



Научная статья

УДК 630*181.71:630*811.4:630*561.24

DOI: 10.37482/0536-1036-2025-2-9-23

Вековые циклы радиального прироста и жизненного состояния дуба черешчатого в дубравах южной лесостепи

Н.Ф. Каплина, канд. биол. наук; ResearcherID: [L-9480-2013](https://orcid.org/0000-0001-5999-700X),

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-5999-700X>

Институт лесоведения РАН, ул. Советская, д. 21, п/о Успенское, Московская обл., Россия, 143030; kaplina@inbox.ru

Поступила в редакцию 30.08.23 / Одобрена после рецензирования 23.11.23 / Принята к печати 25.11.23

Аннотация. Радиальный прирост ствола старовозрастных деревьев дуба черешчатого может быть источником информации об их росте и развитии на заключительном этапе жизни и о потенциале долговечности. Цель исследования – оценка жизненного состояния дуба в онтогенезе на основе анализа вековой цикличности радиального прироста ствола. Объекты – группы деревьев, различающихся по динамике развития кроны, в 90- и 270-летних нагорных и 130- и 230-летних пойменных дубравах Теллермановского опытного лесничества РАН. Приросты измерены по изображениям кернов ствола, отсканированных при разрешении 1200 dpi. Жизненное состояние дуба характеризовали по приросту ранней древесины и его связи с развитием кроны. Выделены вековые циклы радиального прироста, обусловленные развитием и самоизреживанием древостоев. В нагорных дубравах, возобновившихся на вырубках, 1-я ветвь цикла – нисходящая, в пойменных, начавших рост под пологом, – восходящая. Первая ветвь векового цикла продолжается до возраста дуба 150–170 лет, 2-я – до 200–250 лет. Коэффициенты вариации радиального прироста ранней и поздней древесины изменяются в пределах соответственно 15–37 и 34–75 % и в значительной мере зависят от вековой цикличности. Полученные результаты свидетельствуют о приоритете развития кроны над ростом ствола в динамике векового цикла. Так, на нисходящих ветвях циклов относительное снижение прироста поздней древесины значительно больше, чем ранней – в 1,2–3,8 раза, а на восходящих его относительное увеличение выше только в 1,0–1,7 раза. При переходе от 1-й ко 2-й ветви векового цикла средний прирост ранней древесины в превосходящем количестве случаев увеличился, а соотношение среднего прироста поздней и ранней древесины снизилось. В вековом цикле максимальное изменение прироста ранней древесины равняется ширине 1 ряда сосудов. Современное жизненное состояние изученных старовозрастных дубов оценено как удовлетворительное. В условиях меньшего поражения гнилями долговечность дуба черешчатого могла бы быть значительно выше.

Ключевые слова: дуб черешчатый, прирост ранней древесины, прирост поздней древесины, прирост ствола, вековая цикличность, развитие кроны, жизненное состояние, долговечность

Для цитирования: Каплина Н.Ф. Вековые циклы радиального прироста и жизненного состояния дуба черешчатого в дубравах южной лесостепи // Изв. вузов. Лесн. журн. 2025. № 2. С. 9–23. <https://doi.org/10.37482/0536-1036-2025-2-9-23>

Original article

Secular Cycles of Radial Increment and Vitality of English Oak in the Oak Groves of the Southern Forest-Steppe

Natalia F. Kaplina, Candidate of Biology; ResearcherID: [L-9480-2013](https://orcid.org/0000-0001-5999-700X),

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-5999-700X>

Institute of Forest Science Russian Academy of Sciences, ul. Sovetskaya, 21, Uspenskoe Village, Moscow Region, 143030, Russian Federation; kaplina@inbox.ru

Received on August 30, 2023 / Approved after reviewing on November 23, 2023 / Accepted on November 25, 2023

Abstract. Radial increment of the stem of old-growth English oak trees can be a source of information about their growth and development at the final stage of life and longevity potential. The aim of the study has been to assess the vitality of oak during ontogenesis based on the analysis of the secular cyclicity of the radial stem increment. The objects have been groups of trees differing in crown development dynamics in 90- and 270-year-old upland and 130- and 230-year-old floodplain oak groves of the Tellerman Experimental Forestry of the RAS. The increments have been measured from the images of stem core samples scanned at 1200 dpi. The vitality of the oak has been assessed by the early wood increment and its relationship with the crown development. The secular cycles of radial increment caused by the development and self-thinning of stands have been identified. In upland oak groves that have regenerated in clearings, the first branch of the cycle is descending, in floodplain oak groves that have begun to grow under the canopy, it is ascending. The first branch of the secular cycle continues until the age of the oak tree is 150–170 years, the second – up to 200–250 years. The coefficients of variation of the early and late wood radial increment vary within the range of 15–37 and 34–75 %, respectively, and largely depend on secular cyclicity. The results obtained indicate the priority of crown development over stem growth in the dynamics of the secular cycle. Thus, on the descending branches of the cycles, the relative decrease in the late wood increment is significantly greater than that of the early wood – by 1.2–3.8 times, while on the ascending branches its relative increase is only 1.0–1.7 times higher. During the transition from the 1st to the 2nd branch of the secular cycle, the average early wood increment has increased in the overwhelming majority of cases, while the ratio of the average late and early wood increment has decreased. In a secular cycle, the maximum variation in the early wood increment has been equal to the width of a row of vessels. The current vitality of the studied old-growth oak trees has been assessed as satisfactory. Under conditions of lesser rot damage, the longevity of the English oak could have been much higher.

Keywords: English oak, early wood increment, late wood increment, stem increment, secular cyclicity, crown development, vitality, longevity

For citation: Kaplina N.F. Secular Cycles of Radial Increment and Vitality of English Oak in the Oak Groves of the Southern Forest-Steppe. *Lesnoy Zhurnal* = Russian Forestry Journal, 2025, no. 2, pp. 9–23. (In Russ.). <https://doi.org/10.37482/0536-1036-2025-2-9-23>

Введение

Старовозрастные лесостепные дубравы – уникальные памятники природы, сохранившиеся благодаря семенному происхождению, благоприятным лесорастительным условиям и охранному режиму. В настоящее время они сильно ослаблены и достигли предельного возраста существования [12].

Изучение роста и развития дубрав обычно ограничивается возрастом спелости. Между тем анализ радиального прироста старовозрастных деревьев позволяет изучить рост и развитие дуба черешчатого на заключительном этапе онтогенеза и оценить потенциал его долговечности.

