

УДК 574.24:581.5:58.087:58.084.2

DOI: 10.36305/2019-4-153-5-19

ВЛИЯНИЕ ПОГОДНО-КЛИМАТИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ НА ВНУТРИГОДОВОЙ РАДИАЛЬНЫЙ РОСТ СТВОЛА *QUERCUS PUBESCENS* (FAGACEAE) И *JUNIPERUS EXCELSA* (CUPRESSACEAE)

Светлана Павловна Корсакова, Юрий Владимирович Плугатарь,
Павел Борисович Корсаков

Никитский ботанический сад – Национальный научный центр РАН
298648, Республика Крым, г. Ялта, пгт Никита, Никитский спуск, 52
E-mail: korsakova2002@mail.ru

Целью работы являлось определения наиболее важных экологических факторов, влияющих в субаридных условиях Южного берега Крыма на внутригодовой радиальный рост ствола аборигенных доминантов древесного яруса *Quercus pubescens* Willd. и *Juniperus excelsa* M.Bieb. Проведен анализ набора данных автоматических точечных дендрометров высокого разрешения за 4 года (2016-2019 гг.), неинвазивно установленных на стволах деревьев на высоте 1,3 м. За изученный период, характеризующийся контрастными погодными условиями, выявлены различия между видами деревьев, как в закономерностях сезонного и суточного радиального роста ствола, так и в реакции растений на воздействие внешней среды. Анализ данных показал, что активность камбия у *Q. pubescens* на ЮБК ограничена одним сезоном интенсивного радиального роста в мае-июне. В сезонной динамике радиального роста *J. excelsa* обнаружено два пика: в апреле-мае и в сентябре-октябре. Влияние атмосферных осадков на рост стволов в целом было выше, чем температуры воздуха, что подтверждает предположение о том, что основным фактором, лимитирующим радиальный прирост *Q. pubescens* и *J. excelsa* на ЮБК является доступность влаги для деревьев. Установлено, что наиболее значимы для радиального роста ствола *Q. pubescens* были осадки в мае-июне, *J. excelsa* – в июне и сентябре-октябре. Высокая пластичность внутригодовой камбиальной активности *J. excelsa* повышает адаптационную способность растений к засухе и может обеспечить дополнительное конкурентное преимущество этому виду перед *Q. pubescens* при совместном их произрастании в условиях прогнозируемой для ЮБК термоаридизации климата.

Ключевые слова: автоматический дендрометр; динамика роста; радиальный прирост ствола; летняя засуха; Крымское субсредиземноморье

Введение

Устойчивое функционирование лесов в значительной степени зависит от адаптации доминирующих видов деревьев к различным условиям окружающей среды в различных временных масштабах (Mendivelso et al., 2014). Для более глубокого понимания вопросов развития лесных экосистем в будущих сценариях глобального потепления, особую важность приобретают исследования формирования адаптивных реакций отдельных растений на действие абиотических стрессоров (Deslauriers et al., 2007a; Korsakova et al., 2019). Учитывая неопределенность знания того, каким образом деревья и леса будут реагировать на изменение климата, в течение последних двух десятилетий актуальной областью изучения стали анатомия и внутригодовая динамика формирования древесины (Prislan et al., 2019).

В связи с этим, в настоящее время внимание ученых привлечено к выявлению механизмов и закономерностей роста стволов в естественных условиях на основе непрерывного мониторинга (Coussement et al., 2018) и, в частности, влияния на них метеорологических и экологических факторов (van der Maaten et al., 2013; Oberhuber, 2017). Изменения радиального размера ствола в течение суток и сезона служат

важными показателями локальной адаптации растений к условиям окружающей среды, определяющей ареалы их распространения (Kreyling et al., 2014).

Циркадные ритмы изменения размера стволов деревьев являются следствием обратимых фаз сжатия и растяжения, отражающих динамику их гидравлических флуктуаций в результате изменения напряженностей нисходящих и восходящих флоэмного и ксилемного потоков, а также необратимого радиального роста ствола (De Swaef et al., 2015). Если поглощение корнями воды из почвы не компенсирует ее потери в результате суммарного испарения кроной, происходит сжатие ствола (Herzog et al., 1995), вынуждающее растение возвращать воду из эластичных тканей ствола (флоэмы, коры) в заболонь (Zweifel et al., 2016). И наоборот, когда поглощение воды корнями превышает количество воды, потерянной в атмосферу, наблюдается растяжение ствола (Braekke, Kozłowski, 1975). Однако, в аридных условиях дерево может подвергаться длительным периодам сжатия ствола (Ziaco, Biondi, 2016). Для того, чтобы в расчетах отделить сжатие ствола, вызванное дефицитом воды, от необратимого радиального роста, был предложен инновационный методологический подход (Deslauriers et al. 2007b; Zweifel et al., 2016), предполагающий, что при сжатии ствола рост не происходит вследствие ограничения тургорного давления в клетках камбия (Coussemment et al., 2018).

Для непрерывной регистрации суточных и сезонных изменений радиального размера ствола с высоким временным (почасовым и менее) и пространственным (микрометрическим) разрешением, в настоящее время широко используются не повреждающие растение автоматические дендрометры (Deslauriers et al. 2007b; Liu et al., 2018; Güney et al., 2019). В отличие от анатомических методов изучения внутригодовой динамики роста древесины, дендрометры отслеживают изменения размера ствола без инвазивного отбора проб камбия (Deslauriers et al., 2007a). Таким образом, дендрометры наиболее подходят для долгосрочного мониторинга лесов (van der Maaten et al., 2018). Регистрируемые положительные/отрицательные значения радиальных колебаний ствола, возникающие в результате циркадных ритмов, могут использоваться для выделения корреляций с переменными среды, воздействующими на рост растений и динамику водного обмена (De Swaef et al., 2015).

Климат Южного берега Крыма (ЮБК) характеризуется полузасушливыми и засушливыми условиями в теплый период года, поэтому доступность влаги для растений является основным ограничивающим фактором функционирования природных экосистем (Плугатарь и др., 2015; Plugatar et al., 2019). С начала XXI столетия значительно возросла роль сезонных изменений погоды, наблюдаются тенденции термоаридизации климата ЮБК (Плугатарь и др., 2015). В этих условиях актуальными являются методы, позволяющие изучать параметры роста древесных растений и процессы формирования древесины в течение вегетационного периода. Более глубокое понимание механизмов и закономерностей внешнего контроля водного режима автохтонных доминирующих видов будет способствовать получению объективной оценки устойчивости древостоев в более теплых и сухих условиях среды, прогнозируемых сценариями глобального потепления для ЮБК (Корсакова, 2018; Efimov et al., 2015).

С целью оценки адаптационной способности аборигенных древесных растений ЮБК к изменению климата, в настоящей работе проведено сравнение особенностей внутригодового радиального роста стволов у представителей лиственных (*Quercus pubescens* Willd.) и хвойных (*Juniperus excelsa* M.Bieb.) лесообразующих видов, произрастающих в условиях субсредиземноморского климата с мягкой зимой и жарким летом. В ходе исследования решались следующие задачи: 1) охарактеризовать циркадные ритмы ствола; 2) выявить особенности сезонной динамики и сравнить

темпы радиального прироста; 3) определить наиболее важные факторы окружающей среды, влияющие на внутригодовой радиальный рост.

