинутой (Лукьянец, 1979).

Кроме РФ и ПФ, многие работающие с дубом исследователи в центре Среднерусской возвышенности выделяют и промежуточные между ними феноформы (Ефимов, 1967; Миленин, 1997; Рубцов, Рубцова, 1984; Селочник, 2015; и др.).

Напротив, в северо-восточной части ареала дуба черешчатого фенологические разновидности практически отсутствуют, по мнению М.Д. Данилова (1967), который изучал формовое разнообразие дуба на территории Марийской АССР (ныне – Республика Марий Эл). Он предполагает, что здесь популяция дуба представлена только ранней разновидностью, но отличающейся большим формовым разнообразием.

Наиболее очевидное различие между РФ и ПФ, как видно из их названий, – разные сроки наступления фенофаз, и накоплено немало наблюдений на эту тему. Очень детально эти исследования выполнены в Воронежской обл. на территории Теллермановского опытного лесничества Института леса АН СССР (в настоящее время – Институт лесоведения РАН) (Вихров, Енькова, 1953; Енькова, 1950а, 1960, 1976; Кузнецов, 2015; и др.).

В Теллермановском лесу период времени от начала раскрытия почек у наиболее ранораспускающихся форм дуба до наиболее поздних, в зависимости от метеорологических факторов, весной составляет от 15 до 32 дней (Енькова, 1960). Чем интенсивнее происходит повышение температуры, тем короче становится этот период, и наоборот. Для наступления распускания листвы у ранней формы дуба требуется сумма эффективных температур 200–250°C, а поздней – 500–600°C (Енькова, 1976).

Условия произрастания, приуроченность к элементам рельефа. Это один из наиболее сложных и противоречивых аспектов исследований феноформ дуба, и выводы исследователей по этому вопросу довольно противоречивы. Так,

В.Н. Сукачев (Дендрология..., 1938) считал, что нет никакой связи между феноформами дуба и их местопроизрастанием, тогда как другие исследователи обнаружили эту связь и попытались ее объяснить, как будет показано ниже на примере некоторых работ. Уже по тому, где и как произрастают феноформы дуба в тех или иных регионах, можно понять, какие разнообразные результаты получены.

По данным С.Н. Карандиной (1950), в заповедном “Лесу на Ворскле” (Белгородская обл.) деревья РФ и ПФ часто произрастают рядом в, казалось бы, одних и тех же условиях. Но при более тщательном обследовании выяснилось, что ПФ дуба приурочена преимущественно к опушкам, склонам и более или менее открытым местам. В некоторых кварталах, с сильно расчлененным рельефом, склонами различной высоты и крутизны, 90% деревьев – ПФ, 10% – РФ. Напротив, в однообразных плакорных условиях одного из кварталов 100% деревьев – РФ. Еще в одном квартале на южном склоне, спускающемся к пойменному лугу р. Ворсклы, в высокоствольном дубовом древостое 80% деревьев – ПФ и 20% – РФ; а здесь же, в плакорных условиях, в изреженном дубовом древостое ПФ – 30%, РФ – 70%. Еще в одном квартале, в плакорных условиях, в ясене-дубовом насаждении 20% деревьев дуба – ПФ, 80% – РФ.

В Теллермановском лесу дуб РФ произрастает в основном в пойменных дубравах, а также в дубравах бересклетовых, солонцовых и солонцеватых на склонах и в нагорной части. В нагорных дубравах на темно-серых лесных почвах преобладает дуб ПФ с примесью промежуточных форм (Енькова, 1950б, 1973, 1976).

Как пишет Е.И. Енькова (1973), анализ данных, полученных в результате наблюдений за территориальным распределением РФ и ПФ дуба, проведенных на площади более 15000 га, показывает, что сроки листораспускания представляют собой приспособление дуба к окружающей среде, органическую целесообразность. В оптимальных для дуба условиях, на темносерых суглинистых почвах межбалочных плато в состав его популяции входят деревья, имеющие ранние, промежуточные и поздние сроки раскрытия почек. Однако доминируют здесь особи с промежуточным и поздним листораспусканием.

Рост РФ и ПФ на территории Хоперского заповедника, граничащего с Теллермановским опытным лесничеством, изучали В.Б. Лукьянец и Д.И. Ащеулов (1976). По их данным, насаждения с преобладанием одной из разновидностей дуба встречаются примерно в одинаковых