Динамика жизненности деревьев помимо кратковременных включает и долговременные изменения [1, 16]. В предыдущей работе обосновано представление о жизненном состоянии дерева как совокупности долго-, средне- и кратковременной составляющих (по длительности восстановления скелетных осей кроны, осей ветвления, облиственных побегов). Их индикаторами служат соответствующие циклы прироста ранней древесины (РД) ствола [7] – показателя, отражающего развитие кроны дуба [5].

Цель исследования – оценка жизненного состояния дуба черешчатого на различных этапах его онтогенеза на основе анализа вековой цикличности радиального прироста РД и поздней (ПД) древесины ствола в старовозрастных и более молодых нагорных и пойменных дубравах на южной границе лесостепи России.

Объекты и методы исследования

Исследование проведено в дубравах Теллермановского опытного лесничества, расположенного на южной границе лесостепи России.

Нагорные снытево-осоковые дубравы преимущественно семенного происхождения сформированы дубом поздней феноформы, I класса бонитета:

старовозрастная дубрава естественного происхождения (кв. 15, 51°21'3" с. ш. 41°57'49" в. д.). Изученные деревья дуба относятся к одному поколению, возобновившемуся около 1750 г.;

культуры дуба 90-летнего возраста, созданные в 1932 г. посевом на вырубке (кв. 6, 51°20'53" с. ш. 41°58'35" в. д.).

Пойменные ландышево-ежевичные дубравы естественного, преимущественно семенного происхождения сформированы дубом ранней феноформы, II класса бонитета:

старовозрастная дубрава (51°20'00" с. ш. 41°59'01" в. д.). Исследованные деревья относятся к одному поколению, возобновившемуся около 1790 г.;

дубрава 130-летнего возраста, возобновившаяся около 1890 г. (кв. 47, 51°19'28" с. ш. 41°58'23" в. д.).

Исходные временные ряды прироста РД и ПД и его 7–60-летняя цикличность в 90-летней нагорной и 130-летней пойменной дубравах описаны в [6, 7].

В старовозрастных дубравах отобраны керны без гнилей, включающие приросты от камбия до сердцевины ствола на высоте 1,3 м: в нагорной 270-летней дубраве у 9 деревьев дуба II–III классов роста и развития по Крафту, в пойменной 230-летней – у 3 дубов II класса. В 90-летней нагорной и 130-летней пойменной дубравах использовали ранее полученные данные по радиальному приросту 3 групп деревьев (по 10 деревьев в группе) соответственно I–II, III и IV классов.

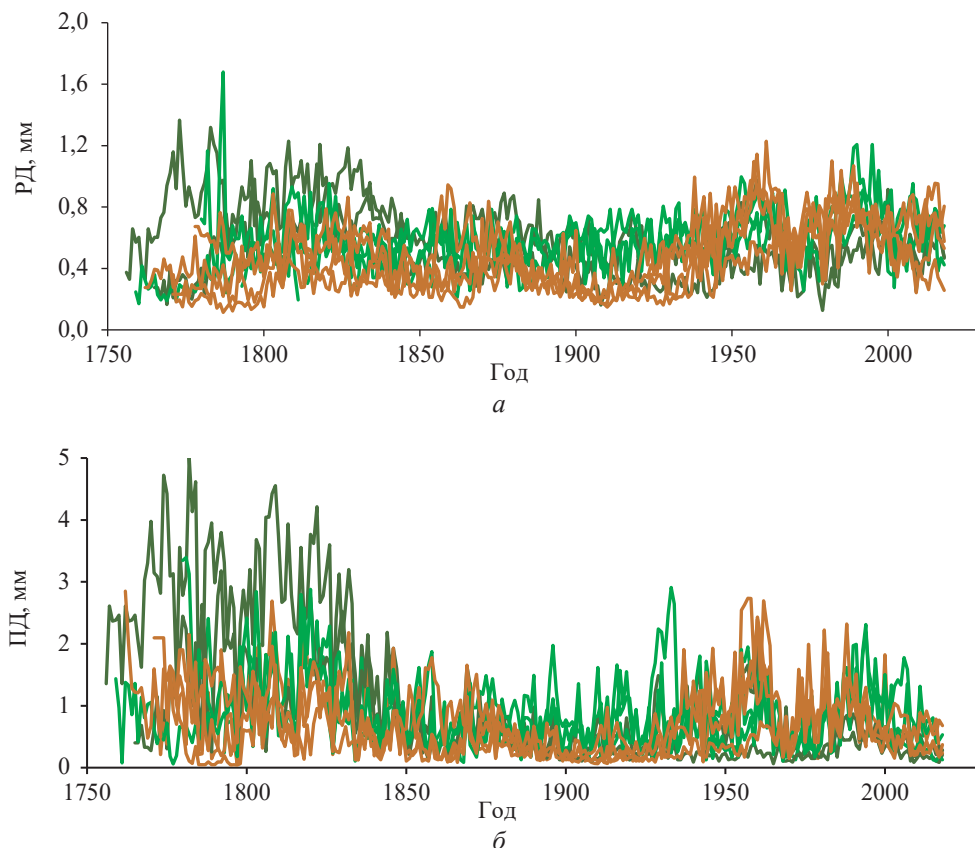
Керны в сырораствующем состоянии либо после выдерживания в воде не менее 1 часа (до постоянных размеров радиального прироста) обработаны лезвием и отсканированы при разрешении 1200 dpi (размер пикселя $\approx 0,02$ мм). Ширину приростов измеряли с помощью компьютерной программы GetData Graph Digitizer 2.24. Перекрестное датирование проводили визуальное по приросту ПД, поскольку для объектов исследования характерна его высокая синхронность у деревьев всех классов роста и развития, выпадения годичных колец не зафиксировано.

Для вычислений использовали программные пакеты Excel и Statistica. Различия древостоев и групп деревьев по параметрам векового цикла оценивали с помощью дисперсионного анализа на уровне $\alpha = 0,05$.

Жизненное состояние дуба в вековой динамике определяли по развитию кроны. Отмечали 3 типа развития кроны в соответствии с оригинальной методикой [8], которые идентифицировали по ширине прироста РД [5]: деревья лучшего развития – раскидистого типа кроны (Р) – имеют ширину годичного кольца РД более 0,8 мм; деревья зонтиковидного типа (З) – 0,4–0,8 мм; узкокронного типа (У) – до 0,4 мм.

Результаты исследования и их обсуждение

Прирост ПД вносит наибольший вклад в рост ствола дерева, в то время как прирост РД обуславливает развитие кроны. Исходные временные ряды развития РД и ПД старовозрастных деревьев дуба представлены на рис. 1.



