

И.А. Уткина, В.В. Рубцов

**УСТОЙЧИВОСТЬ ФЕНОЛОГИЧЕСКИХ ФОРМ
ДУБА ЧЕРЕШЧАТОГО (*QUERCUS ROBUR L.*)
К НЕБЛАГОПРИЯТНЫМ ВНЕШНИМ ФАКТОРАМ**

Введение. Дуб черешчатый (*Quercus robur L.*) и другие представители рода *Quercus* хорошо известны своей полиморфностью, в том числе разнообразием фенологических признаков.

В середине XIX в. российским ученым, преподавателем Харьковского университета В.М. Черняевым были выделены две фенологические формы дуба черешчатого: ранораспускающаяся, или ранняя, *Quercus robur* var. *praecox* Czern.; позднораспускающаяся, или поздняя, *Q. robur* var. *tardiflora* Czern.

За рубежом не принято выделять феноформы дуба как самостоятельные таксоны. Нам известно очень мало работ, в которых они упоминаются [Wesołowski, Rowiński, 2008; Batos et al., 2012]. Иногда фенологическое разнообразие той или иной древесной породы, включая дуб, считают приспособительной реакцией на действие весенних филлофагов [Tikkanen, Julkunen-Tiitto, 2003; Wesołowski, Rowiński, 2006].

Несколько гипотез о происхождении ранней и поздней форм подробно проанализированы в монографии В.Б. Лукьянца [Лукьянец, 1979]. Сам он придерживается гипотезы, связывающей происхождение фенологических разновидностей с эпохой оледенения и изменением климата в историческом прошлом. Согласно ей, ранняя форма – более древняя, сформировавшаяся еще в доледниковое время и отступавшая в период оледенения на юг, в более далекие убежища. «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. 15]. Поздняя форма выделилась из ранней в результате мутаций уже в период плейстоцена в ближних рефугиумах и является филогенетически сравнительно молодой.

Многие исследователи, работающие с дубом в центре Среднерусской возвышенности, выделяют кроме этих форм промежуточные по срокам листораспускания формы [Ефимов, 1967; Енькова, 1976; Рубцов, Рубцова, 1984; Миленин, 1997; Селочник, 2015].

В северо-восточной части ареала дуба черешчатого фенологические разновидности практически отсутствуют. Например, на территории Марийской АССР (ныне – Республика Марий Эл) популяция дуба представлена только ранней формой, но отличающейся большим разнообразием [Данилов, 1967].

За более чем полтора века после выделения двух феноформ дуба черешчатого были проведены многочисленные исследования их сходства и различия по приуроченности к разным условиям местообитания, реакциям на внешние условия, проявляющимся в величине текущего прироста, энергии роста, физиологических и морфологических характеристиках листьев, физико-механических свойствах древесины и многих других показателях. Более подробно это показано в нашей обзорной работе [Уткина, Рубцов, 2016]. Авторы многих публикаций, включенных в обзор, отмечают, что разные феноформы дуба черешчатого изучены достаточно хорошо с точки зрения лесохозяйственного значения и явно недостаточно с точки зрения физиологии растений, в частности, их водного обмена.

Методика исследования. Цель данного исследования – проанализировать накопленные данные о реакции различных феноформ дуба на неблагоприятные абиотические и биотические факторы; экспериментальная часть выполнена в Теллермановском опытном лесничестве Института лесоведения РАН (восток Воронежской области).

Территория Теллермановского опытного лесничества характеризуется разнообразием рельефа и большой неоднородностью размещения феноформ дуба. Дуб ранней формы произрастает здесь в основном в пойменных дубравах, в дубняках бересклетовых, солонцовых и солонцеватых. При этом в пойменной и нагорной частях ведет себя по-разному, требуя в пойме повышенного увлажнения почвы, тогда как в нагорной части отличается наибольшей засухоустойчивостью и солевыносливостью. В дубравах нагорной части на темно-серых лесных почвах преобладает дуб поздней и промежуточной форм с небольшой примесью ранней. Длительный мониторинг показывает, что в этих насаждениях в период роста наблюдается уменьшение доли ранней формы дуба: сначала он отстает в росте, постепенно попадает во второй ярус, т. е. в тень, кроны становятся небольшими, с редкой листвой, происходит естественный отпад деревьев.