количествах: РФ – 46.7%, ПФ – 43.8%; участки совместного произрастания редки и составляют 9.5% от общей площади дубрав. В нагорной части преобладают насаждения РФ, преимущественно чистые, произрастающие в более сухих условиях – на крутых склонах к р. Хопру, по верхним частям склонов южных экспозиций внутри массива, вокруг солонцовых полей. Насаждения РФ на сухих, смытых или солонцеватых почвах отличаются низкими показателями продуктивности (III–IV классы бонитета) и качества. РФ произрастает также на ровных местоположениях в нагорной части массива, на сравнительно узких междувражных плато. Эти насаждения, относящиеся к типу леса “дубняк осоковый”, имеют более высокую продуктивность и лучшее качество. ПФ тяготеет к пониженным и более увлажненным местоположениям – тальвегам, нижним частям склонов, где образует насаждения типа “дубрава снытевая”, характеризующиеся высокой продуктивностью (I класс бонитета) и отличным качеством древостоев. Произрастает ПФ и на широких междувражных плато, особенно в кварталах, удаленных от реки и расположенных ближе к опушечной части. Здесь преобладающим типом леса является дубрава снытево-осоковая. Участки совместного произрастания разновидностей дуба черешчатого занимают на профиле 16% и характеризуются примерно одинаковым их соотношением или преобладанием ранней разновидности с примесью поздней в количестве около 25%. Эти участки встречаются в переходных условиях местопроизрастания и чаще относятся к дубраве снытево-осоковой (Лукьянец, Ащеулов, 1976).

Попытки объяснить, почему РФ и ПФ приурочены к той или иной форме рельефа, предприняты К.В. Зворыкиной и И.Н. Елагиним (1965). Они отмечают приуроченность каждой из этих форм к определенным элементам рельефа, и в различных частях ареала дуба эти закономерности не всегда совпадают. Так, на западе ареала (на Украине) – на плато произрастает РФ, на юго-востоке (Воронежская обл. – Шипов лес и Теллермановский лес) – ПФ. Кроме того, в разных частях ареала размещение фенологических форм по склонам балок и речных долин тоже неодинаково. На Украине склоны балок и долин небольших рек часто покрыты лесами из ПФ (или преимущественно ПФ), тогда как на склонах, обращенных к долинам больших рек (таких, как Северский Донец), господствует РФ. Аналогичная закономерность замечена и в Теллермановской роще: на склонах, обращенных к поймам рек Вороны и Хопра, господствует РФ, склоны балок любой

экспозиции покрыты ПФ, как было установлено Е.И. Еньковой (1950б).

К.В. Зворыкина и И.Н. Елагин (1965) зафиксировали существенные различия в температурном режиме балок и пойм больших рек и объясняют это действием больших масс воды, согревающих приземный слой воздуха в период разлива, когда происходит облиствение РФ. По их мнению, на склонах, сходных по экспозиции, крутизне и почвенно-гидрологическим условиям, но обращенных в одном случае к балке, в другом – к пойме, господство разных феноформ дуба обусловлено неодинаковым термическим режимом этих местообитаний в ранневесенний период. Именно низкие ночные температуры воздуха, отмечаемые на дне и склонах балок, независимо от экспозиции последних, обуславливают здесь господство ПФ. Лишь в условиях более мягкого микроклимата, на склонах к поймам рек с большим паводком преобладает РФ. Учитывая вышесказанное, становится понятным, почему на Украине, на склонах, обращенных к небольшим рекам господствует ПФ, в то время как на склонах к Сев. Донцу с большим водным зеркалом в период разлива господствует, как и в Теллермановском лесу, РФ (Зворыкина, Елагин, 1965).

Близкие выводы сделаны Т.И. Плетминцевой (1967) в Шиповом лесу, которая выделила следующие экотипы ПФ и РФ: 1) поздний влаголюбивый овражный дуб; 2) поздний засухоустойчивый и продуктивный нагорный дуб, произрастающий на богатых почвах; 3) поздний засухоустойчивый и менее требовательный к богатству почв нагорный дуб, произрастающий на менее богатых, сухих и засоленных почвах; 4) ранний засухоустойчивый и продуктивный нагорный дуб, произрастающий на богатых почвах; 5) ранний засухо- и солеустойчивый нагорный дуб, произрастающий на бедных, сухих и засоленных почвах. По ее мнению, решающее значение имеет почвенный, а не термический, режим.

На основании результатов исследований Т.И. Плетминцева (1967) рекомендует использовать ПФ, устойчивую к весенним заморозкам, при создании культур в пониженных морозобойных местах; на повышенных водораздельных плато и междувражных пространствах культуры, по ее мнению, надо использовать РФ, как более засухоустойчивую.

Исследования в других частях ареала дуба черешчатого приводят к зачастую противоположным выводам. Как установили И.Д. Юркевич и И.Д. Сидорович (1969), в Белоруссии, в верховьях Днепра, феноформы дуба приурочены

к определенным эдафическим условиям в зависимости от рельефа поймы. Дуб ПФ всегда располагается на повышенных элементах рельефа поймы и совершенно отсутствует в пониженных местах с неглубоким залеганием грунтовых вод и признаками заболачивания. У дуба РФ наблюдается обратное явление: он приурочен к пониженным элементам рельефа; его древостой граничат с черноольховыми и частично заходят в них. В местообитаниях со спокойным рельефом дуб обеих форм произрастает в смеси. Приуроченность дуба ПФ к повышенному, а РФ – к пониженному рельефу, по мнению авторов, нельзя объяснить только влиянием этого экологического фактора, так как с формой рельефа тесно связаны почвенно-гидрологические условия.