Окончание рис. 1

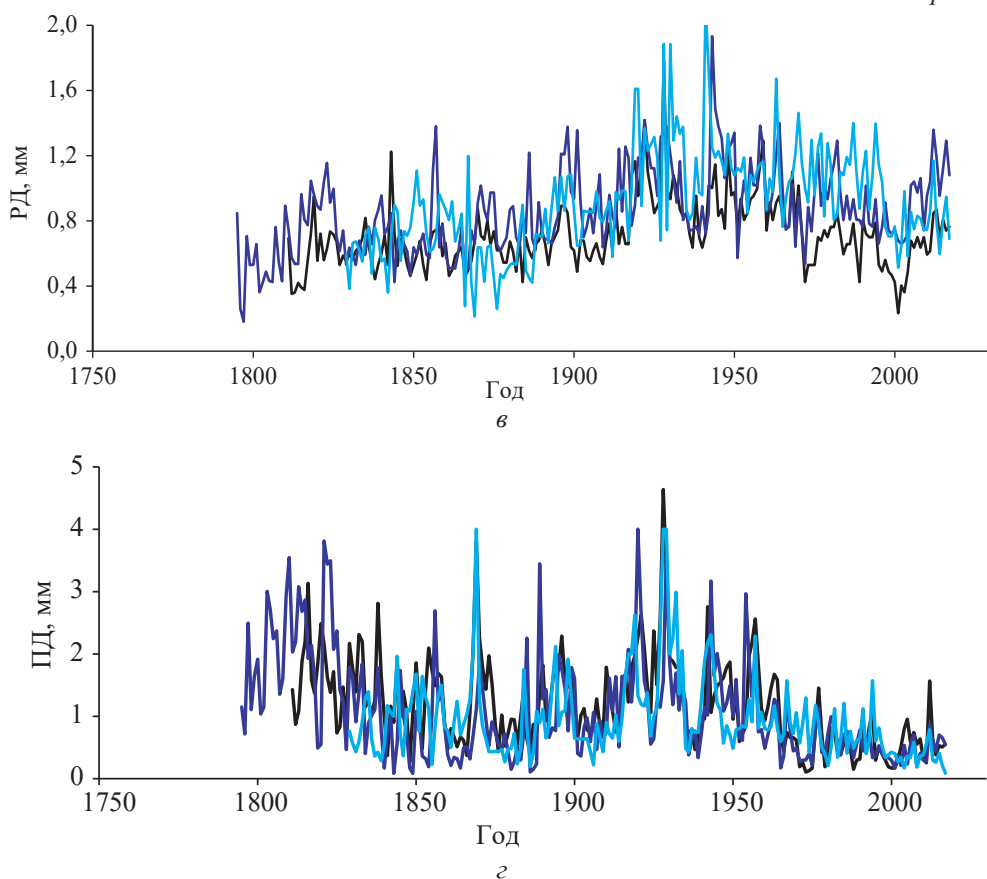


Рис. 1. Временные ряды радиального прироста РД (а, в) и ПД (б, з) деревьев в старовозрастных нагорной (а, б) и пойменной (в, з) дубравах

Fig. 1. The time series of early wood (а, в) and late wood (б, з) radial increment in old-growth upland (а, б) and floodplain (в, з) oak groves

В 270-летней дубраве динамика радиального прироста РД и ПД включает 2 максимума и минимум между ними продолжительностью по несколько 10-летий. Первый максимум более выражен в приросте ПД. Последующее почти 100-летнее снижение прироста закономерно для деревьев (возрастной тренд) вследствие как апикального доминирования во время быстрого роста, так и конкурентных отношений. Для дуба на открытом месте свойствен менее выраженный возрастной тренд [22]. Кроме того, многолетнее снижение прироста очевидно усилилось с середины XIX в. в связи с повышением сухости климата [10], массовое отмирание дубрав с 90-х гг. XIX в. продолжалось около 20 лет [2]. Второй максимум более выражен в приросте РД и обусловлен завершением роста по высоте и развитием крон в разреженном пологе. Период массового усыхания дуба с конца 60-х гг. XX в. не прервал вековую динамику прироста, но, возможно, ослабил его.

В пойменном древостое 1-й максимум отмечен только в приросте ПД, и он значительно менее продолжительный, чем в нагорной дубраве. Увеличение прироста РД и ПД начинается после 90-летнего возраста, причем оно более выражено по сравнению со 2-м максимумом в нагорной дубраве.

Различия вековой динамики прироста нагорных и пойменных дубрав объясняются условиями их начального роста. Нагорные древостои возобновлялись на вырубках [14], пойменные – под пологом предыдущего поколения дуба [3]. Известно, что длинноволновые колебания прироста могут отражать колебания плотности древостоев, вызванные как естественными причинами, в т. ч. сменой поколений, так и рубками [3, 15, 18, 19, 21, 22]. Очевидно, что причинами выявленных вековых циклов в дубравах являются а) характер роста и развития – быстрый рост по высоте на 1-й ветви цикла, снижение его интенсивности в середине и завершение на 2-й ветви и б) конкурентные отношения и самоизреживание в поколениях и между ними.

В 270-летней нагорной дубраве выделено 3 группы деревьев (рис. 1, а, б): с приростом в первые 80 лет жизни выше среднего (темно-зеленые линии), средним (светло-зеленые) и ниже среднего (коричневые линии). В 230-летней пойменной дубраве деревья объединены в одну группу. Характеристики групп приведены в табл. 1, группы обозначены по первым буквам типов развития крон в экстремумах векового цикла. Временные ряды прироста получали как средние по деревьям, диаметр ствола без коры – как удвоенную сумму годовичных приростов.

Таблица 1

Характеристики изученных групп деревьев дуба

The characteristics of the studied oak tree groups

Дубравы	Возраст, лет	Группа деревьев	Число деревьев в группе	Средний диаметр без коры, см	
				в возрасте 80 лет	в 2014–2017 гг.
Нагорные	270	P–З–З	2	44	84
		З–З–З	3	27	78
		З–У–З	4	19	60
	90	P–P	10	42	42
		P–З	10	32	32
		З–У	10	23	23
Пойменные	230	З–P–P	3	35	87
	130	PЗ–P	10	35	52
		З–З	10	27	39
		У–З	10	22	33

В самых старых и более молодых дубравах средние диаметры ствола в группах деревьев сходного развития в 80-летнем возрасте довольно близки. В 230- и 130-летних пойменных дубравах, начавших рост под пологом прежнего поколения, средние диаметры групп быстрого развития ниже, чем в нагорных дубравах. Последующее увеличение радиального прироста в вековом цикле в 230-летней пойменной дубраве позволило улучшить развитие крон деревьев в ней и сравняться по диаметру ствола с группой 270-летних нагорных деревьев наибольшего диаметра.

Анализ временных рядов прироста проводили начиная с возраста дерева, в котором сосуды РД и ее прирост увеличиваются до размеров, характерных для зрелой древесины [17]. Этот возраст в данной работе принят равным 30 годам в нагорных и 40 годам – в пойменных дубравах.