Объекты и методы исследований

Исследования проводили в центральной части приморской полосы южного макросклона Крымских гор у мыса Мартыян в зоне Крымского субсредиземноморья (44°30'52.85" с.ш., 34°15'04.85" в.д., высота над уровнем моря 161 м), где преобладают смешанные дубово-можжевельниковые сообщества, относящиеся, согласно эколого-флористическому подходу Ж. Браун-Бланке, к классу *Quercetea pubescentis* Doing-Kraft ex Scamoni et Passarge 1959 (Mucina et al., 2016). Климат субтропический средиземноморского типа, характеризуется умеренно жарким засушливым летом, преобладанием осенне-зимних осадков и мягкой зимой с частыми оттепелями. Среднегодовая температура составляет 12,5°C, самыми холодными месяцами являются январь и февраль (3,2°C), а самыми жаркими – июль и август (23,4–23,2°C). Годовое количество осадков составляет 592 мм, из которых 56,8% выпадает с ноября по март (Плугатарь и др., 2015). Основными типами почв являются коричневые ксерофитных субтропических лесов, маломощные, суглинистые, на продуктах выветривания глин, сланцев и верхнеюрских известняков (Опанасенко, 2015).

Отбирали экземпляры взрослых, здоровых деревьев, без видимых признаков повреждений, произрастающих на расстоянии 80-100 м друг от друга: *Q. pubescens* (дуб пушистый: возраст около 90-100 лет, высота 7 м, диаметр ствола на высоте 1,3 м – 19 см) и *J. excelsa* (можжевельник высокий: возраст около 350 лет, высота 13 м, диаметр ствола на высоте 1,3 м – 44 см). Возраст деревьев определен по методике Ю.В. Плугатарь (Плугатарь, 2015).

Для постоянного мониторинга изменений радиуса ствола использованы высокоточные автоматические точечные дендрометры, оснащенные встроенными регистраторами данных (DE-1z, фитомонитор РМ-11z, Bioinstruments S.R.L., Молдова) (Ильницкий и др., 2018), которые неинвазивно фиксировались на стволах деревьев на высоте 1,3 м. Чтобы обеспечить тесный контакт датчика со стволом и устранить гигроскопическое воздействие коры (сжатие-растяжение из-за изменения влажности воздуха) при измерениях, наружные части коры перед установкой дендрометра были аккуратно удалены. Регистраторы данных были запрограммированы для записи измерений с интервалом 20 минут в течение всего периода исследования с 10 июля 2016 г. по 31 октября 2019 г. Для дальнейшего анализа после проверки исходных измерений каждого дендрометра, были удалены зашумленные или необъяснимые данные, возникшие по техническим причинам.

Поскольку первичные измерения дендрометра включают в себя данные необратимого роста, а также связанные с водным балансом обратимые сжатие и растяжения ствола, для выделения суточных фаз радиальных изменений существует несколько концептуальных подходов (Deslauriers et al., 2007b; Zweifel et al., 2016). В данном исследовании использовался подход А. Делорье с соавт. (Deslauriers et al., 2007b) где суточный ритм ствола разделен на три отдельные фазы: 1) сжатие – период уменьшения радиуса ствола от максимума, зарегистрированного утром, до дневного минимума, наступающего после полудня; 2) растяжение – период до нового максимума; 3) радиальное приращение – период превышения предыдущего утреннего максимума (рис. 1). Если предыдущий максимум не был превышен, величина радиального приращения в последующих расчетах приравнивалась к нулю (нулевой прирост). Поскольку основной целью исследования было изучение взаимосвязей между ростом и погодно-климатическими условиями, для дальнейшего анализа использована только фаза радиального приращения.

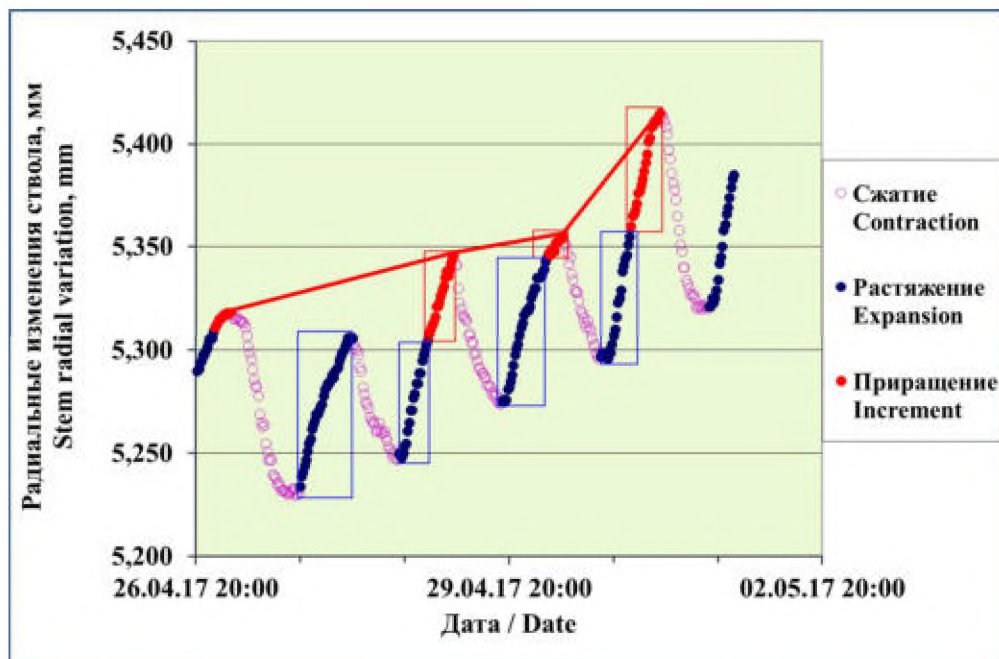


Рис. 1 Методика обработки суточных ритмов радиальных изменений ствола, зарегистрированных автоматическим дендрометром (каждая точка представляет 20-минутное измерение у *J. excelsa*, записанное в апреле 2017 г.). Типичные суточные ритмы делятся на три отдельные фазы: сжатия, растяжения и приращения

Fig. 1 The method processing of daily cycles of stem radial variations recorded by automatic dendrometer (each point represents an 20-min measurement in *J. excelsa* recorded in April 2017). Typical daily cycles are divided into three distinct phases: contraction, expansion and increment

Для изучения микроклиматических вариаций на участке исследований, были использованы данные автоматической метеорологической станции DWS-11z (Apogee Instruments, Decagon Devices, США) (Ильницкий и др., 2018), установленной на открытом и ровном месте в непосредственной близости от опытных экземпляров деревьев (на расстоянии 50–80 м). Параметры окружающей среды (температура и относительная влажность воздуха, солнечная радиация и осадки) измерялись автоматически с интервалом 20 минут синхронно с измерениями дендрометров и сохранялись в регистраторе данных (Bioinstruments S.R.L., Молдова). Дефицит давления водяного пара (VPD, гПа) рассчитывали по температуре воздуха (T_a) и относительной влажности (RH) с помощью уравнения Кампбелл-Нормана (Campbell, Norman, 1998).

Статистический анализ полученных данных проведен с помощью программ Statistica10 и MS Excel 2010.

Результаты и обсуждение

Погодные условия за годы проведения исследований существенно различались по влагообеспеченности и температурному режиму. Особенно контрастными по условиям увлажнения в период вегетации оказались 2016 и 2018 гг. (рис. 2). Период вегетации в 2016 г. был умеренно влажным, гидротермический коэффициент Селянинова (ГТК) за апрель–август составил 0,94, всего выпало 301 мм осадков. 2018 г. характеризовался как очень засушливый, ГТК за апрель–август составил 0,32. В сравнении с 2016 г., в 2018 г. за эти месяцы количество осадков было меньше почти в три раза (120 мм). В 2017 г. выпало много весенних и осенних осадков. Начало вегетации в 2016 и 2018 гг. характеризовалось повышенным температурным режимом

апреля, а 2017 г. – пониженным. Отличительной особенностью 2019 г. являлась очень теплая, продолжительная и засушливая осень.