А. Я. Мироненко (1970) считает, что в условиях южной Белоруссии распространение РФ и ПФ не связано с их различной потребностью во влаге. По его данным, здесь РФ преобладает только в снытевых дубравах и, следовательно, обладает меньшей амплитудой приспособляемости к различным условиям местопроизрастания, чем ПФ. Поэтому при планировании лесокультур следует отдавать предпочтение ПФ, обладающей не только более ценной древесиной, но и более широкой приспособляемостью к условиям местообитания. Он справедливо пишет (Мироненко, 1970), что большинство исследований произрастания РФ и ПФ производилось в лесостепных и степных районах ареала. При этом ряд исследователей (А. С. Мачинский, 1927, П. С. Погребняк, С. С. Пятницкий, 1941, 1953; цит. по Мироненко, 1970) отмечают, что ПФ в условиях степи и лесостепи более влаголюбива, чем РФ, и приурочена к пониженным элементам рельефа – дну оврагов и подножию склонов, поэтому при посадке в культурах на возвышенных местах, она хуже РФ. Другие (Н. А. Михайлов, 1909, цит. по Мироненко, 1970; Енькова, 1950б; и др.) утверждают, что ПФ растет как на пониженных, так и на повышенных местах, а РФ встречается и на повышенных местах, и в пойме. Н. П. Кобранов (1925, цит. по Мироненко, 1970) пришел к выводу, что ПФ более засухоустойчива, чем РФ.

Все вышеизложенное свидетельствует о том, считает А. Я. Мироненко (1970), что разные авторы проводили свои исследования в районах распространения дуба, характеризующихся различными климатическими и почвенно-гидрологическими условиями, и что обе разновидности дуба черешчатого имеют разные экологические формы, в чем он согласен с Т. И. Плетминцевой (1967).

Скорость роста РФ и ПФ дуба. По свидетельству многих исследователей, быстрота роста РФ и ПФ дуба зависит от условий произрастания. По мнению одних, ПФ имеет большую энергию роста, чем РФ (Кобранов, 1925; Вересин, 1958; Ефимов, 1967; и др.). Другие отмечали, что в молодом возрасте большей энергией роста обладает РФ, но позже ее обгоняет ПФ (Лукьянец, 1979; и др.).

В частности, при сравнении роста культур дуба из желудей разного происхождения выявлено, что на начальном этапе, до 10–15 лет, более энергичный рост в высоту имеют культуры РФ. Впоследствии энергия роста ПФ нарастает быстрее, и уже с 14–15 лет дубки осокового экотипа, а несколько позже и солонцового становятся лидерами и сохраняют это положение все последующие годы. В целом следует подчеркнуть, что с возрастом все почвенные экотипы ПФ обгоняют в росте по высоте культуры РФ (Енькова, 1960; Лукьянец, 1979; и др.).

Годичный прирост РФ и ПФ дуба. Одно из самых важных направлений исследований деревьев и насаждений – измерение годичного прироста. Не менее актуально это и при сравнении фенотипов дуба при совместном произрастании и между насаждениями в разных местообитаниях. Так или иначе эти вопросы обсуждаются в работах Е. И. Еньковой (1950а, 1976), В. Е. Вихрова (1954), К. В. Зворыкиной и И. Н. Елагина (1965), А. С. Самцова (1966), Л. С. Жириной (1985), А. И. Миленина (1997) и других.

А. С. Самцов (1966) по результатам исследований в Гомельской обл. (Белоруссия) пришел к выводу, что РФ и ПФ по-разному реагируют на погодные условия гидрологического года и что недостаток осадков в летний период менее заметно сказывается на приросте ПФ по сравнению с РФ.

Л. С. Жиринина (1985) считает, что в условиях Брянской обл. гидротермические показатели по-разному влияют на дуб обеих фенотипов в молодом и более старшем возрасте, причем в разных условиях местообитания это проявляется по-разному.

А. И. Миленин (1997) делает выводы, что сила метеофакторов на прирост возрастает от экстремальных к оптимальным условиям произрастания. Наиболее чувствительными к изменению метеоэлементов, по его данным, являются древостой с участием ПФ дуба. Наиболее стабилен прирост в насаждениях РФ (пойменные, байрачные дубравы), где различия между минимальными и максимальными значениями ширины годичного кольца достигают наибольшей величины.

Наши собственные исследования в Теллермановском опытном лесничестве показали (Рубцов, Уткина, 1995а, 2008), что у РФ как поздний, так и годичный прирост наиболее тесно связаны с суммарным количеством осадков в июне–июле (солонцовая, солонцеватая и бересклетовая дубравы) и с суммарным количеством осадков в июле–августе (пойменная и нагорные снытево-осоковые дубравы). Причем у деревьев 1–2-го классов роста и развития (по Крафту) эти зависимости теснее, чем у деревьев 3–5-го классов. В порядке убывания тесноты связи дубравы расположены следующим образом: бересклетовая (коэффициент корреляции 0.58), солонцовая и солонцеватая (0.51), пойменные (0.44), нагорные снытево-осоковые (0.34 в 50–60-летних и 0.18 в 80–100-летних). Обращает на себя внимание очень слабая зависимость от количества выпавших осадков прироста РФ дуба, особенно взрослых насаждений, в снытево-осоковых дубравах. Как известно, влага в эти дубравы поступает главным образом из атмосферы. Засухоустойчивость РФ дуба в нагорных дубравах отмечена Е. И. Еньковой (1976).

