

DOI 10.17516/1997-1389-0388

EDN XXQCEE

УДК 630*56:582.47:551

Growth Characteristics of Annual Rings of *Juniperus sibirica* Burgsd. in the Highlands of the Southern Urals

**Andrey A. Grigoriev^{a, b}, Denis V. Tishin^{*c},
Nelli A. Chizhikova^c and Irina V. Zhuravleva^c**

*^aInstitute of Plant and Animal Ecology UB RAS
Ekaterinburg, Russian Federation*

*^b«Taganay» National Park
Zlatoust, Russian Federation*

*^cKazan Federal University
Kazan, Russian Federation*

Received 03.03.2022, received in revised form 23.05.2022, accepted 17.06.2022

Abstract. Juniper is one of the most common shrubs, and the study of the radial growth of its growth rings will help elucidate the processes of plant response and adaptation to climate change in the mountain ecosystems of the Urals. The article presents the analysis of the radial growth dynamics in Siberian juniper (*Juniperus sibirica* Burgsd.) growing in the forest-tundra ecotone on Dalniy Taganai Mountain, the Southern Urals. The ring width of most of the study plants (75 %) increased by 2019. The tree-ring chronology created covers the period from 1983 to 2019. Analysis revealed a positive response of the radial growth of shrubs to the temperature of the summer period (June, July) and a negative response to the summer precipitation (June). The seasonal cell growth was used to estimate the main phenological dates of xylogenesis in 2018: the first cells formed on June 9, the growth rate reached a maximum on July 8–10, and the last cells formed on August 18–29. The findings obtained can be useful for studying the dynamics of mountain ecosystems in the Southern Urals. The present work expands the knowledge about the radial growth of plants of the shrub life form, which are seldom the focus of dendrochronological studies compared to plants of the single-stem growth form.

Keywords: Siberian juniper, climatic boundary, radial growth, xylogenesis, temperature, Southern Urals.

© Siberian Federal University. All rights reserved

This work is licensed under a Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License (CC BY-NC 4.0).

* Corresponding author E-mail address: dtishin@kpfu.ru

ORCID: 0000-0002-7446-0654 (Grigoriev A.); 0000-0002-4790-2840 (Tishin D.); 0000-0002-9969-9207 (Chizhikova N.)

Acknowledgements. This study was supported by the Kazan Federal University Strategic Academic Leadership Program (PRIORITY-2030).

Citation: Grigoriev A. A., Tishin D. V., Chizhikova N. A., Zhuravleva I. V. Growth characteristics of annual rings of *Juniperus sibirica* Burgsd. in the highlands of the Southern Urals. J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2022, 15(4), 456–470. DOI: 10.17516/1997-1389-0388



Особенности роста годичных колец

Juniperus sibirica Burgsd.

в высокогорьях Южного Урала

А. А. Григорьев^{а, б}, Д. В. Тишин^в,

Н. А. Чижикова^в, И. В. Журавлева^в

^аИнститут экологии растений и животных УрО РАН

Российская Федерация, Екатеринбург

^бНациональный парк «Таганай»

Российская Федерация, Златоуст

^вКазанский федеральный университет

Российская Федерация, Казань

Аннотация. Можжевельник – один из самых распространенных кустарниковых видов. Изучение радиального прироста его годичных колец позволит лучше понять процессы реакции (адаптации) растений на современное изменение климата в горных экосистемах Урала. Приведены результаты анализа динамики радиального прироста можжевельника сибирского (*Juniperus sibirica* Burgsd.), произрастающего в лесотундровом экотоне на г. Дальний Таганай на Южном Урале. Большая часть изученных растений (75 %) демонстрирует увеличение ширины годичных колец к 2019 г. Построена одна древесно-кольцевая хронология длиной с 1983 по 2019 г. Установлены положительный отклик радиального прироста *J. sibirica* на температуру летнего периода (июнь, июль) и отрицательная связь с суммой осадков летнего периода (июнь). Установлены основные периоды ксилогенеза 2018 г. на основании исследования сезонного роста числа клеток: дата появления первых клеток 9 июня, кульминации скорости роста 8–10 июля и дата формирования последних клеток 18–29 августа. Полученные результаты могут быть полезны для исследования динамики экосистем гор Южного Урала. Работа расширяет знания о радиальном росте растений жизненной формы кустарник, которые редко выступают объектом дендрохронологических исследований по сравнению с растениями одноствольной формы роста.