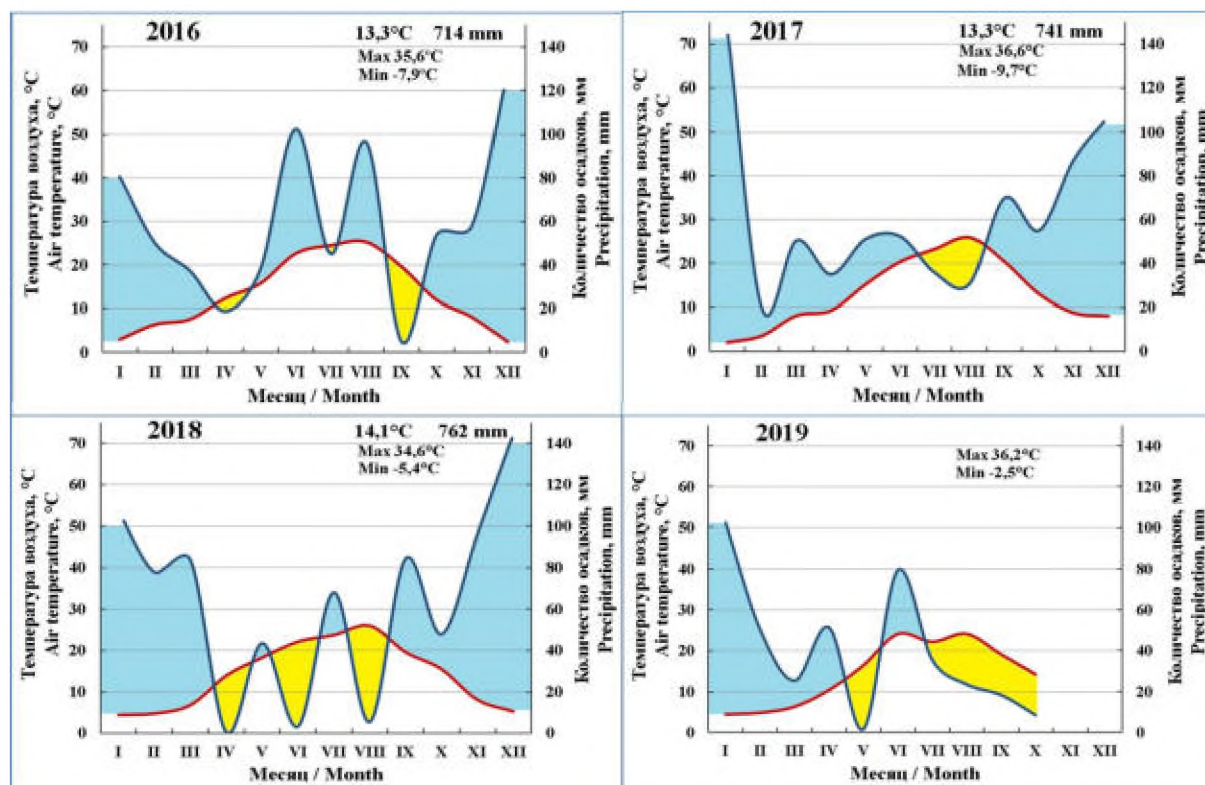


Рис. 2 Динамика гидротермических условий на участке исследований за 2016-2019 гг.

Примечание: области над красной линией, выделенные голубым цветом – гумидные условия; области под красной линией, выделенные желтым цветом – аридные условия

Fig. 2 Dynamics of hydrothermal conditions at the research site for 2016-2019

Note: areas above the red line highlighted in blue are humid conditions; areas below the red line highlighted in yellow are arid conditions

Контрастные погодные условия в период исследования обусловили хорошо выраженные различия в динамике сезонного роста между видами по годам (рис. 3). При изучении радиальной изменчивости ствола древесных растений было предложено выделять следующие возможные фенологические фазы: рост, продолжительность роста (количество дней) и прекращение роста (Rother et al., 2018; van der Maaten et al., 2018). Анализ данных сезонных изменений радиального размера ствола *Q. pubescens* на ЮБК позволил выделить 3 характерных периода: 1 – сезон активного роста (май-июль, при достаточном увлажнении – май-октябрь) с последующим выходом на плато; 2 – уменьшение, вызванное дефицитом влаги в летний период и осенне-зимней дегидратацией; 3 – резкое увеличение, связанное с весенней регидратацией тканей ствола (рис. 3а).

Наиболее интенсивный и длительный радиальный рост ствола *Q. pubescens* (до 13 октября) за годы исследований наблюдался во влажном 2016 г. За период с 10 июля по 13 октября его радиус увеличился на 3,196 мм. После обильных ливневых осадков, выпавших в конце июня – первых числах июля 2016 г. (118 мм), максимальный суточный радиальный прирост в середине июля достигал 0,172-0,196 мм. При достаточной влагообеспеченности в период активной вегетации, с 1 августа по 30 сентября 2016 г. скорость радиального роста ствола *Q. pubescens* (0,022 мм/сут.) в 2 раза превышала скорость роста *J. excelsa* (0,012 мм/сут.). За этот период суммарный

радиальный прирост ствола дуба пушистого составил 1,336 мм, а можжевельника высокого – 0,723 мм. Высокие скорости и величина прироста *Q. pubescens* указывают на его преимущество в конкурентных отношениях с *J. excelsa* при достаточном увлажнении в первой половине периода активной вегетации.