В старовозрастных дубравах предварительную оценку параметров векового цикла прироста РД и ПД получали по уравнению

$$y = a + bx + A \sin \frac{2\pi(x - c)}{T},$$

где y – радиальный прирост; x – календарный год; a и b – коэффициенты линейного тренда; A , c и T – амплитуда, начальная фаза и период векового цикла соответственно.

Коэффициент b оказался статистически значимым в большинстве случаев, это отражает, по нашему мнению, не наличие тренда, а различие параметров ветвей векового цикла, что обусловлено разницей их факторов и механизмов. С целью анализа этих вариаций аппроксимацию вековой динамики проводили без использования тренда, получая параметры каждой ветви цикла отдельно по уравнению

$$y = y_0 + A \sin \frac{2\pi(x - c)}{T},$$

где y_0 – радиальный прирост при нулевой синусоиде (равна среднему приросту ветви цикла).

Параметры ветвей векового цикла в старовозрастных дубравах оценивали на перекрывающихся отрезках временных рядов, включающих области максимума и минимума цикла, длину отрезков находили, увеличивая их до получения статистически значимых параметров цикла. Для уточнения параметров на концах временного ряда в уравнение включали 2-ю синусоиду с периодом, следующим по продолжительности после векового (около 30–60 лет).

В нагорной 90-летней и пойменной 130-летней дубравах вековой цикл представлен 1 ветвью, причем минимум прироста в нагорной и максимум в пойменной, возможно, еще не достигнуты (рис. 2). Параметры векового цикла прироста в этих дубравах оценивали для интервала вероятных значений периода цикла.

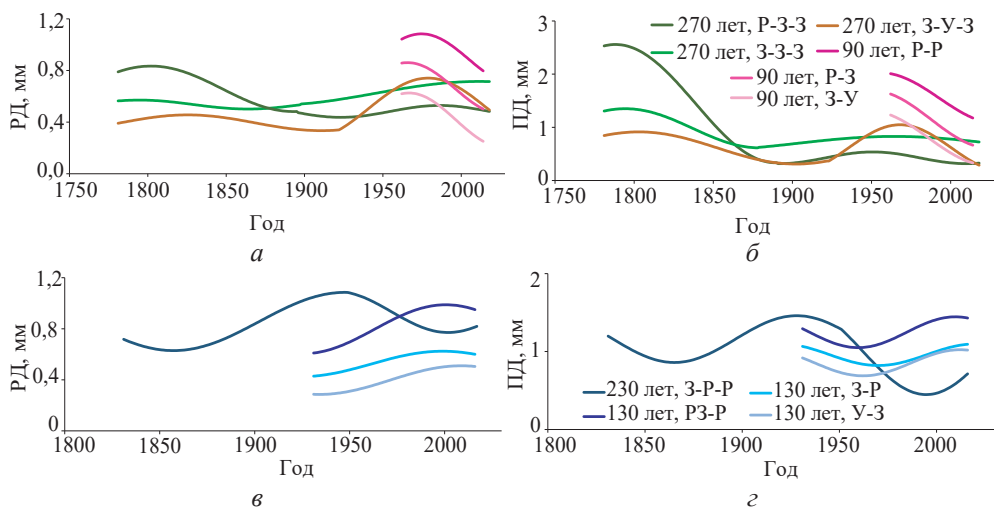


Рис. 2. Вековые циклы радиального прироста РД (а, в) и ПД (б, г) групп деревьев в нагорных (а, б) и пойменных (в, г) дубравах

Fig. 2. The secular cycles of early wood (а, в) and late wood (б, г) radial increment in upland (а, б) and floodplain (в, г) oak groves

Коэффициенты вариации радиального прироста и вековых циклов РД и ПД представлены в табл. 2, параметры ветвей циклов – в табл. 3.

Таблица 2

Коэффициенты вариации прироста и вековой цикличности РД и ПД
The coefficients of variation of early wood and late wood increment
and secular cyclicity

Дубравы	Возраст, лет	Ветвь векового цикла, гг.	Группа деревьев	CV, %			
				Прирост		Вековая цикличность	
				РД	ПД	РД	ПД
Нагорные	270	Нисходящая, 1781–1920*	Р–3–3	26	75	21	64
			3–3–3	18	48	5	28
			3–У–3	25	58	11	38
		Восходящая, 1881–2018	Р–3–3	20	50	7	20
			3–3–3	19	45	10	8
			3–У–3	37	64	33	51
	90	Нисходящая, 1962–2014	Р–Р	15	34	7	17
			Р–3	21	43	16	27
			3–У	29	51	25	39
Пойменные	230	Восходящая, 1831–1960	3–Р–Р	27	50	20	17
		Нисходящая, 1891–2017		21	61	12	37
	130	Восходящая, 1931–2016	Р3–Р	22	50	15	20
			3–3	22	48	11	15
			У–3	28	51	19	24

*Анализируемый отрезок временного ряда.

Первая ветвь векового цикла приходится на возраст дуба до 150–170 лет, на его молодое и средневозрастное генеративное онтогенетическое состояния [4], 2-я – на возраст до 200–250 лет, на средневозрастное и старое генеративное состояния. Первые ветви цикла в нагорных дубравах нисходящие, в пойменных для прироста РД – восходящие, для ПД – в основном восходящие. В пределах экотопа 1-е ветви векового цикла сходны в старовозрастных и более молодых дубравах.

Асинхронность динамики прироста в календарные годы наблюдается как между старовозрастными нагорной и пойменной дубравами, так и в их пределах между старовозрастными и более молодыми дубравами, подтверждая эндогенность вековой цикличности. Это особенно хорошо заметно в пойменных дубравах, где вековые колебания в 2 древостоях находятся практически в противофазе.

В 270-летней дубраве группы деревьев разного роста и развития сходны по фазам максимумов и минимумов векового цикла прироста, отражая историю развития древостоя в целом. Различия этих групп по параметрам векового цикла характеризуют их стратегии роста: деревья быстрого роста (Р–3–3) затем резко снижают прирост и развитие кроны от раскидистого типа к зонтиковидному, среднего роста (3–3–3) наиболее стабильны по приросту и развитию кроны в течение всей жизни, замедленного роста (3–У–3) после 200-летнего возраста обнаруживают способность к увеличению прироста и изменению кроны от узкокронного типа до зонтиковидного. В более молодых дубравах группы деревьев различного развития синхронны в вековой динамике, что может быть следствием их однородности, в частности в нагорной это связано с искусственным происхождением. Как и причины вековых колебаний,

различия вековой динамики изученных дубрав и групп деревьев определяются эндогенными факторами – характером возобновления, начальной густотой насаждения, гетерогенностью по происхождению и возрасту.