Ключевые слова: *Juniperus sibirica* Burgsd., высокогорья, радиальный прирост, ксилогенез, температура, Южный Урал.

Благодарности. Работа выполнена при финансовой поддержке Программы стратегического академического лидерства Казанского (Приволжского) федерального университета (ПРИОРИТЕТ-2030).

Цитирование: Григорьев, А. А. Особенности роста годичных колец *Juniperus sibirica* Burgsd. в высокогорьях Южного Урала / А. А. Григорьев, Д. В. Тишин, Н. А. Чижикова, И. В. Журавлева // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2022. 15(4). С. 456–470. DOI: 10.17516/1997-1389-0388

Введение

Дендрохронологические исследования позволяют получить ответы на вопросы, связанные с динамикой лесных экосистем, реконструкцией и прогнозированием будущих климатических изменений, что становится особенно актуальным в период глобальных перестроек среды (Ваганов и др., 1996; Шиятов и др., 2000). В настоящее время в горах Урала одним из самых распространенных кустарниковых видов является *Juniperus sibirica* Burgsd., произрастающий на всем протяжении Уральского хребта и играющий важную фитоценологическую роль в сложении высокогорных растительных сообществ. Наиболее распространен *J. sibirica* в горах Южного и Северного Урала, где он формирует полосу растительности, расположенную в редколесьях, редианах и нижней части горных тундр и лугов, часто образуя труднопроходимые заросли. Недавние наши исследования показали, что на фоне современных изменений климата в последнее столетие (особенно после 1970-х гг.) происходила интенсивная экспансия *J. sibirica* в горно-тундровые и редколесные сообщества в горах Южного (Шиятов и др., 2020) и Северного (Grigoriev et al., 2021) Урала. В связи с этим исследование закономерностей роста данного кустарникового вида в высокогорьях приобретает чрезвычайную актуальность. Определенный вклад в решение данной проблемы внес Р. М. Хантемиров с коллегами (Hantemirov et al., 2011).

На Полярном Урале ими была установлена высокая связь между величиной прироста древесины *J. sibirica* и температурой летних месяцев, а также получен положительный опыт использования патологических структур в годичных кольцах *J. sibirica* с целью реконструкции экстремальных климатических событий (Hantemirov et al., 2000). Шетти с соавторами (Shetti et al., 2018) на основе традиционных методов провели исследование синхронности роста *J. sibirica* по длине ветвей в широтном градиенте Уральских гор. Было показано, что один поперечный спил не полностью отражает реакцию роста куста на климатические переменные.

Для верификации и полного понимания полученных оценок связи радиального прироста и климатических факторов необходимы наблюдения за сезонным ростом клеток и динамикой условий среды (Vaganov et al., 2006; Shishov et al., 2016). Исследования ксилогенеза позволяют более полно оценить особенности динамики роста и основные факторы, влияющие на размер годичных колец (Фонти, 2020). Это дает возможность сформулировать и уточнить гипотезы об отклике радиального роста на климатическую составляющую. Полученная информация может быть использована для оценки изменения климата и изменения реакции растений на климатическую составляющую за последние десятки или сотни лет, а также для дальнейшей реконструкции периода вегетации в районе исследований. Специальных работ, посвященных

изучению сезонного роста в ценопопуляциях и сообществах с господством *J. sibirica*, на Урале и в других горных регионах России до сих пор не проводилось.