Анализ прироста РФ, ПФ и промежуточных форм был проведен нами в 50–60-летних и в 80–100-летних дубравах. Установлено, что в обеих возрастных группах прирост промежуточных форм и ПФ дуба (о РФ см. выше) теснее всего коррелирует с гидротермическим коэффициентом Селянинова (ГТК) за ноябрь–май. Заметной разницы тесноты связи у деревьев разного класса роста не обнаружено. Выявлены две четкие закономерности: 1) независимо от возраста деревьев сильнее всего зависимость прироста от атмосферных метеоэлементов у промежуточных форм дуба, несколько ниже – у ПФ и еще ниже – у РФ; 2) в 50–60-летних насаждениях все связи значительно теснее, чем у соответствующих феноформ дуба в 80–100-летних насаждениях (Рубцов, Уткина, 1995а, 2008).

Мы также проанализировали действие одно- и многократных дефолиаций на прирост РФ дуба в разных типах дубрав. Установлено, что: 1) независимо от типа дубравы при увеличении кратности дефолиаций (1, 2, 3 года подряд) теснота связи между величиной потери прироста и индексом суммарной дефолиации возрастает; 2) зависимость величины потери прироста от степени дефолиации выше у деревьев 3–5-го классов роста Крафта, чем у деревьев 1–2-го классов (обратная картина наблюдается только в бересклетовых дубравах); 3) прирост поздней древесины теснее связан с величиной дефолиации, чем прирост ранней древесины, исключение составляет только

солонцовая дубрава, где теснота связи примерно одинакова; 4) с однократной сильной дефолиацией теснее связан годичный прирост пойменной и нагорной, при повторных дефолиациях различие менее существенно (Рубцов, Уткина, 1995б, 2008).

Качество древесины РФ и ПФ изучали А.С. Самцов (1966) в Белоруссии, Е.И. Енькова и В.К. Ширнин (1970) в Воронежской обл., А.П. Аксенов и В.В. Коровин (2007).

Получено, что изменение условий произрастания неодинаково влияет на физико-механические свойства древесины дуба РФ и ПФ. В свежей и сухой дубравах преимущество по всем исследованным показателям имеет дуб ПФ, при этом в свежей дубраве оно выражено сильнее. В условиях солонцовой дубравы, наоборот, качество древесины лучше у дуба РФ, который эффективнее использует солонцеватые почвы. Кроме того, в условиях свежей дубравы дуб ПФ значительно превосходит дуб РФ по качеству стволов, выходу деловой древесины и производительности, а в солонцовой дубраве, наоборот, преимущество по производительности и качеству древесины имеет дуб РФ (Енькова, Ширнин, 1970).

П.А. Аксенов и В.В. Коровин (2007), изучив технические свойства древесины РФ и ПФ дуба черешчатого и других видов дуба с точки зрения использования ее в виноделии, рекомендуют использовать в первую очередь широкослойную ядровую древесину ПФ дуба черешчатого из Теллермановского леса и Шипова леса Воронежской области, широкослойную ядровую древесину дуба скального (Кавказ), древесину дуба монгольского из Приморского края. По их мнению, широкослойная древесина РФ дуба черешчатого из Теллермановского леса может использоваться в виноделии, но это даст более низкое качество коньячных спиртов, чем при использовании древесины ПФ (Аксенов, Коровин, 2007).

По нашим данным, качество древесины РФ существенно ухудшается вследствие дефолиации листогрызущими насекомыми, когда внутри годичного кольца меняется соотношение между ранней и поздней древесиной – слой поздней древесины становится меньше (Рубцов, Уткина, 1995б, 2008).

Устойчивость к засухам, заморозкам, повреждениям насекомыми и болезням. Одно из наиболее очевидных различий между РФ и ПФ, обусловленное разными сроками листораспускания, – большая устойчивость ПФ к поздним весенним заморозкам и повреждениям листогрызущими насекомыми, и об этом с той или иной степенью подробности пишут очень многие исследователи,

как занимающиеся непосредственно дубом (Карандина, 1950; Енькова, 1973, 1976; Лукьянец, 1979; Шутяев, 1998; и др.), так и специалисты по лесной энтомологии и защите леса (Воронцов, 1960; Рубцов, Рубцова, 1984; Мешкова, 2009; Харченко, Харченко, 2012, 2013; и др.)

На территории Теллермановского опытного лесничества роль насекомых-филлофагов в жизнедеятельности дубрав изучали ранее А.С. Моравская (1957, 1975), Н.Н. Рубцова (Рубцов, Рубцова, 1984; и др.).