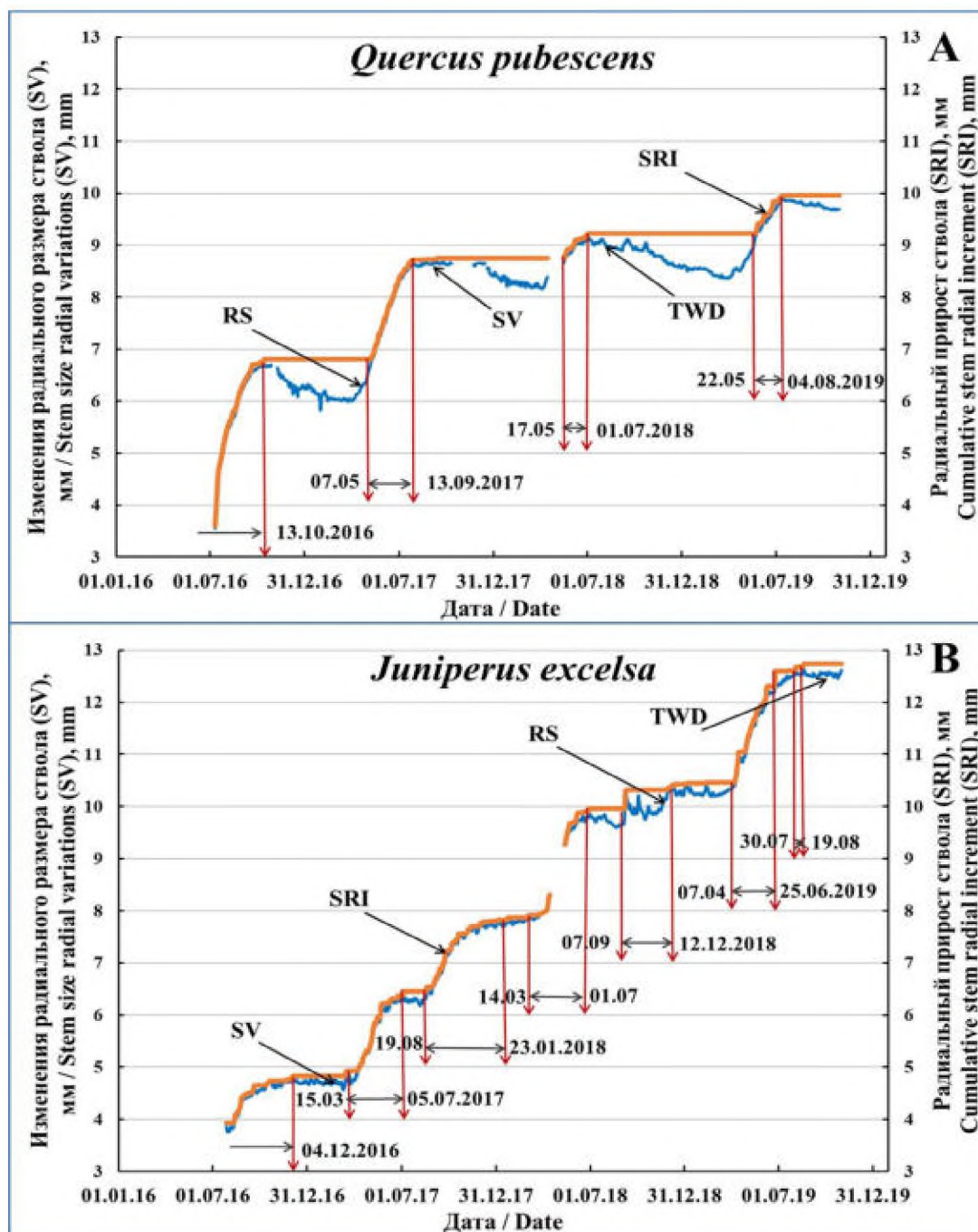


Рис. 3 Сезонная динамика радиального размера и прироста ствола *Q. pubescens* и *J. excelsa* на Южном берегу Крыма

Примечание: SV – изменения радиального размера ствола, SRI – радиальный прирост ствола, RS – регидратация ствола, TWD – вызванное дефицитом воды сжатие ствола, датами и стрелками обозначены периоды радиального роста

Fig. 3 Seasonal dynamics of stem radial size and increments in *Q. pubescens* and *J. excelsa* on the Southern coast of the Crimea

Note: SV - stem size radial variations, SRI - stem radial increment, RS – re-hydration of stem, TWD – water deficit-induced stem shrinkage, dates and arrows indicate periods of radial growth

Радиальный рост *Q. pubescens* был продолжительным в умеренно влажном 2017 г. (130 дней) и коротким – в засушливом 2018 г. (46 дней). Особенно негативно на росте ствола *Q. pubescens* сказались засушливые условия весенне-летнего периода, о чем свидетельствует самая низкая величина его радиального прироста, отмеченная за вегетационный сезон 2018 г. – 0,474 мм. В 2017 и 2019 гг. прирост соответственно составлял 1,947 и 0,734 мм.

Возобновление радиального прироста ствола *Q. pubescens* весной за все годы исследований стабильно отмечалось при устойчивом переходе среднесуточных температур воздуха через 15°C, что подтверждает важную роль температур в контроле начала его роста весной. В то же время, сроки прекращения роста ствола имели значительную межгодовую вариацию, что свидетельствует о незначительности влияния температурных переменных на сроки окончания роста, которые, очевидно, регулируются сложными эндогенными физиологическими механизмами (Duchesne et al., 2012).

Ритм внутригодичного радиального изменения ствола у *Q. pubescens* ограничен одним сезоном активного роста, что характерно для большинства деревьев умеренного климата. Фактический вегетационный период роста ствола в толщину у *Q. pubescens* в засушливых условиях ЮБК определяют три месяца – май, июнь и июль. В отдельные, влажные годы, длительность его может увеличиваться до четырех-пяти месяцев (май-сентябрь). Наибольшие темпы радиального роста ствола происходят в мае и июне (рис. 4а). За эти два месяца формируется до 79-91% суммарного годового прироста.

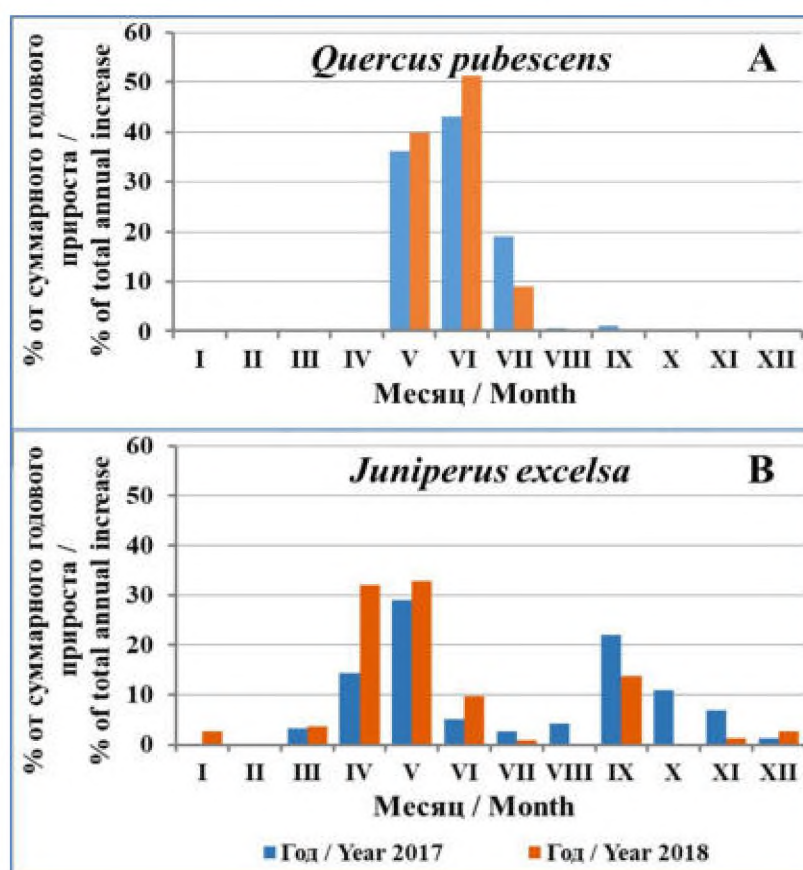


Рис. 4 Темпы радиального роста стволов *Q. pubescens* и *J. excelsa* в течение 2017–2018 гг. (в % от суммарного годового прироста)

Fig. 4 The stem radial growth rates in *Q. pubescens* and *J. excelsa* over 2017–2018 (in % of total annual increase)

В отличие от *Q. pubescens*, *J. excelsa* характеризовался меньшими межгодовыми вариациями суммарного прироста ствола (2,308-2,972 мм за 2017-2019 гг.), ранним началом и большей продолжительностью роста, а также отсутствием типичной годовой периодичности камбиальной активности, свойственной некоторым средиземноморским древесным видам (рис. 3b). Некоторые ученые (Grîgar et al., 2016) полагают, что это может быть связано с круглогодичным образованием клеток и отсутствием глубокого покоя камбия в мягких зимних условиях, по крайней мере, со стороны флоремы.

В результате анализа внутригодовой динамики радиальных изменений, у *J. excelsa* выявлена бимодальная закономерность радиального роста ствола с двумя пиками в переходные сезоны (весна – начало лета и осень) и депрессия прироста – летом (рис. 4b), менее выраженная во влажном 2016 г. Основные периоды нарастания ствола у *J. excelsa* в толщину весной (апрель-май) и осенью (сентябрь-октябрь) согласуются с периодами, характеризующими два климатически благоприятных сезона на Крымском субсредиземноморье (выпадением осадков, умеренных температур и увлажнением почвы, близким к оптимальному). Для средиземноморских регионов в сезонной динамике радиального прироста стволов была также выявлена сходная способность к возобновлению камбиальной активности у некоторых видов хвойных после периода минимального роста или покоя во время летних засух (Camarero et al., 2010). Подавление летнего роста, вероятно, является стратегией преодоления жестких условий окружающей среды во время летней засухи. Однако, осенние дожди способствуют активизации камбиальной активности, что приводит ко второму пику прироста ствола осенью (Liu et al., 2018). Менее явный осенний пик роста в 2018 г. (рис. 3b), очевидно, связан с единичным сильным ливнем в начале сентября после длительной суровой летней засухи, что свидетельствует о высокой пластичности сезонной динамики радиального прироста *J. excelsa* в ответ на изменяющуюся интенсивность и продолжительность летних засух. Годовой радиальный прирост в годы с недостаточным увлажнением в конце весны – начале лета у *J. excelsa* был стабильно выше, чем у *Q. pubescens*.