Целью настоящего исследования явилась оценка влияния природно-климатических факторов на сезонный и годичный рост колец у кустарников *J. sibirica*, произрастающих выше климатической границы леса в высокогорьях Южного Урала, на примере г. Дальний Таганай.

Материал и методы

Район исследований

Дальний Таганай – плоскообразная вершина высотой 1112 м над ур.м. (N 55°22'10"; E 59°54'27"), составляющая хр. Бол. Таганай, расположенный в северной части гор Южного Урала (рис. 1). В тектоническом отношении она слагается устойчивыми к выветриванию толстыми плитчатыми кварцитами

(таганаитами), которым подчинены слюдяные и слюдяно-гранатовые сланцы. Средняя температура января в горной части минус 15 °С. Годовое количество осадков превышает 800 мм. Средняя скорость ветра составляет от 9 до 13 м/с, зимой – до 40 м/с. Температура промерзания почвы на открытых участках (горной тундре) опускается (в январе) до минус 20,4 °С и летом (в августе) повышается до 15,6 °С. Высота снега на открытых участках составляет от 5 до 20 см, в сомкнутом лесу – до 2 м, в надувах может достигать 4 м (Моисеев и др., 2016). На вершине в местах накопления мелкозема развиты горно-тундровые и дерновые горно-луговые почвы. Низкорослые и разреженные леса подгольцового пояса произрастают на дерновых горно-лесных почвах (Субботина, 1976). Доминирующий древесный вид – *Picea obovata* Ledeb., на отдельных участках *Betula pubescens* ssp. *tortuosa* Ledeb. Выше границы леса на открытых участках

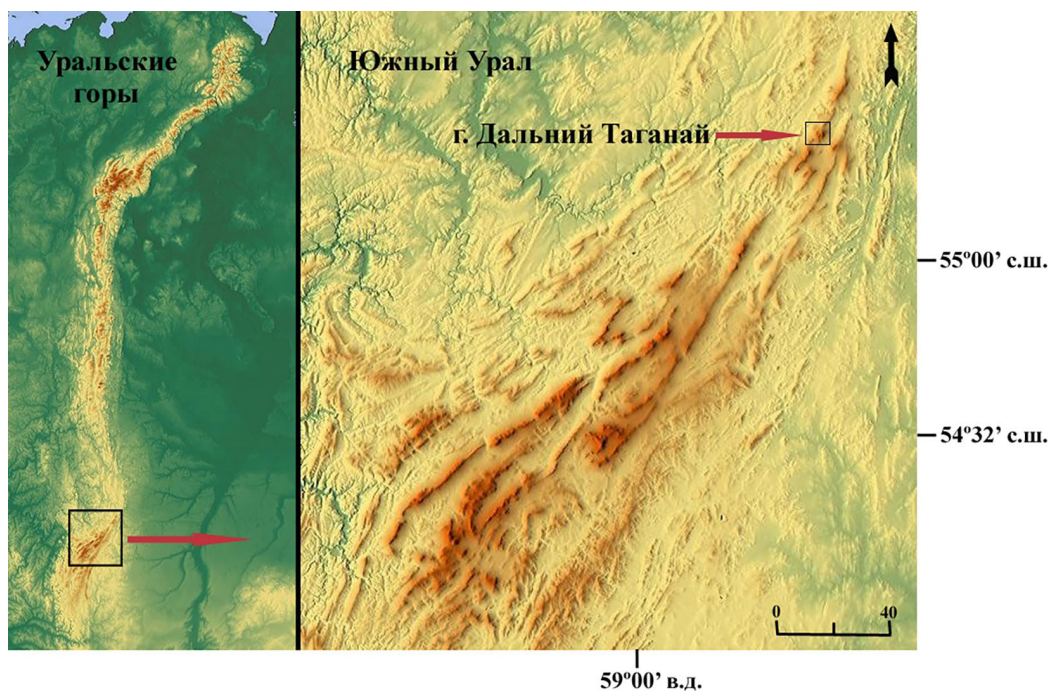


Рис. 1. Карта-схема района исследования

Fig. 1. Schematic map of the study area



Рис. 2. Куртины *J. sibirica* на г. Дальний Таганай
 Fig. 2. *J. sibirica* shrubs on Dalniy Taganay Mountain

в тундре произрастает *J. sibirica* (рис. 2), местами формируя сомкнутые заросли.