Особенности листораспускания феноформ. В Теллермановском лесу временной интервал начала раскрытия почек от наиболее рано распускающихся форм дуба до наиболее поздних составляет, в зависимости от метеорологической ситуации, 14–35 сут. [Енькова, 1976].

Значительно колеблются также календарные сроки листораспускания. Так, дата начала раскрытия почек в разные годы может сдвигаться почти на месяц. При этом чем интенсивнее весной повышается температура воздуха, тем короче интервалы между раскрытием почек у разных феноформ. Для наступления распускания листы у ранней формы дуба требуется сумма эффективных температур 200–250 град.-дн., у поздней – 500–600 град.-дн. [Енькова, 1976].

А.В. Кузнецовым [2015] в 2013–2015 гг. выполнены наблюдения за листораспусканием феноформ дуба в лесничестве, полученные результаты сравнивались с аналогичными у Е.И. Еньковой за 1950–1960 гг. По его данным, в 2013, 2014 и 2015 гг. сумма положительных температур, при которых происходило раскрытие листовых почек дуба, составляла, соответственно, для ранней формы 244, 278 и 217 °С, промежуточной – 395, 433 и 369 °С, поздней – 592, 638 и 499 °С. Показано, что за последнее время произошел сдвиг календарных дат начала и продолжительности распускания листы и небольшие изменения в суммах эффективных температур до начала листораспускания.

Реакция на внешние абиотические факторы. Существенные различия в сроках развития листы обусловили и разные реакции деревьев ранней и поздней форм на факторы внешней среды. Первые полнее используют запасы осенне-зимней влаги, благодаря более раннему началу облиствения, в то же время часто повреждаются весенними заморозками и филлофагами ранневесеннего комплекса, о чем подробнее см. далее. Вторые, напротив, меньше подвержены действию некоторых неблагоприятных погодных факторов.

Реакция ранней и поздней форм на заморозки сильно различается, в первую очередь, потому, что на деревьях поздней формы листовые и цветочные почки раскрываются позже, чем на деревьях ранней, что позволяет им избежать повреждения весенними заморозками. Обладая меньшей способностью к формированию летних побегов, поздняя форма меньше повреждается и ранними осенними заморозками, а также зимними морозами, что способствует образованию у нее более прямых и полнодревесных стволов, чем у ранней.

Кроме того, поздняя форма дуба, благодаря особенностям строения корневых систем имеет лучшее влагообеспечение в обычно засушливую на юге лесостепи вторую половину вегетационного периода, поскольку у нее тонкие сосущие корни достигают капиллярной каймы уровня почвенно-грунтовых вод [Рубцов, Уткина, 2008].

Интенсивность водотока в стволах деревьев разных феноформ дуба черешчатого обусловлена прежде всего сроками распускания почек и развития листы, ее повреждения филофагами и морозами, а также особенностями строения корневых систем. Существенная разница в водопотреблении различных феноформ дуба наблюдается в начале вегетации, при сильных повреждениях листы филофагами и в периоды экстремальных погодных условий [Рубцов, Уткина, 2008].

Прирост стволовой древесины разных феноформ как реакция на погодные условия. У ранней формы как поздней, 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 классов роста и развития (по Крафту) эти зависимости теснее, чем у деревьев 3–5 классов.

Сравнение прироста разных феноформ было проведено нами в 50–60-летних и в 80–100-летних дубравах [Рубцов, Уткина, 1995, 2008]. Выявлены две четкие закономерности: 1) независимо от возраста деревьев сильнее всего зависимость прироста от атмосферных метеозлементов у промежуточной формы, несколько ниже – у поздней и еще ниже – у ранней; 2) в 50–60-летних насаждениях все связи значительно теснее, чем у соответствующих феноформ дуба в 80–100-летних насаждениях.