Коэффициенты вариации радиального прироста РД и ПД изменяются в широких пределах – соответственно 15–37 и 34–75 %. Примерно в 2 раза меньшая вариативность прироста РД обусловлена его важностью для обеспечения кроны влагой и питательными веществами, т. е. для выживания дерева. CV вековых циклических составляющих прироста РД и ПД также находятся в широких пределах, соответственно 5–33 и 8–64 %, в значительной мере объясняя изменчивость прироста. Коэффициенты корреляции между CV прироста и CV его вековой цикличности – 0,93 для РД и 0,85 для ПД. При CV вековой цикличности равном 0 расчетный CV прироста минимален и составляет 12 % для РД и 30 % для ПД.

Таблица 3

Параметры ветвей вековых циклов прироста РД и ПД
The parameters of the branches of secular early wood and late wood increment cycles

Группа деревьев	РД			ПД		
	Период, лет	Средний прирост, мм	Амплитуда, мм	Период, лет	Средний прирост, мм	Амплитуда, мм
Нагорная дубрава, 270 лет (нисходящая ветвь, 1781–1920* гг.)						
Р–3–3	182 ^{a**}	0,66 ^d	0,18 ^c	202 ^a	1,40 ^a	1,10 ^a
3–3–3	138 ^{ab}	0,54 ^c	0,04 ^g	170 ^a	0,98 ^{bc}	0,37 ^c
3–У–3	171 ^a	0,40 ^f	0,06 ^g	199 ^a	0,61 ^d	0,30 ^d
Нагорная дубрава, 270 лет (восходящая ветвь, 1881–2018 гг.)						
Р–3–3	126 ^b	0,48 ^c	0,05 ^g	118 ^b	0,43 ^f	0,11 ^f
3–3–3	266 ^a	0,62 ^d	0,09 ^f	244 ^a	0,70 ^d	0,12 ^f
3–У–3	151 ^a	0,51 ^c	0,24 ^d	130 ^b	0,61 ^d	0,43 ^c
Нагорная дубрава, 90 лет (нисходящая ветвь, 1962–2014 гг.)						
Р–Р	120±20***	0,89 ^c ±0,05	0,20 ^c ±0,05	150±20	1,50 ^a ±0,20	0,48 ^{bc} ±0,20
Р–3		0,66 ^d ±0,03	0,20 ^c ±0,03		1,20 ^a ±0,10	0,54 ^b ±0,02
3–У		0,42 ^f ±0,04	0,21 ^c ±0,04		0,80 ^b ±0,10	0,51 ^b ±0,02
Пойменная дубрава, 230 лет (восходящая ветвь, 1831–1960 гг.)						
3–Р–Р	181 ^a	0,86 ^c	0,23 ^{de}	126 ^b	1,20 ^{ab}	0,30 ^d
Пойменная дубрава, 230 лет (нисходящая ветвь, 1891–2017 гг.)						
3–Р–Р	120 ^b	0,93 ^{bc}	0,16 ^c	131 ^b	1,00 ^b	0,56 ^b
Пойменная дубрава, 130 лет (восходящая ветвь, 1931–2016 гг.)						
РЗ–Р	150±20	0,80 ^{cd} ±0,30 ^c	0,19 ^c ±0,02	100±20	1,20 ^{ab} ±0,10	0,20 ^c ±0,05
3–3		0,52 ^c ±0,02	0,10 ^f ±0,02		0,96 ^{bc} ±0,04	0,14 ^f ±0,03
У–3		0,40 ^f ±0,01	0,11 ^f ±0,01		0,86 ^c ±0,03 ^c	0,17 ^c ±0,03

*Анализируемый отрезок временного ряда. **Если в обозначении величин нет одинаковых букв, различие между ними значимо на уровне 0,05. Сравнение проведено по каждому параметру цикла, совместно для всех объектов исследования и совместно для РД и ПД. ***Фиксированные средние и граничные значения.

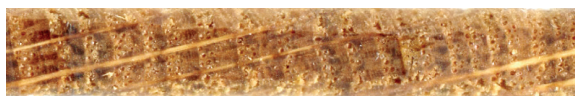
Период 1-й ветви векового цикла прироста РД и ПД (табл. 3) в старовозрастной нагорной дубраве находится в диапазоне 138–202 года, значимых различий не обнаружено. При этом максимум и снижение прироста

ПД начинаются в среднем на 12 лет раньше, чем для РД. В группе среднего роста уменьшение прироста РД прекратилось прежде, чем в других, примерно на 20 лет. У старовозрастных пойменных дубрав T прироста РД находится в том же диапазоне, что и у нагорных, а для ПД показатель значимо меньше, поскольку на восходящей ветви прирост ПД достиг минимума немного позже, а максимума на 16 лет раньше по сравнению с РД. Не исключено, что в более молодых нагорной и пойменной дубравах T 1-й ветви меньше, чем в старовозрастных, учитывая, что развитие старовозрастных дубрав проходило в климатических условиях малого ледникового периода.

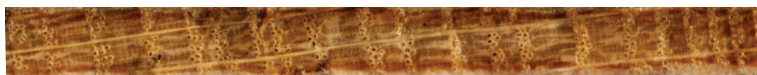
Вторые ветви вековых циклов представлены только в старовозрастных дубравах. В нагорной дубраве период 2-й ветви РД и ПД в группах быстрого и замедленного роста меньше, чем 1-й (значимо для прироста ПД 2 групп и прироста РД группы быстрого роста). В группе среднего роста, напротив, период 2-й ветви цикла РД и ПД значимо больше, чем 1-й. Во всех группах нагорной дубравы максимум и снижение прироста ПД наступает значимо раньше, чем РД, в среднем примерно на 30 лет. В пойменной дубраве период 2-й ветви векового цикла прироста РД и ПД сходен с периодом в нагорной. Более ранние максимум и уменьшение прироста ПД по сравнению с РД в обоих старовозрастных дубравах отражают поддержание стабильности развития кроны за счет роста ствола.

На 1-й ветви векового цикла y_0 РД и ПД значимо различается в группах от быстрого до замедленного роста, как в нагорных, так и в пойменных дубравах. Во всех изученных группах деревьев y_0 прироста ПД значимо выше, чем РД. Соотношение y_0 прироста ПД и РД, отражающее характер распределения ресурсов между ростом ствола и развитием кроны, у всех групп деревьев лежит в пределах 1,4–2,2 и в среднем сходно в изученных дубравах.