Дендроклиматические исследования

В 2019 г. на г. Дальний Таганай в условиях лесотундрового экотона были взяты радиальные спилы древесины с 16 кустов *J. sibirica*. Предпочтение отдавалось кустарникам без видимых признаков повреждений, наиболее взрослым, прямостоячим и растущим в свободном состоянии вдали от деревьев. Работу проводили по методике, принятой в дендрохронологических исследованиях (Шиятов и др., 2000). Полученные спилы шлифовались на полировальной машине. Для лучшей визуализации годичных колец радиальные спилы древесины забеливались зубным порошком. Ширина годичных колец (ШГК) измерялась на полуавтоматической установке Lintab с точностью до 0,01 мм. Измерения проводились вдоль предварительно нанесенной извилистой линии, совпадающей с направлением максимального прироста (Горланова, 2009). С целью выявления ложных и выпада-

ющих колец была использована обобщенная древесно-кольцевая хронология по ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) для района исследования, построенная по специально взятым для этой цели радиальным кернам древесины в количестве 30 штук.

Вычисление индексов прироста и вычисление мастер-хронологии выполнено с помощью пакета dplR (Bunn, 2008; Bunn et al., 2021) в среде статистического анализа R (R Core Team, 2021). Качество хронологий оценивалось путем расчета показателя выраженного сигнала популяции EPS (Expressed Population Signal), средней межсерийной корреляции R_{bar} и средней корреляции индексов с мастер-хронологией R_m .

Для большинства построенных индивидуальных индексов прироста характерна низкая согласованность, что связано с чрезвычайной сложностью перекрестной датировки, наличием выпавших и ложных колец. Для построения мастер-хронологии DTJS 01 была отобрана когорта из шести наиболее коррелированных друг с другом серий ширины

годовых колец *J. sibirica*. Длину этих серий в работе ограничили периодом 1983–2019 гг., так как все они содержали морозобойные кольца, датированные 1983 и 1992 гг., что повышает надежность перекрестной датировки. За рассмотренный период 1983–2019 гг. средняя межсерийная корреляция выбранных индивидуальных индексов прироста $R_{\text{bar}} = 0,47$, средняя корреляция индексов с мастер-хронологией $R_m = 0,56$, а EPS построенной мастер-хронологии составил 0,83.

Для выявления реакции прироста на климат использовали данные максимальной суточной и среднемесячной температуры воздуха, суммарного суточного и суммарного месячного количества осадков метеостанции «Златоуст» (WMO ID 28630), расположенной в 27 км от объектов исследования. Данные покрывают исследуемый временной промежуток с 1983 по 2019 г. Связь радиального роста с температурой воздуха и осадками оценивалась с помощью коэффициента корреляции мастер-хронологии и обобщенной характеристики погодных условий (среднее, сумма), вычисленной в скользящем окне эволюционирующего размера на временном ряде суточных измерений (Jevsenak, Levanic, 2018). Метод позволяет найти период (его начало и длительность), с которым наиболее связана мастер-хронология, а именно с погодными условиями которого достигается максимально высокая корреляция по модулю. Вычисления были выполнены с помощью пакета dendroTools (Jevsenak, Levanic, 2018) в среде статистического анализа R.