Известно также, что древесина поздней формы дуба обладает более высокими физико-механическими свойствами, по сравнению с ранней.

Феноформы дуба и насекомые-филофаги. Дуб черешчатый, подобно другим видам рода *Quercus*, относится к предпочитаемым кормовым породам для многих насекомых, которые оказывают большое влияние на текущее состояние и рост обеих феноформ. Известно, что на дубе черешчатом обитает более 750 видов фитофагов, из них более 150 видов имеют хозяйственное значение.

Воздействие насекомых, питающихся листвой дуба, – биотический фактор, в реакциях на который особенно ярко проявляются различия между ранней, поздней и промежуточными между ними феноформами.

В Теллермановском опытном лесничестве на протяжении всего периода его существования этими вопросами занимались, с той или иной степенью детальности, разные исследователи.

По данным А.С. Моравской [Моравская, 1957, 1975] видовой состав вредителей листвы на ранней и поздней формах дуба в основном одинаков, зато численность отдельных видов филлофагов и их соотношение различны. Например, в последнюю декаду мая в среднем на одном дереве дуба ранней формы их было в 3,7 раза больше, чем на одном дереве поздней, что объясняется совпадением фаз развития большинства ранневесенних видов филлофагов и листвы ранней формы дуба. Кроме того, в это же время отрождаются и гусеницы тех видов, которые дают не одно, а два или несколько поколений в год.

Все типы дубрав опытного лесничества, состоящие как из ранней, так и из поздней формы, периодически повреждались непарным шелкопрядом (*Lymantria dispar* L.). Зимняя пяденица (*Operophtera brumata* L.), зеленая дубовая листовертка (*Tortrix viridana* L.) и кольчатый шелкопряд (*Malacosoma neustria* L.) массово размножались в дубравах из ранней формы. Сильнее и чаще всего повреждался дуб ранней формы 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 поздней и промежуточной форм.

Деревья промежуточной формы существенно повреждались непарным шелкопрядом, боярышниковой (*Archips crataegana* Hbn.), пестрозолотистой (*Archips xylosteana* L.) и поздноотрождающейся зеленой дубовой листовертками. Более устойчив к вредителям весеннего комплекса дуб поздней формы, но для него очень опасны летние вредители, приводящие при массовых размножениях к его усыханию – дубовая хохлатка (*Notodonta anceps* Goeze), непарный шелкопряд [Рубцов, Рубцова, 1984].

Сложность биоценологических взаимодействий между весенними филлофагами и феноформами дуба, их зависимость от микроклиматических условий (температуры стволов, ветвей и др.) детально показаны Н.Н. Рубцовой [Рубцова, 1978, 1981].

Массовое размножение боярышниковой листовертки в 1969–1973 гг. наблюдалось в нагорных дубравах с преобладанием дуба поздней (50%) и промежуточной форм (до 48%), с небольшим участием ранней формы (2–30%), а также других лиственных пород. Первичный очаг боярышниковой листовертки возник именно здесь. Ее яйцекладки обнаруживали как на деревьях ранней, так и промежуточной и поздней форм, а также на других породах – ясене, липе, клене, осине. Такое массовое размножение боярышни-

ковой листовертки в дубравах с преобладанием поздней формы можно объяснить фенологической неоднородностью дубрав. При этом поздняя форма частично объедается гусеницами, переползающими с зараженных деревьев других феноформ. Выход гусениц из яиц растянут вследствие различного температурного режима на стволе и ветвях. Яйцекладки боярышниковой листовертки располагаются вдоль всего ствола и частично на ветвях. Накопление сумм эффективных температур для выхода гусениц происходит неодновременно и зависит от диаметров веток и ствола, от освещенности их солнцем, от цвета коры [Рубцова, 1978].