По нашим данным (Рубцов, Уткина, 2008; и др.), непарный шелкопряд повреждал все типы дубрав, состоящие как из РФ, так и из ПФ. Зимняя пяденица, зеленая дубовая листовертка и кольчатый шелкопряд размножались только в дубравах из РФ. Сильнее и чаще всего повреждался дуб РФ в пойменных, бересклетовых, солонцеватых и солонцовых дубравах, в меньшей степени – в нагорных снытево-осоковых, где он присутствует в виде небольших куртин и отдельных деревьев среди дуба ПФ и промежуточных форм. Дубы промежуточных фенотипов существенно повреждались непарным шелкопрядом, боярышниковой, пестрозолотистой и поздноотрождающейся зеленой дубовой листовертками. Более устойчив к вредителям весеннего комплекса дуб ПФ, но для него наиболее опасны летние вредители, приводящие при массовых размножениях к его усыханию – дубовая хохлатка, непарный шелкопряд.

Сравнение РФ и ПФ по их устойчивости к патогенам в Теллермановском опытном лесничестве и за его пределами выполнено Н.Н. Селочник (Романовский, Селочник, 2007; Селочник, 2008, 2015; и др.). В частности, показано, что на деревьях РФ, пострадавших от весенних филлофагов, вторичная листва сильнее повреждалась мучнистой росой, чем весенняя листва на деревьях ПФ (Романовский, Селочник, 2007; Селочник, 2015).

Анатомические и физиологические исследования РФ и ПФ. Исследования этого направления довольно немногочисленны.

В 1951 г. С.Н. Карандина приводит результаты исследований некоторых анатомических и физиологических характеристик листьев РФ и ПФ дуба. По ее данным, в заповеднике “Лес на Ворскле” дубы РФ лучше переносят неблагоприятные засушливые условия благодаря своей более ксероморфной листве, характеризующейся меньшими размерами листовой пластинки, более плотным строением ее, более толстостенным эпидермисом, большим количеством механических элементов, более высоким осмотическим давлением

клеточного сока, меньшим содержанием влаги (Карандина, 1951).

А.М. Шутяев (1960) изучал анатомические показатели листьев РФ и ПФ в географических культурах (Курская обл.). По его мнению, ксероморфную структуру листьев могут иметь как РФ, так и ПФ, в зависимости от происхождения желудей.

Как справедливо пишет А.Г. Молчанов (2012), если с точки зрения лесохозяйственного значения свойства РФ и ПФ изучены довольно полно, данных о различиях в физиологических показателях этих фенотипов до сих пор недостаточно. В Теллермановском опытном лесничестве этими вопросами занимались сам А.Г. Молчанов (2002, 2007, 2012), а задолго до него – А.А. Силина (1958).

По данным А.А. Силиной (1958), интенсивность транспирации дуба ПФ на 31% выше, чем у РФ; поэтому первый надо считать более влагопотребительным. Большое потребление воды, связанное с распусканием листьев, у ПФ приходится на вторую половину июня и июль, т.е. на время, когда нередко бывают исчерпаны запасы осенне-зимней влаги. В это время содержащаяся в почве влага мало доступна для растений, ее количество едва лишь обеспечивает поддержание процессов жизнедеятельности, но абсолютно недостаточно для роста. Поэтому на возвышенных местах и нагорных плато лесостепи следует рекомендовать РФ, несмотря на большие траты воды за вегетационный период одним деревом. Дуб РФ значительно лучше приспособлен к условиям неравномерной влагообеспеченности и успевает использовать для роста осенне-зимне-весенние запасы влаги.

Некоторые физиологические показатели фенотипов дуба изучал Ю.П. Ефимов (1968, 1970). Результаты его опытов с 1–2-летними сеянцами дуба разного происхождения показали, что ПФ дуба имеет более высокую интенсивность транспирации по сравнению с РФ в периоды, отличающиеся благоприятными условиями увлажнения, но при продолжительном периоде без дождей, атмосферной и почвенной сухости интенсивнее начинает транспирировать РФ (Ефимов, 1968). Кроме того, им показано, что обе формы практически одинаково реагируют на метеорологические факторы, и различие между ними заключается лишь в абсолютных значениях фотосинтеза: у ПФ его интенсивность была выше, чем у РФ, в течение почти всего дня, отчего сеянцы ПФ превосходили в росте сеянцы РФ по большинству показателей: накоплению сухого вещества, приросту органической массы (при примерно одинаковой площади ассимилирующей поверхности) даже при

меньшей продолжительности периода вегетации (Ефимов, 1970).

А.Г. Молчанов (2012), сравнивая интенсивность фотосинтеза РФ и ПФ, получил противоположные результаты. Он отмечает более эффективное использование РФ поглощенной солнечной радиации на фотосинтез в условиях значительного недостатка влаги в дни с различной облачностью, отчего у нее величина прихода солнечной радиации за сутки значительно лучше, чем у ПФ. Это объясняет, по его мнению, почему РФ дуба по сравнению с ПФ значительно лучше переносит недостаток влагообеспечения и почему РФ приурочена к сухим и очень сухим условиям местообитания, а в более благоприятных условиях не может конкурировать с ПФ, так как чаще подвергается весенним заморозкам и объеданию весенних листогрызущих насекомых. Кроме того, корневая система ПФ – стержневая, поэтому, достигая капиллярной каймы грунтовых вод, использует влагу в большем объеме почвы, а корневая система РФ более поверхностная (Романовский, Мамаев, 2002; Молчанов, 2012).