Методика исследования сезонного роста клеток

С 4 июня по 2 сентября 2018 г. с четырех *J. sibirica* отбирали пробы с интервалом каждые пять дней. Срезы коротких веток (второго-третьего года жизни) делали с помо-

щью секатора, каждый раз с нового побега. Данный способ отбора мы предложили называть как метод «пальчиков». Если в начале вегетационного периода на вершине веточки имелся молодой неодревесневший побег салатного цвета, то это свидетельствовало о росте в текущем году. Образцы древесины фиксировались в растворе спирта, воды и глицерина (1:1:1). Параметры формирующихся годовых колец *J. sibirica* измеряли на тонких (20–30 мкм) поперечных срезах, полученных с помощью санного микротома GSL-1. Срезы окрашивали красителями (сафранин, астраблю) для контрастного разграничения нелигнифицированных и лигнифицированных тканей по методике, описанной в работе (Gartner, Schweingruber, 2013). Окрашенные и промытые срезы помещали в каплю глицерина на предметное стекло. Количество и размеры клеток измеряли в пяти повторностях с помощью системы анализа изображений и программного пакета AxioVision 4.8.2. (Carl Zeiss, Германия).

В течение всего 2018 г. в кроне кустов *J. sibirica* были установлены автономные термоматчики DS 1921 F5G (Termochron iButton) для регистрации температуры воздуха с интервалом каждые 4 часа. Статистическая обработка полученных данных, визуализация и моделирование сезонного роста в его взаимосвязи с метеорологическими условиями проведены с помощью авторских скриптов и готовых пакетов программ в среде статистического анализа R (R Core Team, 2021).

Результаты и обсуждение

Анализ ширины годовых колец

Все временные серии ширины годовых колец можно разделить на три типа (рис. 3). Первый тип роста годовых колец, когда к 2019 г. формируется тренд на увеличение годовых колец, ширина которых становится