На 2-й ветви векового цикла в старовозрастной нагорной дубраве группы деревьев сблизились по параметру y_0 , значимо увеличившись по РД в группах среднего и замедленного роста и по ПД в группе среднего роста и значимо снизившись по РД и ПД в группе быстрого роста. В результате на 2-й ветви векового цикла y_0 ПД и РД во всех группах деревьев соответствует среднему в древостое, развитие их крон можно отнести к зонтиковидному типу. Соотношение y_0 прироста ПД и РД по сравнению с 1-й ветвью цикла снизилось – до 0,9–1,2. В старовозрастной пойменной дубраве y_0 прироста ПД и РД не изменилось значимо, но их соотношение также уменьшилось – до 1,1. Можно полагать, что это следствие возрастной закономерности деревьев и древостоев: замедления роста ствола и перераспределения ресурсов на развитие кроны с усилением данных процессов в условиях снижения сомкнутости полога. На рис. 3 приведены изображения кернов ствола деревьев разного возраста в период 1981–2000 гг.: при сходном приросте РД прирост ПД старовозрастных деревьев значительно ниже, чем более молодых, как в нагорной, так и в пойменной дубравах.



а



б



Рис. 3. Отсканированные изображения кернов стволов старовозрастных (а, в) и более молодых деревьев (б, г) в нагорных (а, б) и пойменных (в, г) дубравах в 1981–2000 гг.

Fig. 3. The scanned images of stem core samples of old-growth (a, в) and younger (б, г) trees in upland (a, б) and floodplain (в, г) oak groves in 1981–2000

Максимальные амплитуды прироста РД во всех дубравах сходны, составляя на 1-й ветви векового цикла 0,18–0,23 мм, на 2-й – 0,16–0,24. Эти величины близки к ширине 1 ряда сосудов РД, они свидетельствуют о смене типа развития кроны при изменении прироста РД: от максимума до минимума цикла – об ухудшении, от минимума до максимума – об улучшении, что отражено в обозначении групп деревьев. Изменение прироста РД на нисходящих и восходящих ветвях цикла ограничивается шириной 1 ряда сосудов РД. Амплитуды прироста ПД в большинстве случаев значимо больше на нисходящих ветвях циклов.

Относительное изменение прироста в вековой динамике, характеризующее соотношением A/y_0 , варьирует в широком диапазоне. При этом A/y_0 прироста ПД всех изученных групп деревьев и ветвей векового цикла равно или больше, чем РД. На 1-й ветви векового цикла в 270- и 90-летних нагорных дубравах оно больше соответственно в среднем в 3,8 и 1,2 раза, в 230- и 130-летних пойменных оно соответственно равно и больше в 1,3 раза. На 2-й ветви цикла A/y_0 прироста ПД превосходит показатель для РД в старовозрастной нагорной дубраве в 1,7 раза, в пойменной – в 3,5 раза. То есть на нисходящих ветвях вековых циклов относительное снижение прироста ПД значительно больше по сравнению с РД – в 1,2–3,8 раза, а на восходящих ветвях увеличение ПД превышает показатель для РД только в 1,0–1,7 раза. Очевидно, таким образом поддерживается стабильность развития кроны за счет роста ствола.

В группах наименее развитых деревьев на 1-й ветви векового цикла для 270-летней нагорной дубравы отмечена существенно меньшая амплитуда прироста РД, чем в 90-летней – примерно в 4 раза и чем в 130-летней пойменной – в 2 раза. Также у угнетенных деревьев в 270-летней дубраве зафиксировано меньшее соотношение y_0 ПД и РД – 1,5, тогда как в 90-летней – 2,7, 130-летней – 2,2. Вероятно, эти различия объясняются стратегией выживания угнетенных деревьев в период быстрого роста древостоя. В старовозрастной нагорной дубраве их сохранение обеспечивалось стабильностью развития кроны при ограниченном росте ствола, что характерно для нижней части полога при достаточном освещении. В 90-летних культурах в условиях высокой густоты угнетенные деревья развивались преимущественно в высоту, за счет развития кроны. В 130-летней пойменной дубраве густота первоначально была велика, а затем существенно снизилась после усыхания дуба в 40–60-х гг.

В исследовании нисходящего возрастного тренда радиального прироста в нагорных дубравах [11] соотношение приростов ПД и РД равное 0,4 принято за контрольное, ниже которого повышается вероятность отмирания дуба. Наименьшее значение этого показателя в вековой динамике (около 0,6) наблюдается

в минимумах циклов в старовозрастных дубравах. Как показано в данной статье, в ряде случаев соотношение приростов ПД и РД не может использоваться как индикатор жизненного состояния, поскольку зависит от других факторов. Так, в области максимумов вековых циклов прирост ПД начинает снижаться раньше, чем РД, в результате уменьшается соотношение ПД и РД, что объясняется стабилизацией развития кроны за счет роста ствола. В группах от быстрого до замедленного роста это соотношение падает в 270-летней нагорной дубраве, но увеличивается в 90-летней нагорной и 130-летней пойменной дубравах, в зависимости от стратегии роста деревьев. При переходе от 1-й ко 2-й ветви векового цикла зафиксировано значимое повышение y_0 РД при снижении соотношения y_0 ПД и РД в связи с возрастными закономерностями.

Прирост РД является наиболее надежным индикатором долговременного жизненного состояния дуба, характеризуя состояние скелетных ветвей и его изменения, особенно при смене типов развития кроны (пересечении приростом РД значений 0,4 и 0,8 мм). Прирост ПД отражает потенциал жизненного состояния как возможность стабилизации развития кроны благодаря снижению роста ствола. Те же выводы сделаны при анализе внутривековой цикличности в 90-летней нагорной и 130-летней пойменной дубравах [7]. В этих дубравах риск усыхания дуба повышается при многолетнем уменьшении прироста поздней древесины до 0,5 мм, что наблюдалось в минимумах внутривековых циклов у дуба со средним и ниже среднего развитием. У изученных старовозрастных групп деревьев прирост ПД в вековой динамике снижался в минимумах цикла до <0,5 мм. Последние вековые минимумы или близкие к ним приросты ПД достигнуты примерно с 1980 г. в 230-летней пойменной дубраве, с 1990 г. – в 270-летней нагорной и с 2000 г. – в 90-летней нагорной.

Предельный возраст дуба семенного происхождения в насаждениях Центральной лесостепи в благоприятных лесорастительных условиях оценивается в 250–300 лет, а отдельно стоящих деревьев – 350–400 лет; в конце жизни для дуба характерны болезни ствола или отмирание значительной части кроны [12]. В старовозрастных естественных сообществах большая часть деревьев погибает в старом генеративном состоянии, не доживая до синильного, их отпад ускоряется болезнями и ветровалами [4]. Деревья погибают не из-за генетически запрограммированного старения их меристем, а, вероятнее, по причине внешнего воздействия [20].