И здесь мы видим разноречивость выводов. По всей видимости, это объясняется как разными объектами (сеянцы или взрослые деревья) и методами исследований, так и разными внешними факторами, оказывающих различное воздействие на деревья дуба.

Заключение. Обобщение лишь части накопленной информации об особенностях фенологических форм дуба черешчатого показывает, что по многим показателям при создании лесных культур дуба следует отдавать предпочтение ПФ как более устойчивой и продуктивной. Однако, несмотря на множество публикаций, остается еще много неясного – нет четкого представления о том, приурочены или нет РФ и ПФ к определенным формам рельефа, почвенным и гидрологическим показателям; практически не изучены корневые системы этих разновидностей, слабо изучен водный режим, воздействие антропогенной нагрузки и многие другие особенности фенологических форм. Эти и другие неясности могут усилиться на фоне происходящих изменений климата, что может отразиться на успешности работ по восстановлению дубрав.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аксенов П. А., Коровин В. В. Исследование структуры и химического состава древесины дуба различного географического происхождения для оценки его пригодности к производству высококачественных коньячных спиртов // Вестник Московского государственного

университета леса – Лесной вестник. 2007. № 5. С. 9–16.

Вересин М. М. О фенологических формах дуба черешчатого и использовании их в лесоразведении // Известия вузов. Лесной журнал. 1958. № 3. С. 3–16.

Вихров В. Е. Строение и физико-механические свойства древесины дуба. М.: Изд-во АН СССР, 1954. 264 с.

Вихров В. Е., Енькова Е. И. Динамика вегетационного прироста древесины рано- и позднезрелых форм дуба в связи с условиями произрастания // Труды Института леса АН СССР. 1953. Т. IX. С. 5–28.

Воронцов А. И. Биологические основы защиты леса. М.: Высшая школа, 1960. 342 с.

Данилов М. Д. Разнообразие дуба черешчатого по размерам и морфологическим особенностям желудей в условиях северо-восточной границы его ареала // Сб. трудов Поволжского лесотехнического ин-та. 1967. № 58. С. 163–178.

Дендрология с основами лесной геоботаники / Под ред. В. Н. Сукачева. М. – Л.: Гостехиздат, 1938. 574 с.

Енькова Е. И. Рост и развитие рано- и позднезрелых форм дуба в географических культурах // Труды Института леса АН СССР. 1950а. Т. III. С. 147–189.

Енькова Е. И. Территориальное размещение рано- и позднезрелых форм черешчатого дуба // Доклады АН СССР. 1950б. Т. LXXIV. № 1. С. 139–142.

Енькова Е. И. Влияние температуры воздуха на набухание и раскрытие листовых почек черешчатого дуба // Научные записки ВЛТИ. 1960. Т. XXI. С. 71–85.

Енькова Е. И. Структура популяций дуба Теллермановского лесного массива // Итоги научных исследований по лесоведению и лесной биогеоэкологии. Тез. докл. Сов. Вып. 3. М., 1973. С. 63–66.

Енькова Е. И. Теллермановский лес и его восстановление. Воронеж: Изд-во Воронежского университета, 1976. 216 с.

Енькова Е. И., Ширнин В. К. Влияние условий произрастания на физико-механические свойства древесины дуба черешчатого (*Q. robur* L.) рано- и позднезрелых форм // Лесоведение. 1970. № 2. С. 59–73.

Ефимов Ю. П. Фенологические формы дуба черешчатого в условиях центральной лесостепи и их лесохозяйственное значение: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Воронеж, ВЛТИ, 1967. 24 с.

Ефимов Ю. П. О некоторых биологических особенностях ранней и поздней форм дуба // Охрана природы Центрально-Черноземной полосы. 1968. Вып. 6. С. 77–82.

Ефимов Ю. П. Некоторые данные по физиологии раннего и позднего дуба в центральной лесостепи // Лесная генетика, селекция и семеноводство. Матер. совещ. Петрозаводск, 12–15 декабря 1967 г. Петрозаводск, 1970. С. 134–139.