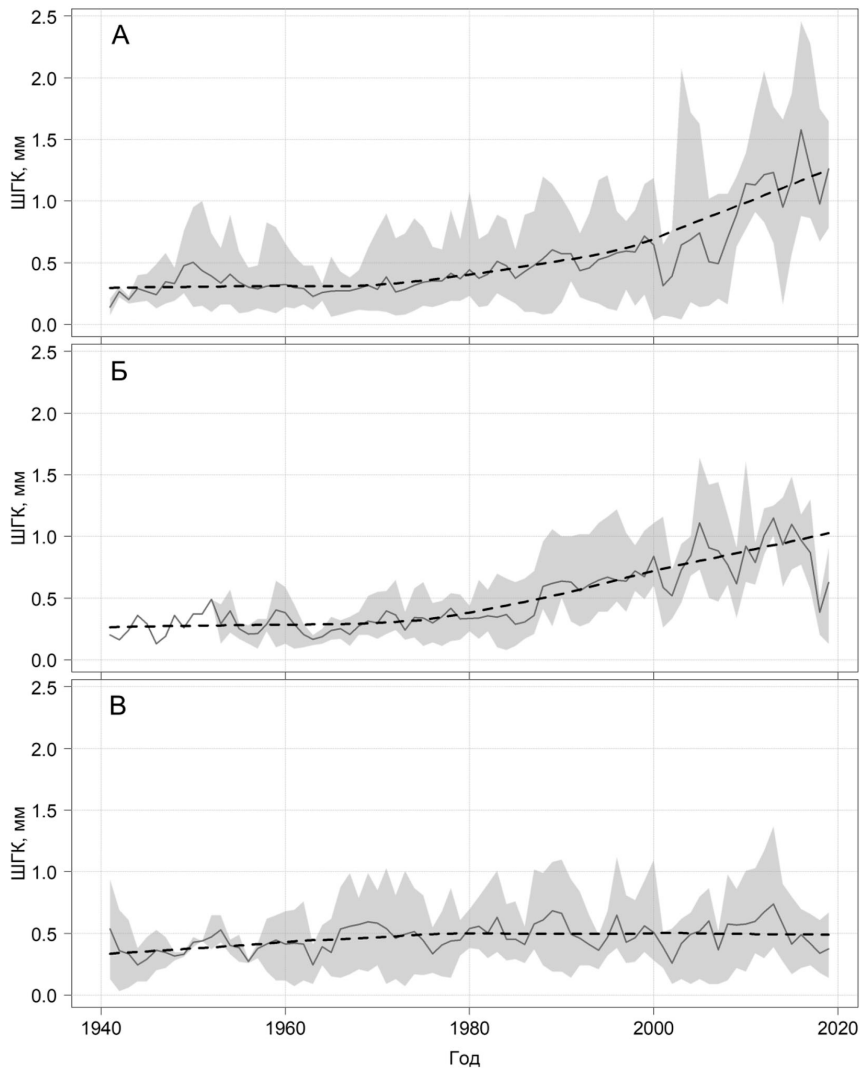


Рис. 3. Три типа временных серий ширины годичных колец *J. sibirica*: с непрерывным трендом увеличения ШГК (А), с трендом увеличения ширины годичных колец, но стабилизацией ШГК к 2019 г. (Б), без выраженного тренда (В). По горизонтали: год формирования кольца; по вертикали: ШГК, мм. Сплошная линия – средняя ШГК, утолщенная пунктирная линия – тренд; серая заливка – амплитуда ШГК

Fig. 3. Three types of time series of *J. sibirica* tree ring width: with a continuous trend of increasing TRW (tree-ring width) (A), with a trend of increasing width of tree rings but TRW stabilization by 2019 (B), without a pronounced trend (B). The horizontal axis: year of formation of the ring; the vertical axis: TRW, mm. The solid line is the average TRW, the thick dotted line is the trend of TRW; the gray filled polygon – amplitude of TRW

более 1 мм (рис. 3А). Первый тип роста демонстрируют 44 % всех временных серий. Второй тип роста годичных колец демонстрирует 31 % временных серий, когда тренд на увеличение размеров годичных колец к 2019 г. стабилизируется, а размер колец на конец изучаемого периода в среднем не превышает

1 мм (рис. 3Б). К третьему типу роста можно отнести 25 % временных серий, которые не содержат растущего тренда (рис. 3В). Ширина колец временных серий третьего типа характеризует, вероятно, рост угнетенных *J. sibirica*, не превышает 1 мм и в среднем составляет 0,5 мм. В целом, большая часть

хронологий (75 %) демонстрирует увеличение ширины годичных колец к 2019 г., что может быть связано с увеличивающимися ресурсами питания (влагообеспеченности, минеральных веществ) и улучшением условий для роста *J. sibirica* из-за регионального изменения климата (Моисеев и др., 2016).

На основании хронологий прироста модельных кустов *J. sibirica* была получена одна обобщенная древесно-кольцевая хронология DTJS 01 (1983–2019 гг.), длительность ряда составила 37 лет (рис. 4). Годы минимального прироста по мастер-хронологии: 1986, 1992, 2001, 2007, 2014, 2018. Годы максимального прироста: 1989, 1995, 2013.

Для выявления основных климатических факторов, определяющих прирост *J. sibirica* исследуемого района, был проведен корреляционный анализ индексов прироста со среднемесячной температурой воздуха и осадками за период с сентября предыдущего года по август текущего включительно. Установ-

лена статистически значимая положительная связь радиального прироста *J. sibirica* с температурой июля $r = 0,4$, $p < 0,05$. С осадками статистически достоверная связь не была выявлена. Таким образом, радиальный прирост годичных колец *J. sibirica* в большей степени реагирует на температурный режим летнего периода текущего года.