Анализ циркадных ритмов радиальных изменений размера ствола (минимумов и максимумов), отражающих как интенсивность процесса транспирации, зависящего от продолжительности светового периода суток, так и скорость поглощения воды из почвы, показал сезонные колебания и существенные различия между исследованными видами деревьев (табл. 1).

Продолжительность фазы сжатия ствола у *Q. pubescens* с сентября по апрель была длиннее, а фазы растяжения – короче, в среднем, на два-три часа, чем у *J. excelsa*, за исключением периода вегетационного роста ствола в толщину в мае-августе, вследствие смещения начала фазы растяжения на более ранние сроки и добавления фазы прироста.

В годовой динамике радиального роста стволов абсолютные средние суточные значения величин прироста деревьев были близки в мае-июне (18 мкм – у *Q. pubescens* и 19 мкм – у *J. excelsa*), в июле-августе они были в несколько раз выше у *Q. pubescens*, в остальные месяцы года – у *J. excelsa*.

В теплый период года, с мая по октябрь, и в холодный – с ноября по февраль, радиальный размер ствола достигал максимума в утренние часы сначала у *Q. pubescens* (6:03-6:41) и через один-два часа – у *J. excelsa* (7:14-8:20). В марте-апреле у *Q. pubescens* выявлено смещение наступления утреннего максимума на более поздний срок – около 8 часов утра. Эта задержка, предположительно, связана с частыми туманами в этот период и радиальным растяжением ствола, обусловленного регидратацией тканей (рис. 3a). В эти же месяцы у *J. excelsa* наступление ежесуточного утреннего максимума было наиболее ранним (в 6:58).

Таблица 1

Обобщенные статистические данные (среднее $\pm$ стандартное отклонение за 2016-2019 гг.)
циркадных ритмов изменений радиального размера ствола *Q. pubescens* и *J. excelsa*

Table 1

Summary statistics (mean $\pm$ standard deviation for 2016-2019) by circadian cycles of stem size variations
for *Q. pubescens* and *J. excelsa*

Период Period	Характеристика фазы стволового ритма Phase of stem cycle feature	<i>Q. pubescens</i>	<i>J. excelsa</i>
Январь- февраль January- February	Начало сжатия, время суток / Contraction onset, hour of day	6:24 $\pm$ 4.27	7:51 $\pm$ 3.54
	Начало растяжения, время суток Expansion onset, hour of day	17:44 $\pm$ 4.22	16:41 $\pm$ 3.31
	Величина прироста, мкм / Increment magnitude, μm	0 $\pm$ 0	1 $\pm$ 3
Март- апрель March- April	Начало сжатия, время суток / Contraction onset, hour of day	8:00 $\pm$ 3.51	6:58 $\pm$ 3.21
	Начало растяжения, время суток Expansion onset, hour of day	17:20 $\pm$ 3.45	15:49 $\pm$ 3.03
	Величина прироста, мкм / Increment magnitude, μm	0 $\pm$ 0	12 $\pm$ 23
Май- июнь May- June	Начало сжатия, время суток / Contraction onset, hour of day	6:41 $\pm$ 2.36	7:16 $\pm$ 1.39
	Начало растяжения, время суток Expansion onset, hour of day	14:51 $\pm$ 2.19	16:48 $\pm$ 1.55
	Величина прироста, мкм / Increment magnitude, μm	18 $\pm$ 19	19 $\pm$ 33
Июль- август July- August	Начало сжатия, время суток / Contraction onset, hour of day	6:03 $\pm$ 2.14	7:14 $\pm$ 1.11
	Начало растяжения, время суток Expansion onset, hour of day	15:18 $\pm$ 1.56	17:16 $\pm$ 1.33
	Величина прироста, мкм / Increment magnitude, μm	13 $\pm$ 30	2 $\pm$ 10
Сентябрь- октябрь September- October	Начало сжатия, время суток / Contraction onset, hour of day	6:26 $\pm$ 2.58	8:20 $\pm$ 1.44
	Начало растяжения, время суток Expansion onset, hour of day	16:02 $\pm$ 2.50	16:20 $\pm$ 1.48
	Величина прироста, мкм / Increment magnitude, μm	2 $\pm$ 8	7 $\pm$ 23
Ноябрь- декабрь November- December	Начало сжатия, время суток / Contraction onset, hour of day	6:27 $\pm$ 4.08	8:12 $\pm$ 3.29
	Начало растяжения, время суток Expansion onset, hour of day	17:40 $\pm$ 4.11	16:02 $\pm$ 3.03
	Величина прироста, мкм / Increment magnitude, μm	0 $\pm$ 0	2 $\pm$ 8

В период с ноября по апрель утренние максимумы сменялись фазами сжатия ствола, достигавшими своей кульминации во второй половине суток, сначала у *J. excelsa* (15:49-16:41), а затем у *Q. pubescens* (17:20-17:44). В мае-октябре послеполуденные минимумы наступали раньше у *Q. pubescens* (14:51-16:02), чем у *J. excelsa* (16:20-17:16). В период интенсивного радиального роста ствола фаза растяжения у *Q. pubescens* начиналась на полтора часа раньше и длилась вместе с фазой прироста 14,5-15,5 ч. Суммарная продолжительность этих фаз у *J. excelsa* варьировала от 14,5 до 16,5 ч.

Исследование влияния погодных условий на прирост радиальных размеров стволов *Q. pubescens* и *J. excelsa* показало сходство связей между этими видами и параметрами внешней среды (табл. 2-3). Учитывая, что реакция растений на воздействие внешней среды часто проявляется с задержкой (lag), в корреляционный анализ были включены дополнительные метеопараметры за предшествующие двое и трое суток. Анализ показал, что радиальный рост за текущие сутки с высоким уровнем достоверности ($p < 0,001$) коррелировал с осадками (положительно), температурой воздуха (отрицательно), относительной влажностью воздуха (положительно), дефицитом насыщения водяного пара (отрицательно) и интенсивностью суммарной солнечной радиации (отрицательно).

На физиологическом уровне, отрицательное воздействие дефицита насыщения водяного пара на состояние деревьев может быть объяснено увеличением суммарного испарения (van der Maaten et al., 2013; Oberhuber et al., 2017), которое ингибирует

образование и рост клеток (Oberhuber et al., 2017). С климатическими переменными, влияющими на транспирацию, также связан водный дефицит (Oberhuber et al., 2017). Это свидетельствует о том, что засуха с мая по август является значительным фактором ограничения радиального роста для обоих видов (2018 г.).