Зеленая дубовая листовертка часто присутствует в дубравах с преобладанием поздней формы. При исследованиях в нагорных дубравах Теллермановского опытного лесничества удалось установить, что кроме основной популяции зеленой дубовой листовертки, адаптированной к дубу ранней формы, имеется микропупуляция, адаптированная к дубу промежуточной формы. В лабораторных условиях была проведена проверка состояния яйцекладок микропупуляций листовертки с разной фенологией. В конце зимнего периода развития одновременно брались яйцекладки с деревьев из двух исследуемых очагов и помещались в совершенно идентичные условия для выхода из них гусениц. Массовый выход гусениц из яйцекладок очага поздней формы дуба произошел на целую неделю позже. Разница в суммах температур, необходимых для выхода гусениц, по двум очагам составила около 140 град.-дн. Очевидно, происходит процесс адаптации зеленой дубовой листовертки к поздней форме дуба через промежуточный, в связи с чем возникла микропупуляция, приспособленная к дубу промежуточной формы [Рубцова, 1981].

Выход гусениц на ветках диаметром 2 и 0,5 см из-за их различного термического режима сдвинут на 2–3 дня. Термический режим мест яйцекладок зависит не только от диаметров, но также от экспозиции веток, их расположения в кроне, характера поверхности и цвета коры, поэтому на всем дереве выход гусениц довольно растянут. Эта важная и необходимая для сохранения вида особенность обеспечивает выживание гусениц даже в том случае, когда выход их из яиц происходит асинхронно с раскрытием почек (на поздней и промежуточной формах это бывает всегда). Раскрытие почек на каждом дереве тоже происходит неодновременно. Наиболее поздно выходящие гусеницы листовертки выживают на почках, наиболее рано раскрывающихся на дубе промежуточной формы [Рубцова, 1981].

Дубовая широкоминирующая моль (*Acrocercops brongiardella* F.), массовое размножение которой в Теллермановской дубраве происходит в последние 20 лет, повреждает листву разных феноформ дуба, при этом

степень повреждения зависит от погодных условий и наличия других вредителей листвы [Рубцов, Уткина, 2014]. Этот вид повреждает до 80% листвы, минируя листья независимо от возраста деревьев. Спустя некоторое время листья усыхают и скручиваются. Моль имеет две полные генерации в течение года, причем гусеницы второй генерации повреждают только вновь выросшую летом молодую листву, что заметно снижает интенсивность фотосинтеза деревьев в период вегетации.

При создании дубрав необходимо учитывать, что формы дуба, промежуточные по распусканию, нестойки против опасных листогрызущих вредителей ранневесеннего комплекса, и только собственно поздний дуб «уходит» от них [Рубцова, 1978, 1981].

По нашим наблюдениям, климатические изменения последнего периода (увеличение осадков и уменьшение засушливых периодов во время вегетации, отсутствие поздних весенних заморозков), а также изменения характера дефолиации насаждений наиболее благоприятны для ранней формы дуба.

Выводы. Анализ данных из литературных источников и результатов собственных исследований показывает, что фенологические формы дуба черешчатого по-разному реагируют на внешние факторы, что определяется разными сроками наступления их фенофаз, разными требованиями к условиям местообитания. Этим обусловлены различия в выживаемости, физико-механических свойствах древесины, размерах годичного прироста у деревьев разных феноформ. При создании дубовых насаждений там, где позволяют экологические условия, рекомендуется использовать желуди с деревьев позднего дуба, как более устойчивого к неблагоприятным внешним факторам, что соответствует рекомендациям многих специалистов, изучавших эти проблемы.

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

Библиографический список

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

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

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.

Кузнецов А.В. Распускание листвы у фенологических форм дуба черешчатого в Теллермановской дубраве // Биоразнообразие и антропогенная трансформа-

ция 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.