Для уточнения периодов, с погодными условиями которых наиболее связана ширина годичных колец *J. sibirica*, был проведен корреляционный анализ в скользящем окне эволюционирующего размера. В качестве характеристики температурных условий радиального роста можжевельника была выбрана максимальная суточная температура как показатель теплого периода суток. На рис. 5 представлены результаты поиска периода, с максимальными суточными температурами которого наиболее связан отклик радиального роста. Максимальная корреляция мастер-хронологии 1983–2019 гг. с максимальной

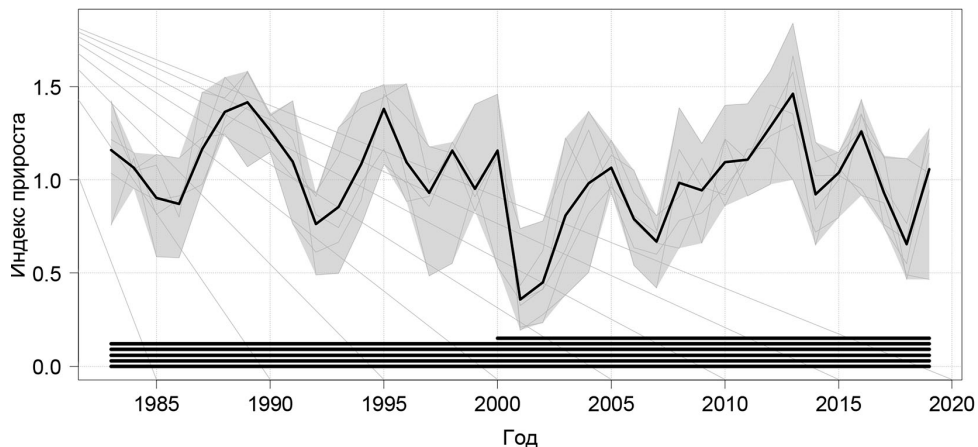


Рис. 4. Мастер-хронология DTJS 01 *J. sibirica* (утолщенная линия). По горизонтали: год формирования кольца, по вертикали: индекс прироста. Полигон с серой заливкой показывает минимальные и максимальные значения индивидуальных индексов прироста. Горизонтальные линии в нижней части показывают количество индивидуальных серий разных временных периодов, использованных для мастер-хронологии

Fig. 4. Master chronology DTJS 01 of *J. sibirica* (thick line). The horizontal axis: year of formation of the ring; the vertical axis: TRI (tree-ring index). The gray polygon shows the minimum and maximum values of individual growth indices. The horizontal lines at the bottom of the figure show the number of individual series of different time periods used for the master chronology

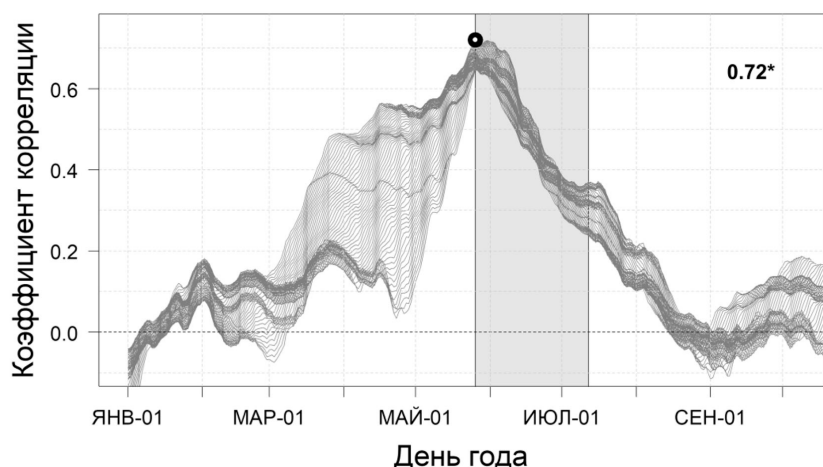


Рис. 5. Множество корреляций (серые линии) мастер-хронологии 1983–2019 гг. с максимальной суточной температурой воздуха, усредненной в скользящих окнах эволюционирующего размера. Каждая точка на графике соответствует достигаемой корреляции и положению левой границы скользящего окна некоторого размера. Полый точкой на графике отмечена наибольшая по модулю корреляция. Серой заливкой показано окно, для температуры которого достигается наибольшая по модулю корреляция. Размер окна 47 дней, с 26 мая по 11 июля. В правом верхнем углу рисунка указан достигаемый коэффициент корреляции, * означает статистически значимый коэффициент