- Жирина Л. С.* Дендроклиматологический анализ прироста дуба черешчатого ранней и поздней фенотипов в Брянской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тарту, Тартуский гос. ун-т, 1985. 20 с.
- Зворыкина К. В., Елагин И. Н.* Приуроченность ранней и поздней форм дуба к элементам рельефа // Изв. Всесоюз. географического общества. 1965. Т. 97. Вып. 3. С. 287–290.
- Карандина С. Н.* К вопросу об особенностях ранней и поздней рас дуба // Ученые записки ЛГУ. Серия биологических наук. 1950. Вып. 25. № 134. С. 35–41.
- Карандина С. Н.* Некоторые эколого-биологические различия ранней и поздней рас дуба // Ученые записки ЛГУ. Серия биологических наук. 1951. Вып. 30. № 143. С. 251–276.
- Кобранов Н. П.* Селекция дуба. М.: Новая деревня, 1925. 40 с.
- Кузнецов А. В.* Распускание листовой фенологических форм дуба черешчатого в Теллермановской дубраве // Биоразнообразии и антропогенная трансформация природных экосистем: Матер. Всерос. науч.-практич. конф., посвящ. памяти профессора А. И. Золотухина (г. Балашов, 12–13 ноября 2015 г.). Саратов: Саратовский источник, 2015. С. 131–134.
- Лукьянец В. Б.* Внутривидовая изменчивость дуба черешчатого в Центральной лесостепи. Воронеж: Изд-во ВГУ, 1979. 216 с.
- Лукьянец В. Б., Ащеулов Д. И.* Усыхание фенологических разновидностей дуба в различных типах леса Хоперского заповедника // Дубравы Хоперского заповедника. Часть II. Современное состояние пойменных насаждений. Воронеж: Изд-во Воронежского ун-та, 1976. С. 13–33.
- Мешкова В. Л.* Сезонное развитие хвоелистогрызущих вредителей леса. Харьков: Планета-принт, 2009. 396 с.
- Миленин А. И.* Экологические особенности фенологических разновидностей дуба черешчатого в условиях ЦЧР: Автореф. дисс. ... канд. с.-х. наук. Воронеж, 1997. 22 с.
- Мироненко А. Я.* Распространение ранораспускающейся и позднераспускающейся разновидностей дуба черешчатого в связи с почвенно-грунтовыми условиями // Лесоведение и лесное хозяйство. Минск, 1970. Вып. 3. С. 46–50.
- Молчанов А. Г.* Изменчивость интенсивности фотосинтеза дуба черешчатого от факторов окружающей среды // Лесоведение. 2002. № 6. С. 13–22.
- Молчанов А. Г.* Баланс CO₂ в экосистемах сосняков и дубрав в разных лесорастительных зонах. Тула: Гриф и К, 2007. 284 с.
- Молчанов А. Г.* Интенсивность фотосинтеза фенологических форм дуба черешчатого в условиях недостаточного увлажнения // Лесоведение. 2012. № 4. С. 31–38.
- Моравская А. С.* Повреждаемость насекомыми рано- и позднераспускающихся форм дуба и ильмовых пород // Сообщ. Ин-та леса АН СССР. 1957. Вып. 8. М.: Изд-во АН СССР. С. 44–61.
- Моравская А. С.* Насекомые-фитофаги дубравных лесов // Дубравы лесостепи в биогеоценологическом освещении. М.: Наука, 1975. С. 199–210.
- Плетминцева Т. И.* Формы поздно- и ранораспускающейся разновидности дуба черешчатого в Шиповом лесу // Сборник трудов по лесному хозяйству. Вып. 5. Воронеж: Изд-во Воронежского университета, 1967. С. 3–44.
- Романовский М. Г., Мамаев В. В.* Грунтовые воды нагорных дубрав Теллермановского леса // Лесоведение. 2002. № 5. С. 6–11.
- Романовский М. Г., Селочник Н. Н.* Мучнистая роса на ранней и поздней формах *Quercus robur* в южной лесостепи // Микология и фитопатология. 2007. Т. 41. № 3. С. 282–289.
- Рубцов В. В., Рубцова Н. Н.* Анализ взаимодействия листогрызущих насекомых с дубом. М.: Наука, 1984. 184 с.
- Рубцов В. В., Уткина И. А.* Влияние метеофакторов на прирост древесины дуба черешчатого // Лесоведение. 1995а. № 1. С. 24–34.
- Рубцов В. В., Уткина И. А.* Влияние насекомых-филлофагов на прирост древесины дуба черешчатого // Лесоведение. 1995б. № 2. С. 22–30.
- Рубцов В. В., Уткина И. А.* Адаптационные реакции дуба на дефолиацию. М.: Гриф, 2008. 302 с.
- Самцов А. С.* Периодичность роста и формирования структуры древесины рано и поздно распускающихся форм дуба черешчатого в БССР. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Минск, 1966. 22 с.
- Селочник Н. Н.* Факторы деградации лесных экосистем // Лесоведение. 2008. № 5. С. 52–60.
- Селочник Н. Н.* Состояние дубрав Среднерусской лесостепи и их грибные сообщества. М.: Институт лесоведения РАН, 2015. 216 с.
- Силина А. А.* Транспирация рано- и позднераспускающихся рас дуба в условиях лесостепи // Тр. Ин-та леса АН СССР. М., 1958. Т. 41. С. 104–110.
- Харченко Н. А., Харченко Н. Н.* К вопросу о происхождении дубрав в центральной лесостепи // Лесотехнический журнал. 2013. № 3. С. 43–50.
- Харченко Н. А., Харченко Н. Н.* К вопросу о естественном возобновлении дуба черешчатого под пологом материнского древостоя // Политематический сетевой электронный научный журнал кубанского государственного аграрного университета. 2012. № 76. С. 299–311.
- Шутяев А. М.* К анатомической характеристике листьев ранней и поздней форм дуба в географических культурах // Ботанический журнал. 1960. Т. 45. № 2. С. 279–283.