В нагорных дубравах 120–140- и 220–240-летнего возраста, расположенных вблизи объектов нашего исследования, доля гнилей в объеме ствола составила соответственно 3 и 40 %, что ослабило прочность стволов в старовозрастном древостое и вызвало буреломы и ветровалы [13]. В старовозрастных нагорных дубравах наблюдалось снижение числа стволов дуба: за 1-ю половину XX в. примерно в 2 раза – с 100–170 до 45–60 га⁻¹, за 2-ю в 3 раза – до 15–20 га⁻¹ [14]. Изученное 270-летнее насаждение по учетам 1983–2009 гг. было в наиболее хорошем состоянии среди старовозрастных нагорных дубрав. Около 80 % живых деревьев дуба относились к 1-й и 2-й категориям состояния, с 1993 по 2008–2011 гг. усохло около 10 %, число дубов снизилось с 11,6 до 10,5 га⁻¹ [9]. Вероятно, до 350–400-летнего возраста здесь доживут лишь единичные деревья дуба.

Вместе с тем, как показано в нашем исследовании, жизненное состояние обследованных старовозрастных дубов можно оценить по параметрам радиального прироста как вполне удовлетворительное. В 1-й половине XX в. прирост РД в нагорных и пойменных дубравах повысился, т. е. развитие крон и жиз-

ненное состояние дуба улучшились. Ко 2-й половине XX – началу XXI в. эти показатели находились в области векового максимума либо снижались без изменения типа развития кроны. 230-летние дубы способны давать семенное потомство такого же качества, что и в возрасте спелости [9]. Зависимости между поражением гнилями ствола и состоянием кроны не обнаружено [13]. Очевидно, до 100–150-летнего возраста дубрав жизненное состояние и выживаемость деревьев лимитируются развитием кроны, затем, после разреживания полога, – в большей степени болезнями ствола и кроны. В условиях меньшего поражения гнилями долговечность дуба могла бы быть значительно выше.

Выводы

1. Выделенные вековые колебания вызваны ростом и развитием дуба в условиях конкуренции и самоизреживания. Различия параметров вековой динамики изученных дубрав и групп деревьев также определяются эндогенными факторами – характером возобновления и начальной густотой насаждения, гетерогенностью по происхождению и возрасту.

2. В нагорных дубравах, возобновившихся на вырубках, 1-я ветвь цикла – нисходящая, в пойменных дубравах, начавших рост под пологом, – восходящая. В старовозрастных и более молодых дубравах 1-е ветви цикла сходны, отражая возрастной тренд. Первая ветвь векового цикла прироста приходится на возраст дуба до 150–170 лет, 2-я – до 200–250 лет.

3. CV радиального прироста РД и ПД варьирует в широких пределах – соответственно 15–37 и 34–75 %, вековых циклов – соответственно 5–33 и 8–64 %, в значительной мере объясняя изменчивость прироста.

4. На нисходящих ветвях вековых циклов относительное снижение прироста ПД значительно больше, чем РД – в 2–4 раза, а на восходящих ветвях его относительное увеличение превышает показатели для РД только в 1,0–1,7 раза. Очевидно, таким образом поддерживается стабильность развития кроны за счет роста ствола. В вековом цикле прирост РД изменялся максимум на ширину 1 ряда сосудов, а тип развития кроны – на смежный тип.

5. Прирост РД является надежным индикатором долговременного жизненного состояния дуба, в то время как прирост ПД характеризует потенциал его стабильности.

6. При переходе от 1-й ко 2-й ветви векового цикла средний прирост РД в большинстве случаев увеличивается, а соотношение средних приростов ПД и РД снижается, что можно рассматривать как возрастную закономерность – перераспределение ресурсов с роста ствола на развитие кроны.

7. Жизненное состояние изученных старовозрастных деревьев дуба по параметрам радиального прироста можно оценить как удовлетворительное. При меньшем поражении гнилями долговечность дуба черешчатого могла бы быть ощутимо больше.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Алексеев В.А. Диагностика жизненного состояния деревьев и древостоев // Лесоведение. 1989. № 4. С. 51–57.

Alekseev V.A. Diagnostics of the Vitality of Trees and Stands. *Lesovedenie* = Russian Journal of Forest Science, 1989, no. 4, pp. 51–57. (In Russ.).

2. Бугаев В.А., Мусиевский А.Л., Царалунга В.В. Дубравы лесостепи. Воронеж: ВГЛА, 2013. 247 с.

Bugaev V.A., Musievskij A.L., Tsaralunga V.V. *Oak Groves of Forest-Steppe*. Voronezh, Voronezh State Academy of Forestry Publ., 2013. 247 p. (In Russ.).

3. Демаков Ю.П., Исаев А.В. Закономерности динамики радиального прироста деревьев дуба в пойменных лесах заповедника // Науч. тр. гос. природ. заповедника «Большая Кокшага». 2015. Вып. 7. С. 139–156.

Demakov Yu.P., Isaev A.V. Regularities of Dynamics of English Oak Increment in Floodplain Forests of the “Bolshaya Kokshaga” Nature Reserve. *Nauchnye trudy gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika “Bolshaya Kokshaga”* = Scientific Papers of the State Nature Reserve “Bolshaya Kokshaga”, 2015, iss. 7, pp. 139–156. (In Russ.).

4. Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники: метод. разработки для студентов биол. специальностей / под ред. О.В. Смирновой. М.: Прометей, 1989. 105 с.

Diagnoses and Keys of Age Conditions of Forest Plants. Trees and Shrubs: Methodical Guidelines for Biology Students. Ed. by O.V. Smirnova. Moscow, Prometej Publ., 1989. 105 p. (In Russ.).

5. Каплина Н.Ф. Влияние развития кроны на радиальный прирост ранней и поздней древесины ствола дуба черешчатого // Вестн. Поволж. гос. технол. ун-та. Сер.: Лес. Экология. Природопользование. 2019. № 2(42). С. 17–25.

Kaplina N.F. Influence of Crown Development on Radial Increment of Early and Late Stem Wood of *Quercus robur*. *Vestnik Povolzhskogo Gosudarstvennogo Tekhnologicheskogo Universiteta. Seriya: Les. Ekologiya. Prirodopol'zovaniye* = Vestnik of Volga State University of Technology. Series: Forest. Ecology. Nature Management, 2019, no. 2(42), pp. 17–25. (In Russ.).

6. Каплина Н.Ф. Составляющие динамики прироста ранней и поздней древесины ствола дуба черешчатого в нагорной дубраве южной лесостепи // Изв. вузов. Лесн. журн. 2020. № 5. С. 51–63.