Таблица 2

Линейная связь (коэффициенты корреляции Пирсона) между суточными радиальными приростами ствола *Q. pubescens* и суточными параметрами внешней среды в разные периоды вегетационного сезона

Table 2

Linear relationship (Pearson correlations) between daily stem radial increments in *Q. pubescens* and daily environmental variables in different periods during growing season

Месяц Month	Ta	P	P2	P3	Ta_max	Ta_min	Ta_min2	RH2	Ra	VPD	DL
I	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
II	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
III	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
IV	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
V	-0,15	0,39***	0,46***	0,36*	-0,19	-0,13	-0,15	0,25*	-0,26**	-0,25*	0,51***
VI	-0,34***	0,43***	0,44***	0,29**	-0,29**	-0,28**	-0,24*	0,47***	-0,39***	-0,51***	0,27*
VII	0,04	-0,09	-0,13	-0,20*	-0,04	0,04	0,02	-0,22*	-0,14	0,18	-0,27**
VIII	-0,03	0,24**	0,33***	0,28**	0,06	-0,03	0,01	0,39***	-0,26**	-0,29***	-0,42***
IX	0,18	-0,05	-0,09	-0,11	0,17	0,18	0,18*	-0,03	-0,05	0,07	-0,26**
X	0,09	0,32***	0,38***	0,30***	0,10	0,08	0,09	0,07	0,07	-0,01	-0,07
XI	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
XII	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–

Примечание: Ta – среднесуточная температура воздуха за текущие сутки, °C; P, P2, P3 – суммарное количество выпавших осадков за текущие сутки, предшествующие двое и трое суток соответственно, мм; Ta_max – максимальная температура воздуха за текущие сутки, °C; Ta_min2 и RH2 – соответственно, минимальная температура (°C) и относительная влажность (%) воздуха за предшествующие двое суток; Ra – средняя за текущие сутки интенсивность суммарной солнечной радиации, Вт/м²; VPD – средний за текущие сутки дефицит насыщения водяного пара, гПа; DL – продолжительность фотопериода, часы; *** – $p < 0,001$; ** – $p < 0,01$; * – $p < 0,05$; тире – отсутствие радиального прироста.

Note: Ta – average daily air temperature on actual day, °C; P, P2, P3 – precipitation amount on an actual day, preceding two and three days, respectively, mm; Ta_max – maximal daily temperature on actual day, °C; Ta_min2 and RH2 – minimal daily air temperature (°C) and relative humidity (%) on preceding two days, respectively; Ra – average daily solar radiation on actual day, W/m²; VPD – average daily vapor pressure deficit on actual day, hPa; DL – average daily day length, hours; *** – $p < 0,001$; ** – $p < 0,01$; * – $p < 0,05$; dash – no radial increment.

Солнечная радиация связана с фотосинтезом и может способствовать радиальному приросту, однако, эти отношения ослабляются или изменяются в условиях дефицита воды, поскольку подразумевают последующее увеличение показателей транспирации, закрытие устьиц и сжатие ствола (Duchesne et al., 2012). Высокие температуры в летний период ингибируют скорость прироста (табл. 2, 3) в связи с тем, что оказывают существенное влияние на транспирацию растений, осмотическое регулирование энергетического обмена и дыхания. Таким образом, в результате изменения скорости фотосинтеза, радиальный прирост растений замедляется или подавляется. В условиях высокой температуры и малого количества

осадков, ингибирующих радиальный рост деревьев, сильная транспирация в дневное время увеличивает сжатие ствола.

Таблица 3

Связь (коэффициенты корреляции Пирсона) между суточными радиальными приростами ствола *J. excelsa* и суточными параметрами внешней среды в разные периоды вегетационного сезона

Table 3

Relationship (Pearson correlations) between daily stem radial increments in *J. excelsa* and daily environmental variables in different periods during growing season

Месяц Month	Ta	P	P2	P3	Ta_max	Ta_min	Ta_min 2	RH2	Ra2	VPD2	DL
I	0,05	0,08	0,30**	0,45***	0,04	-0,01	0,06	0,17	-0,09	-0,14	0,07
II	0,01	-0,03	0,30**	0,48***	-0,03	0,07	0,09	0,17	-0,14	-0,18	-0,15
III	-0,09	-0,03	0,35***	0,40***	-0,14	-0,03	0,01	0,35***	-0,32**	-0,32**	0,10
IV	0,22*	0,24*	0,49***	0,36***	0,14	0,26*	0,34**	0,37***	-0,30**	-0,18	-0,19
V	-0,26*	0,05	0,43***	0,28**	-0,24*	-0,27**	-0,24*	0,36***	-0,31**	-0,35***	-0,25*
VI	-0,13	0,24*	0,69***	0,58***	-0,13	-0,14	-0,09	0,43***	-0,24*	-0,37***	-0,07
VII	-0,13	0,12	0,32**	0,23*	-0,15	-0,19	-0,15	0,06	-0,05	-0,07	0,06
VIII	-0,32***	0,20*	0,67***	0,58***	-0,29**	-0,31***	-0,26**	0,53***	-0,24**	-0,46***	-0,33***
IX	0,03	0,44***	0,71***	0,61***	0,05	0,06	0,09	0,37***	-0,27**	-0,27**	-0,07
X	-0,02	-0,07	-0,03	-0,02	-0,03	0,01	-0,02	0,08	0,00	-0,09	0,21*
XI	0,07	-0,02	0,31**	0,30**	0,05	0,08	0,11	0,24	-0,16	-0,22*	-0,17
XII	-0,12	0,16	0,65***	0,56***	-0,13	-0,07	-0,05	0,18	-0,12	-0,21*	0,13

Примечание: Ta – среднесуточная температура воздуха за текущие сутки, °C; P, P2, P3 – суммарное количество выпавших осадков за текущие сутки, предшествующие двое и трое суток соответственно, мм; Ta_max – максимальная температура воздуха за текущие сутки, °C; Ta_min2 и RH2, Ra2 и VPD2 – соответственно, минимальная температура (°C) и относительная влажность (%) воздуха, интенсивность суммарной солнечной радиации (Вт/м²) и дефицит насыщения водяного пара (ΔPa) за предшествующие двое суток; DL – продолжительность фотопериода, часы; *** – $p < 0,001$; ** – $p < 0,01$; * – $p < 0,05$.

Note: Ta – average daily air temperature on actual day, °C; P, P2, P3 – precipitation amount on an actual day, preceding two and three days, respectively, mm; Ta_max – maximal daily temperature on actual day, °C; Ta_min2 and RH2, Ra2 and VPD2 – minimal daily air temperature (°C) and relative humidity (%), average solar radiation (W/m²) and vapor pressure deficit (hPa) on preceding two days, respectively; DL – average daily day length, hours; *** – $p < 0,001$; ** – $p < 0,01$; * – $p < 0,05$.

Влияние атмосферных осадков на рост стволов в целом было выше, чем температур воздуха, что подтверждает предположение о том, что основным фактором, лимитирующим радиальный прирост *Q. pubescens* и *J. excelsa* в условиях ЮБК является доступность влаги. Полученные при разных лагах коэффициенты корреляции различались как по тесноте связи, так и по направлению. Выявлена более тесная связь величины радиального прироста с осадками, минимальными температурами воздуха и относительной влажностью воздуха за предшествующие двое суток.

Весной и осенью коэффициент корреляция между температурой и радиальным ростом был положительным, а летом – отрицательный. Статистически значимого в этот период воздействия зимних температур на радиальный рост *J. excelsa* не обнаружено.

Выявлена достоверная связь радиального прироста стволов в весенний и осенний периоды: с ростом продолжительности светового дня у *Q. pubescens* она положительная, у *J. excelsa* – отрицательная.

Результаты анализа коэффициентов корреляции за отдельные месяцы указывают на явную сезонную изменчивость влияния отдельных факторов. В мае, в начале

активизации радиального роста ствола *Q. pubescens* продолжительность фотопериода (DL) была основным фактором, способствующим увеличению прироста (табл. 2). Выпадающие осадки также оказывали положительное влияние на его изменчивость.

В июне основным влияющим фактором было увлажнение почвы и воздуха, возросло отрицательное воздействие температур и интенсивности солнечной радиации. Влияние DL стало менее значимым, поскольку его величина была близкой к максимальной и в этот месяц изменялась незначительно.