Лукиянец В.Б. Внутривидовая изменчивость дуба черешчатого в Центральной лесостепи. Воронеж: Изд-во ВГУ, 1979. 216 с.

Миленин А.И. Экологические особенности фенологических разновидностей дуба черешчатого в условиях ЦЧР: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Воронеж, 1997. 22 с.

Моравская А.С. Повреждаемость насекомыми рано- и позднезапускающихся форм дуба и ильмовых пород // Сообщения Института 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.

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. 1995. № 1. С. 24–34.

Рубцов В.В., Уткина И.А. Адаптационные реакции дуба на дефолиацию. М.: Гриф, 2008. 302 с.

Рубцов В.В., Уткина И.А. Особенности последней вспышки массового размножения зимней пяденицы в южной лесостепи // Вестник Московского государственного университета леса – Лесной вестник. 2014. Т. 18. № 6. С. 86–92.

Рубцова Н.Н. О массовом размножении боярышниковой листовертки в дубравах позднезапускающегося дуба // Экология. 1978. № 3. С. 101–103.

Рубцова Н.Н. Зеленая дубовая листовертка в дубравах позднезапускающегося дуба // Лесоведение. 1981. № 1. С. 83–86.

Селочник Н.Н. Состояние дубрав Среднерусской лесостепи и их грибные сообщества. М.: Ин-т лесоведения РАН, 2015. 216 с.

Уткина И.А., Рубцов В.В. Исследования фенологических форм дуба черешчатого // Лесоведение. 2016. № 6. С. 466–475.

Batos B., Miljković D., Ninić-Todorović E. Length of vegetation period as parameter of common oak (*Quercus robur* L.) phenological variability // Genetika. 2012. Vol. 44 (1). P. 139–152.

Tikkanen O.-P., Julkunen-Tiitto R. Phenological variation as protection against defoliating insects: the case of *Quercus robur* and *Operophtera brumata* // Oecologia. 2003. Vol. 136, no 2. P. 244–251.

Wesołowski T., Rowiński P. Timing of bud burst and tree-leaf development in a multispecies temperate forest // Forest Ecology and Management. 2006. Vol. 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. Vol. 23. P. 386–394.

References

Danilov M.D. Raznoobraziye duba chereshchatogo po razmeram i morfologicheskim osobennostyam zheludey v usloviyakh severo-vostochnoy granitsy yego areala. Sbornik trudov Povolzhskogo lesotekhnicheskogo instituta. 1967. № 58. S. 163–178. (In Russ.)

Yen'kova Ye.I. Tellermanovskiy les i yego vosstanovleniye. Voronezh: Izd-vo Voronezhskogo universiteta, 1976. 216 s. (In Russ.)

Yefimov Yu.P. Fenologicheskiye formy duba chereshchatogo v uslovi-yakh tsentral'noy lesostepi i ikh lesokhozyaystvennoye znacheniyе: avtoref. dis. ... kand. s.-kh. nauk. Voronezh: VLTI, 1967. 24 s. (In Russ.)

Kuznetsov A.V. Raspuskaniye listvy u fenologicheskikh form duba chereshchatogo v Tellermanovskoy dubrave. *Bioraznoobraziye i antro-pogennaya transformatsiya prirodnikh ekosistem*: mater. Vseros. nauch-praktich. konf., posv. pamyati professora A.I. Zolotukhina (g. Balashov, 12–13 noyabrya 2015 g.). Saratov: Saratovskiy istochnik, 2015. S. 131–134. (In Russ.)

Lukyanets V.B. Vnutrividovaya izmenchivost' duba chereshchatogo v Tsentral'noy lesostepi. Voronezh: Izd-vo VGU, 1979. 216 s. (In Russ.)

Milenin A.I. Ekologicheskkiye osobennosti fenologicheskikh raznovidnostey duba chereshchatogo v usloviyakh TSCHR: avtoref. dis. ... kand. s.-kh. nauk. Voronezh, 1997. 22 s. (In Russ.)