Kaplina N.F. Components of the Increment Dynamics of Early and Late Wood of *Quercus robur* Stem in the Upland Oak Forest of the Southern Forest-Steppe. *Lesnoy Zhurnal* = Russian Forestry Journal, 2020, no. 5, pp. 51–63. (In Russ.).

<https://doi.org/10.37482/0536-1036-2020-5-51-63>

7. Каплина Н.Ф. Цикличность радиального прироста ствола и жизненное состояние дуба черешчатого в нагорной и пойменной дубравах южной лесостепи // Лесоведение. 2022. № 1. С. 21–33.

Kaplina N.F. Cyclicity of Radial Increment of Trunk and Vitality of the *Quercus Robur* in Upland and Floodplain Oak Forests of Southern Forest Steppe. *Lesovedenie* = Russian Journal of Forest Science, 2022, no. 1, pp. 21–33. (In Russ.).

<https://doi.org/10.31857/S0024114821060061>

8. Каплина Н.Ф., Селочник Н.Н. Текущее и долговременное состояние дуба черешчатого в трех контрастных типах леса южной лесостепи // Лесоведение. 2015. № 3. С. 191–201.

Kaplina N.F., Selochnik N.N. Current and Long-Term State of the English Oak in Three Contrasting Forest Types in Southern Forest-Steppe. *Lesovedenie* = Russian Journal of Forest Science, 2015, no. 3, pp. 191–201. (In Russ.).

9. Селочник Н.Н. Многолетняя динамика старовозрастных насаждений Теллермановских дубрав // Лесоведение. 2014. № 2. С. 59–68.

Selochnik N.N. Long-Term Dynamics of Old-Grown Stands of Tellerman Oak Forests. *Lesovedenie* = Russian Journal of Forest Science, 2014, no. 2, pp. 59–68. (In Russ.).

10. Скрыбин М.П. Дубовые леса и вековые циклы в природных условиях // Науч. зап. Воронеж. лесотехн. ин-та. 1960. Т. XX. Восстановление и повышение производительности дубрав лесостепи. С. 211–217.

Scriabin M.P. Oak Forests and Secular Cycles in Natural Conditions. *Nauchnye zapiski Voronezhskogo lesotekhnicheskogo instituta*, 190, vol. 20, *Vosstanovlenie i povyschenie proizvoditel'nosti dubrav lesostepi*, pp. 211–217. (In Russ.).

11. Тихомиров А.В. Годичный прирост ранней и поздней древесины в локальных участках камбиальной зоны ствола как показатель этапов роста и развития дерева *Quercus robur* (Fagaceae) // Ботан. журн. 2022. № 4. С. 360–384.

Tikhomirov A.V. Annual Increment of Earlywood and Latewood in Local Portions of Cambial Zone as Indicator of the Stages of Tree Growth and Development of *Quercus robur* (Fagaceae) Trunk. *Botanicheskij zhurnal*, 2022, no. 4, pp. 360–384. (In Russ.). <https://doi.org/10.31857/S000681362204007X>

12. Царалунга В.В., Царалунга А.В. Долголетие деревьев дуба и дубовых древостоев // Лесотехн. журн. 2017. № 4. С. 25–32.

Tsaralunga V.V., Tsaralunga A.V. The Longevity of Oak Trees and Oak Forest. *Lesotekhnicheskij zhurnal* = Forestry Engineering Journal, 2017, no. 4, pp. 25–32. (In Russ.) <https://dx.doi.org/10.12737/25189>

13. Чеботарев П.А., Чеботарева В.В., Стороженко В.Г. Гнилевые фауны спелых и перестойных дубовых древостоев Теллермановского опытного лесничества // Лесоведение. 2019. № 1. С. 49–56.

Chebotarev P.A., Chebotareva V.V., Storozhenko V.G. Decay Defects of Mature and Old-Growth Oak Stands Tellerman Experimental Forestry. *Lesovedenie* = Russian Journal of Forest Science, 2019, no. 1, pp. 49–56. (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/S0024114819010054>

14. Экосистемы Теллермановского леса / под ред. В.В. Осипова. М.: Наука, 2004. 340 с.

Tellerman Forest Ecosystems. Ed. by V.V. Osipov. Moscow, Nauka Publ., 2004. 340 p. (In Russ.).

15. Cho D.S., Boerner R.E.J. Dendrochronological Analysis of the Canopy History of Two Ohio Old-Growth Forests. *Plant Ecology*, 1995, vol. 120, pp. 173–183. <https://doi.org/10.1007/BF00034346>

16. Dobbertin M. Tree Growth as Indicator of Tree Vitality and of Tree Reaction to Environmental Stress: a Review. *European Journal of Forest Research*, 2005, vol. 124, pp. 319–333. <https://doi.org/10.1007/s10342-005-0085-3>

17. Helińska-Raczkowska L. Variation of Vessel Lumen Diameter in Radial Direction as an Indication of the Juvenile Wood Growth in Oak (*Quercus petraea* Liebl). *Annals of Forest Science*, 1994, vol. 51, no. 3, pp. 283–290. <https://doi.org/10.1051/forest:19940307>

18. McEwan R.W., McCarthy B.C. Anthropogenic Disturbance and the Formation of Oak Savanna in Central Kentucky, USA. *Journal of Biogeography*, 2008, vol. 35, iss. 5, pp. 965–975. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2007.01857.x>

19. Nowacki G.J., Abrams M.D. Radial-Growth Averaging Criteria for Reconstructing Disturbance Histories from Presettlement-Origin Oaks. *Ecological Monographs*, 1997, vol. 67, iss. 2, pp. 225–249. [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(1997\)067\[0225:RGACFR\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(1997)067[0225:RGACFR]2.0.CO;2)

20. Piovesan G., Biondi F. On Tree Longevity. *New Phytologist*, 2021, vol. 231, iss. 4, pp. 1318–1337. <https://doi.org/10.1111/nph.17148>

21. Rubio-Cuadrado Á., Camarero J.J., del Río M., Sánchez-González M., Ruiz-Peinao R., Bravo-Oviedo A., Gil L., Montes F. Long-Term Impacts of Drought on Growth and Forest Dynamics in a Temperate Beech-Oak-Birch Forest. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2018, vol. 259, pp. 48–59. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2018.04.015>

22. Scharnweber T., Heinze L., Cruz-García R., van der Maaten-Theunissen M., Wilmking M. Confessions of Solitary Oaks: We Grow Fast but We Fear the Drought. *Dendrochronologia*, 2019, vol. 55, pp. 43–49. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2019.04.001>

Конфликт интересов: Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов

Conflict of interest: The author declares that there is no conflict of interest