В течение последующих трех месяцев (июль–сентябрь) значимость DL в суточном радиальном приращении ствола *Q. pubescens* была восстановлена. Одним из основных факторов, влияющих в суточном масштабе на прирост в июле, была относительная влажность воздуха, в августе – осадки, относительная влажность воздуха, дефицит насыщения водяного пара и интенсивность солнечной радиации, в сентябре – минимальная температура воздуха.

В октябре сохранение радиального прироста *Q. pubescens* зависело только от количества выпавших осадков, влияние DL было статистически не значимым.

Доминирующим фактором, влияющим на величину прироста древесины у *J. excelsa*, в течение календарного года (за исключением сентября) является количество выпавших осадков. К основным, лимитирующим радиальный прирост параметрам среды в течение марта–июня и августа–сентября, относятся также показатели увлажнения атмосферного воздуха (относительная влажность и дефицит насыщения водяного пара) и интенсивность солнечной радиации, ингибирующая процесс роста.

Заключение

Анализ временных рядов, включающих суточные ритмы *Q. pubescens* и *J. excelsa* и метеорологических параметров (температуры, влажности, осадков, солнечной радиации) показал, что видовые закономерности радиальных изменений ствола в зависимости от погодных условий более четко выражены в сезонном, чем в суточном разрешении.

В целом, *J. excelsa*, по сравнению с *Q. pubescens*, характеризовался более высоким суммарным годовым радиальным приростом ствола, что указывает на видоспецифичные особенности в реакции на погодные условия и стратегии адаптации временного роста на уровне вида. Для *J. excelsa* она может быть выражена в отсутствии глубокого покоя, ранневесенней активизации и подавлении роста ствола в толщину во время летней засухи, с дальнейшим возобновлением роста в период выпадения осенних осадков. Высокая пластичность *J. excelsa* в широком диапазоне климатических условий характеризуется бимодальным типом радиального роста ствола, что обуславливает более длительную продолжительность роста и протекание вегетации в наиболее благоприятные на ЮБК сезоны года.

В отличие от *J. excelsa*, формирование древесины у *Q. pubescens* на ЮБК ограничено одним сезоном с периодом интенсивного радиального роста в мае–июне. Выявленная у *Q. pubescens* синхронизация сроков формирования древесины с фотопериодом, может являться признаком локальной адаптации к определенному температурно-фотопериодическому режиму. В летний период при достаточной влагообеспеченности, скорость радиального роста в местах совместного произрастания у *Q. pubescens* может быть значительно выше, чем у других конкурирующих видов, в частности, чем у *J. excelsa*.

Общие закономерности, выявленные в сезонной фенологии радиальных изменений стволов *Q. pubescens* и *J. excelsa*, показали, что в условиях субсредиземноморского климата ЮБК доступность влаги для деревьев является доминирующим фактором, лимитирующим радиальный прирост ствола в период

активной вегетации. Наиболее значимы для радиального роста ствола *Q. pubescens* осадки в мае-июне, для *J. excelsa* – в июне и сентябре-октябре. Установлено, что период засухи с мая по август является стресс-фактором ограничения радиального роста для обоих видов.

Таким образом, результаты нашего эксперимента показывают, что оба вида потенциально уязвимы к усиливающемуся воздействию засухи, ожидаемому в результате продолжающегося изменения климата. Тем не менее, из-за видовых различий в жизненной стратегии формирования максимального годового радиального прироста, возможного в данных условиях, можно предположить, что при повышении температуры и увеличении частоты засух у *Q. pubescens* будет происходить более раннее прекращение радиального роста, что ставит под угрозу устойчивость древостоя. Вместе с тем, высокая пластичность внутригодовой камбиальной активности *J. excelsa* повышает адаптационную способность растений к засухе, и может обеспечить дополнительное конкурентное преимущество этому виду перед *Q. pubescens* при совместном их произрастании в условиях прогнозируемой для ЮБК термоаридизации климата.

Благодарности

Работа выполнена в рамках темы Госзадания ФГБУН «НБС-ННЦ» № 0829-2019-0021.

Литература / References

Ильницкий О.А., Плугатарь Ю.В., Корсакова С.П. Методология, приборная база и практика проведения фитомониторинга. Симферополь: ИТ «АРИАЛ», 2018. 238 с. [Ilitsky O.A., Plugatar Yu.V., Korsakova S.P. Methodology, instrument base and practice use of phytomonitoring. Simferopol: PH «ARIAL», 2018. 238 p.]

Корсакова С.П. Оценка будущих изменений климата на Южном берегу Крыма // Экосистемы. 2018. Вып. 15(45). С. 151–165. [Korsakova S.P. The evaluation of future climate change in the Southern coast of the Crimea // Ekosistemy. 2018. 15(45): 151–165.]

Опанасенко Н.Е. Эталон плодородия и классификация скелетных почв Крыма для плодовых культур // Труды Государственного Никитского ботанического сада. 2015. Вып. 140. С. 230–242.

[Opanasenko N.E. Crimean skeleton soils fertility model and their classification for fruit crops growing // Works of the State Nikita Botanical Gardens. 2015. 140: 230–242.]

Плугатарь Ю.В. Леса Крыма. Симферополь: ИТ «АРИАЛ», 2015. 385 с. [Plugatar Yu.V. Forests of the Crimea. Simferopol : PH «ARIAL», 2015. 385 p.]

Плугатарь Ю.В., Корсакова С.П., Ильницкий О.А. Экологический мониторинг Южного берега Крыма. Симферополь: ИТ «АРИАЛ», 2015. 164 с.

[Plugatar Yu.V., Korsakova S.P., Ilitsky O.A. Ecological monitoring of the Southern Coast of the Crimea. Simferopol: PP «ARIAL», 2015. 164 p.]

Braekke F.H., Kozlowski T.T. Shrinkage and swelling of stems of *Pinus resinosa* and *Betula papyrifera* in northern Wisconsin // Plant Soil 1975. Vol. 43. P. 387–410.

Camarero J.J., Olano J.M., Parras A. Plastic bimodal xylogenesis in conifers from continental Mediterranean climates // New Phytologist. 2010. Vol. 185(2). P. 471–480. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2009.03073.x

Campbell G.S., Norman J.M. An Introduction to Environmental Biophysics, 2nd ed. Springer-Verlag, New York, USA, 1998. 286 p.

Coussement J.R., De Swaef T., Lootens P., Roldán-Ruiz I., Steppe K. Introducing turgor-driven growth dynamics into functional-structural plant models // *Annals of Botany*. 2018. Vol. 121(5). P. 849–861. DOI: 10.1093/aob/mcx144

De Swaef T., De Schepper V., Vandegehuchte M.W., Steppe K. Stem diameter variations as a versatile research tool in ecophysiology // *Tree Physiology*. 2015. Vol. 35(10). P. 1047–1061. DOI: 10.1093/treephys/tpv080

Deslauriers A., Rossi S., Anfodillo T. Dendrometer and intra-annual tree growth: What kind of information can be inferred // *Dendrochronologia*. 2007b. Vol. 25(2). P. 113–124. DOI: 10.1016/j.dendro.2007.05.003

Deslauriers A., Anfodillo T., Rossi S., Carraro V. Using simple causal modeling to understand how water and temperature affect daily stem radial variation in trees // *Tree Physiology*. 2007a. Vol. 27(8). P. 1125–1136. DOI: 10.1093/treephys/27.8.1125

Duchesne L., Houle D., D'Orangeville L. Influence of climate on seasonal patterns of stem increment of balsam fir in a boreal forest of Québec, Canada // *Agricultural and forest meteorology*. 2012. Vol. 162-163. P. 108–114. DOI: 10.1016/j.agrformet.2012.04.016