Шутяев А. М. Биоразнообразие дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) и его использование в селекции и лесоразведении. Автореф. дис. д-ра с.-х.н. 06.03.01. Брянск, 1998. 44 с.

Юркевич И. Д., Сидорович Е. А. Феноформы и эко-типы дуба черешчатого и их продуктивность в пойме р. Днепр // Лесоведение. 1969. № 2. С. 24–32.

Ahrends H. E., Etzold S., Kutsch W. L., Stoeckli R. et al. Tree phenology and carbon dioxide fluxes: use of digital photography for process-based interpretation at the ecosystem scale // Clim. Res. 2009. V. 39. N 3. P. 261–274.

Batos B., Miljković D., Ninić-Todorović E. Length of vegetation period as parameter of common oak (*Quercus robur* L.) phenological Variability // Genetika. 2012. DOI: 10.2298/GENSR1201139B

Bobinac M., Batos B., Miljković D., Radulović S. Polycyclism and phenological variability in the common oak (*Quercus robur* L.) // Arch. Biol. Sci. Belgrade. 2012. V. 64. N 1. P. 97–105.

Both C., van Asch M., Bijlsma R. G., van den Burg A. B., Visser M. E. Climate change and unequal phenological changes across four trophic levels: constraints or adaptations? // J. Anim. Ecol. 2009. V. 78. P. 73–83 (doi:10.1111/j.1365-2656.2008.01458.x)

Forrest J., Miller-Rushing A. J. Toward a synthetic understanding of the role of phenology in ecology and evolution // Phil. Trans. R. Soc. B. 2010. V. 365. P. 3101–3112 (doi:10.1098/rstb.2010.0145).

González-González B. D., García-González I., Vázquez-Ruiz R. A. Comparative cambial dynamics and phenology of *Quercus robur* L. and *Q. pyrenaica* Willd. in an Atlantic forest of the northwestern Iberian peninsula // Trees. 2013. V. 27. N 6. P. 1571–1585.

Kuster T. M., Dobbertin M., Günthardt-Goerg M. S., Schaub M., Arend M. A phenological timetable of oak growth under experimental drought and air warming // PLoS ONE. 2014. V. 9. N 2: e89724. doi:10.1371/journal.pone.0089724

Morin X., Roy J., Sonié L., Chuine I. Changes in leaf phenology of three European oak species in response to experimental climate change // New Phytol. 2010. V. 186. N 4. P. 900–910 (doi: 10.1111/j.1469-8137.2010.03252.x).

Polgar C. A., Primack R. B. Leaf-out phenology of temperate woody plants: from trees to ecosystems // New Phytologist. 2011. V. 191. N 4. P. 926–941.

Sparks T. H., Menzel A., Stenseth N. C. European cooperation in plant phenology // Climate Research. 2009. V. 39. P. 175–177.

Tikkanen O.-P., Julkunen-Tiitto R. Phenological variation as protection against defoliating insects: the case of *Quercus robur* and *Operophtera brumata* // Oecologia. 2003. V. 136. N 2. P. 244–251.

Way D. A., Oren R. Differential responses to changes in growth temperature between trees from different functional groups and biomes: a review and synthesis of data // Tree Physiology. 2010. V. 30. P. 669–688 (doi:10.1093/treephys/tpq015).

Wesołowski T., Rowiński P. Timing of bud burst and tree-leaf development in a multispecies temperate forest // Forest Ecology and Management. 2006. V. 237. P. 387–393.

Wesołowski T., Rowiński P. Late leaf development in pedunculate oak (*Quercus robur*): An antiherbivore defence? // Scandinavian Journal of Forest Research. 2008. V. 23. P. 386–394.

Studies of phenological forms of the Penduculate oak

I. A. Utkina, V. V. Rubtsov

Institute of Forest Science, Russian Academy of Sciences
Sovetskaya st. 21, Uspenskoe village, Odintsovsky District, Moscow Oblast, 143030

E-mail: UtkinaIA@yandex.ru

Received 8.08.2016

We reviewed the specifics of early and late phenological types of the Penduculate oak differing in spring unfolding of leaves, namely the occurrence at topographical elements, soil conditions and hydrology, responses to weather, and vulnerability to unfavorable factors. We showed that the phenological forms differ by a set of morphological and physiological indicators, growth energy and properties of the wood. We focused importance of phenological specificity of planting material when organizing oak plantations in view of ongoing climatic changes and ubiquitous decline of oak forests. The late form of the oak is more preferable in most cases because it is more resilient to spring frosts and insect injuries, and has higher quality wood in solid-volume trunks.

Penduculate oak, *Quercus robur* L., early phenological form of oak, *Quercus robur* var. *praecox* Chern., late phenological form of oak, *Quercus robur* var. *tardiflora* Chern.