Moravskaya A.S. Povrezhdayemost' nasekomymi rano- i pozdnoras-puskayushchikhnya form duba i il'movykh porod. *Soobshcheniia Instituta lesa AN SSSR*. 1957. Vyp. 8. M.: Izd-vo AN SSSR. S. 44–61. (In Russ.)

Moravskaya A.S. Nasekomyye-fitofagi dubravnykh lesov. *Dubravyy lesostepi v biogeotsenoticheskom osveshchenii*. M.: Nauka, 1975. S. 199–210. (In Russ.)

Rubtsov V.V., Rubtsova N.N. Analiz vzaimodeystviya listogryzushchikh nasekomyykh s dubom. M.: Nauka, 1984. 184 s. (In Russ.)

Rubtsov V.V., Utkina I.A. Vliyaniye meteofaktorov na prirost drevesiny duba chereshchatogo. *Lesovedeniye*. 1995a. № 1. S. 24–34. (In Russ.)

Rubtsov V.V., Utkina I.A. Adaptatsionnyye reaktsii duba na defoliatsiyu. M.: Grif, 2008. 302 s. (In Russ.)

Rubtsov V.V., Utkina I.A. Osobennosti posledney vspyshki massovogo razmnozheniya zimney pyadenitsy v yuzhnoy lesostepi. *Vestnik Moskovskogo gosudarstvennogo universiteta lesa – Lesnoy vestnik*. 2014. T. 18. № 6. S. 86–92. (In Russ.)

Rubtsova N.N. O massovom razmnozhenii boyaryshnikovoy listovetki v dubravakh pozdnoras-puskayushchegosya duba. *Ekologiya*. 1978. № 3. S. 101–103. (In Russ.)

Rubtsova N.N. Zelenaya dubovaya listovetka v dubravakh pozdnoras-puskayushchegosya duba. *Lesovedeniye*. 1981. № 1. S. 83–86. (In Russ.)

Selochnik N.N. Sostoyaniye dubrav Srednerusskoy lesostepi i ikh gribnyye soobshchestva. M.: Institut lesovedeniya RAN, 2015. 216 s. (In Russ.)

Utkina I.A., Rubtsov V.V. Issledovaniya fenologicheskikh form duba chereshchatogo. *Lesovedeniye*. 2016. № 6. S. 466–475. (In Russ.)

Batos B., Miljković D., Ninić-Todorović E. Length of vegetation period as parameter of common oak (*Quercus robur* L.) phenological variability. *Genetika*, 2012, vol. 44 (1), pp. 139–152.

Tikkanen O.-P., Julkunen-Tiitto R. Phenological variation as protection against defoliating insects: the case of *Quercus robur* and *Operophtera brumata*. *Oecologia*, 2003, vol. 136, no. 2, pp. 244–251.

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

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

Материал поступил в редакцию 11.03.2017 г.

Уткина И.А., Рубцов В.В. Устойчивость фенологических форм дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) к неблагоприятным внешним факторам // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2017. Вып. 220. С. 200–211. DOI: 10.21266/2079-4304.2017.220.200-211

Ранняя (*Quercus robur* var. *praecox* Czern.) и поздняя (*Q. robur* var. *tardiflora* Czern.) фенологические формы дуба черешчатого, выделенные в самостоятельные таксоны в середине XIX в., неоднократно становились объектами исследований для специалистов разного профиля. Собрано немало данных о различиях в их росте, требованиях к условиям местообитания, устойчивости к неблагоприятным внешним факторам. Иногда кроме ранней и поздней феноформ выделяют еще и промежуточные между ними. Наиболее отчетливо различия между феноформами, обусловленные разными сроками листораспускания, проявляются в реакции на поздние весенние заморозки и повреждение листвы насекомыми-филлофагами. Так как на деревьях поздней формы листовые и цветочные почки раскрываются намного позже, чем на ранней, поздняя форма избегает повреждения весенними заморозками. Кроме того, обладая меньшей способностью к формированию летних побегов, она меньше повреждается и ранними осенними заморозками, а также зимними морозами, что способствует образованию у нее более прямых и полнодревесных стволов, по сравнению с ранней формой. Ранняя форма чаще и сильнее повреждается филлофагами ранневесеннего комплекса, у которых отрождение гусениц из яиц синхронизировано с раскрытием почек