Efimov V.V., Volodin E.M., Anisimov A.E. Modeling of the Black Sea region climate changes in the XXI century // *Physical Oceanography*. 2015. Vol. 2. P. 3–13. DOI: 10.22449/1573-160X-2015-2-3-13

Gričar J., Prislan P., Luis M.D., Novak K., Longares L.A., Castillo E.M., Longares L.A., Prislan P. Lack of annual periodicity in cambial production of phloem in trees from mediterranean areas // *IAWA journal*. 2016. Vol. 37. P. 349–364. DOI: 10.1163/22941932-20160138

Güney A., Gülsoy S., Şentürk Ö., Niessner A., Küppers M. Environmental control of daily stem radius increment in the montane conifer *Cedrus libani* // *Journal of Forestry Research*. 2019. P. 1–13. DOI: 10.1007/s11676-019-00983-0 Available at: <https://link.springer.com/article/10.1007/s11676-019-00983-0#citeas>. (accessed 10.11.2019)

Herzog K.M., Häsler R., Thum R. Diurnal changes in the radius of a subalpine Norway spruce stem: their relation to the sap flow and their use to estimate transpiration // *Trees* 1995. Vol. 10. P. 94–101.

Korsakova S.P., Plugatar Yu.V., Ilitsky O.A., Karpukhin M. A research on models of the photosynthetic light response curves on the example of evergreen types of plants // *Agronomy Research*. 2019. Vol. 17(2). P. 518–539. DOI: 10.15159/AR.19.065

Kreyling J., Buhk C., Backhaus S., Hallinger M., Huber G., Huber L., Jentsch A., Konnerth M., Thiel D., Wilmking M., Beierkuhnlein C. Local adaptations to frost in marginal and central populations of the dominant forest tree *Fagus sylvatica* L. common garden experiments // *Ecology and Evolution*. 2014. Vol. 4. P. 594–605. DOI: 10.1002/ece3.971

Liu X., Nie Yu., Wen F. Seasonal dynamics of stem radial increment of *Pinus taiwanensis* Hayata and its response to environmental factors in the Lushan Mountains, Southeastern China // *Forests*. 2018. Vol. 9(7): 387. DOI: 10.3390/f9070387 Available at: <https://www.mdpi.com/1999-4907/9/7/387/htm>. (accessed 10.11.2019)

Mendivelso H.A., Camarero J.J., Gutiérrez, E., Zuidema P.A. Time-dependent effects of climate and drought on tree growth in a Neotropical dry forest: Short-term tolerance vs. long-term sensitivity // *Agricultural and Forest Meteorology*. 2014. Vol. 188 (15). P. 13–23. DOI: 10.1016/j.agrformet.2013.12.010

Mucina L., Bültmann H., Dierßen K., Theurillat J.P., Raus T., Čarni A., Šumberová K., Willner W., Dengler J., García R.G., Chytrý M., Hájek M., Di Pietro R., Iakushenko D., Pallas J., Daniëls F.J.A., Bergmeier E., Santos Guerra A., Ermakov N., Valachovič M., Schaminée J.H.J., Lysenko T., Didukh Ya.P., Pignatti S., Rodwell J.S., Capelo J., Weber H.E., Solomeshch A., Dimopoulos P., Aguiar C., Hennekens S.M., Tichý L. Vegetation of Europe: hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal

communities // Applied Vegetation Science. 2016. Vol. 19(51) P. 3–264. DOI:10.1111/avsc.12257

Oberhuber W. Soil water availability and evaporative demand affect seasonal growth dynamics and use of stored water in co-occurring saplings and mature conifers under drought // Trees. 2017. Vol. 31(2). P. 467–478. DOI: 10.1007/s00468-016-1468-4

Plugatar Y.V., Klymenko Z.K., Ulanovskaya I.V., Zykova V.K., Plugatar S.A. Prospects for the use of the Crimean flora resources in the floriculture // Acta Horticulturae. 2019. Vol. 1240. P. 65–68. DOI: 10.17660/ActaHortic.2019.1240.10

Prislan P., Gricar J., Cufar K., de Luis M., Merela M., Rossi S. Growing season and radial growth predicted for *Fagus sylvatica* under climate change // Climatic Change. 2019. Vol. 153(1–2). P. 181–197. DOI: 10.1007/s10584-019-02374-0

Rother M.T., Huffman J.M., Harley G.L., Platt W.J., Jones N., Robertson K.M., Orzell S.L. Cambial Phenology Informs Tree-Ring Analysis of Fire Seasonality in Coastal Plain Pine Savannas // Fire Ecology. 2018. Vol. 14. P. 164–185. DOI: 10.4996/fireecology.140116418

van der Maaten E., Pape J., van der Maaten-Theunissen M., Scharnweber T., Smiljanić M., Cruz-García R., Wilmking M. Distinct growth phenology but similar daily stem dynamics in three co-occurring broadleaved tree species // Tree Physiology. 2018. Vol. 38(12). P. 1820–1828. DOI: 10.1093/treephys/tpy04

van der Maaten E., Bouriaud O., van der Maaten-Theunissen M., Mayer H., Spiecker H. Meteorological forcing of day-to-day stem radius variations of beech is highly synchronic on opposing aspects of a valley // Agricultural and Forest Meteorology. 2013. Vol. 181(15). P. 85–93. DOI: 10.1016/j.agrformet.2013.07.009

Ziaco E., Biondi F. Tree growth, cambial phenology, and wood anatomy of limber pine at a Great Basin (USA) mountain observatory // Tree. 2016. Vol. 30(5). P. 1507–1521. DOI: 10.1007/s00468-016-1384-7

Zweifel R., Haeni M., Buchmann N., Eugster W. Are trees able to grow in periods of stem shrinkage? // New Phytologist. 2016. Vol. 211. P. 839–849. DOI: 10.1111/nph.13995

Статья поступила в редакцию 28.11.2019 г.

Korsakova S.P., Plugatar Yu.V., Korsakov P.B. Effect of weather-climatic conditions on intra-annual stem radial increment in *Quercus pubescens* (Fagaceae) and *Juniperus excelsa* (Cupressaceae) // Plant Biology and Horticulture: theory, innovation. 2019. № 4(153). P. 5–19.

The aim of the work was to determine the most important environmental factors affecting the intra-annual radial growth of the native dominant species trees *Quercus pubescens* Willd and *Juniperus excelsa* M. Bieb., co-occurring in the semi-arid climate of the Southern coast of the Crimea. The analysis a 4-year high-resolution automatic point dendrometers dataset (2016–2019), which were non-invasively fixed to the tree stems at a height of 1.3 m. During the studied period, characterized by contrasting weather conditions, differences between tree species were revealed, both in the patterns of seasonal and daily stem radial growth and in the response plants to the effects of environmental conditions. Data analysis showed that on the Southern coast of the Crimea cambium activity in *Q. pubescens* is limited to one season with a period of intensive stem radial increment in May–June. In seasonal dynamics of stem radial increment in *J. excelsa* two peaks: in April–May and in September–October was revealed. The effect of precipitation on stem growth in total was higher than air temperatures, which confirms the assumption that on the Southern coast of the Crimea the main factor limiting the stem radial growth of *Q. pubescens* and *J. excelsa* is the moisture availability to the trees. It was found that the most significant to the stem radial increment in *Q. pubescens* were precipitation in May–June and in *J. excelsa* – precipitation in June and September–October. Higher plastic of intra-annual dynamics cambial activity in *J. excelsa* increases the adaptability of plants to drought and may provide them with an additional competitive advantage against co-occurring *Q. pubescens* in thermoaridization climatic conditions predicted for the Southern coast of the Crimea.

Keywords: automatic dendrometer; growth dynamics; radial stem increment; summer drought; Crimean sub-Mediterranean