и распусканием листьев. Есть данные, что видовой состав вредителей листвы на деревьях ранней и поздней форм дуба при их совместном произрастании примерно одинаков, зато численность отдельных видов филлофагов и их соотношение различны. На деревьях ранней формы их больше в несколько раз, что объясняется совпадением фаз развития большинства ранневесенних видов филлофагов и листвы этой формы дуба. Согласно результатам проведенных исследований, поздняя форма предпочтительнее для создания лесных культур дуба как более устойчивая к неблагоприятным погодным условиям и насекомым-вредителям.

Ключевые слова: дуб черешчатый, ранняя феноформа, поздняя феноформа, внешние факторы.

Utkina I.A., Rubtsov V.V. The resistance of the phenological forms of the common oak (*Quercus robur* L.) to unfavorable external factors. *Izvestia Sankt-Peterburgskoj Lesotehniceskoj Akademii*, 2017, is. 220, pp. 200–211 (in Russian with English summary). DOI: 10.21266/2079-4304.2017.220.200-211

Early (*Quercus robur* var. *praecox* Czern.) and late (*Q. robur* var. *tardiflora* Czern.) phenological forms of the common oak, recognized as independent taxa in the mid-nineteenth century, have been subjects of multiple studies by specialists of different fields. Abundant data on the differences in their growth requirements, habitat conditions, and resistance to unfavorable external factors have been collected. Some specialists in addition to early and late phenofoms distinguish intermediate forms. Most clearly the differences between these forms appear in response to late spring frosts and damage of leaves by phyllophagous insects due to different timing of the forms' leafing. As leaf and flower buds in late oaks are revealed much later than in early oaks, late form avoids damage by spring frosts. In addition, due to lower ability to form summer shoots, late oaks are less damaged by early autumn frosts and winter freeze, which contributes to the formation of more straight and full trunks comparing to early oaks. Early oaks are damaged more severely by phyllophagous insects of spring complex, in which hatching of caterpillars from eggs is synchronized with opening buds and unfolding of leaves. There is evidence that species composition of foliage pests on co-occurrent early and late forms of oak is nearly the same, but the number of individual species of phyllophagous insects and their ratio are different. In the early form the number of phyllophagous insects is greater by several fold due to concurrence of developmental phases in most early spring phyllophagous species and foliage of this oak form. The obtained results show that the late form of common oak is preferable for forest plantations as more resistant to unfavorable weather conditions and insect pests.

Keywords: common oak, early phenological variety, late phenological variety, unfavorable factors.

УТКИНА Ирина Анатольевна – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт лесоведения РАН.

143030 ул. Советская, д. 21, с. Успенское, Одинцовский р-н, Московская обл., Россия. E-mail: UtkinaIA@yandex.ru

UTKINA Irina A. – PhD (Biology), Federal State Budget Institution of Forest Science of Russian Academy of Sciences.

143030 Sovetskaya str., 21, s. Uspenskoe, Moscow region, Russia. E-mail: UtkinaIA@yandex.ru

РУБЦОВ Василий Васильевич – доктор биологических наук, заведующий лабораторией, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт лесоведения РАН.

143030, ул. Советская, д. 21, с. Успенское, Одинцовский р-н, Московская обл., Россия. E-mail: VRubtsov@mail.ru

RUBTSOV Vasily V. – DSc (Biology), Federal State Budget Institution of Forest Science of Russian Academy of Sciences.

143030 Sovetskaya str., 21, s. Uspenskoe, Moscow region, Russia. E-mail: VRubtsov@mail.ru