Fig. 5. A set of correlations (gray lines) of the 1983–2019 master chronology with the maximum daily air temperature averaged over sliding windows of evolving size. Each point on the graph corresponds to the achieved correlation and the position of the left border of the sliding window of some size. The hollow dot on the graph marks the highest absolute value of the correlation. Gray shading shows the window for the temperature of which the highest absolute correlation is achieved. Window of 47 days was allocated, from May 26 to July 11. The achieved correlation coefficient is indicated in the upper right corner of the figure, * indicates statistical significance

суточной температурой воздуха была достигнута при усреднении максимальной температуры в окне длительностью 47 дней, приходящемся на период с 26 мая по 11 июля, и составила $r = 0,72$ ($p < 0,01$).

Результаты поиска периода, с суммой осадков которого наиболее связан отклик радиального роста *J. sibirica*, представлены на рис. 6. Максимальная по модулю корреляция мастер-хронологии 1983–2019 гг. $r = -0,49$, $p < 0,01$ была получена при использовании осадков, просуммированных в окне длительностью 30 дней, приходящемся на период с 30 мая по 28 июня, что свидетельствует об отрицательной реакции радиального роста *J. sibirica* на осадки вегетационного сезона. Объяснением полученных закономерностей может быть то, что

J. sibirica предпочитает более сухие местообитания. На избыточно переувлажненных участках *J. sibirica* не произрастает, так как обилие влаги губительно для него (Шиятов и др., 2020). Отрицательная связь прироста с осадками мая-июня в современный период также может быть связана с кратковременными похолоданиями. Как известно, в летний период связь осадков и температуры характеризуется отрицательной корреляцией. Прохладное дождливое лето может тормозить рост растений в горных условиях. В данной работе было сделано наблюдение, что *J. sibirica* может пропадать на отдельных уже освоенных им участках из-за возрастающей конкуренции с деревьями и высокой травянистой растительностью, усиление давления на можжевельник также может

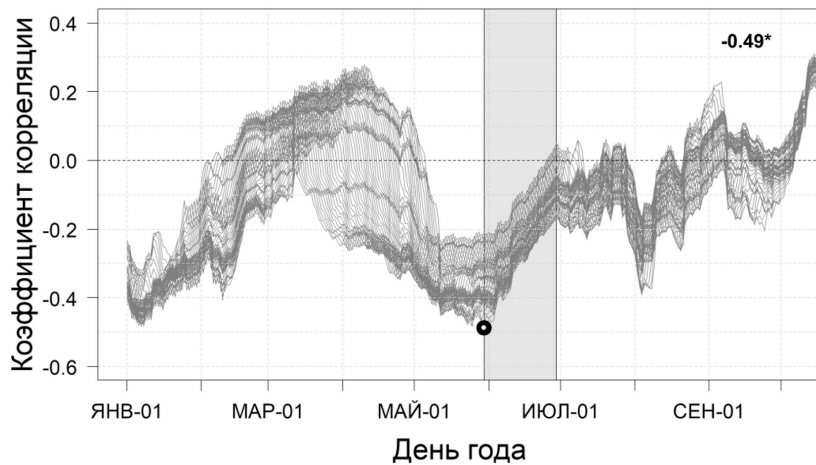


Рис. 6. Множество корреляций (серые линии) мастер-хронологии с суммой осадков, вычисленной в скользящих окнах эволюционирующего размера. Обозначения как на рис. 5. Размер окна 30 дней, с 30 мая по 28 июня

Fig. 6. A set of correlations (gray lines) of the 1980–2019 master chronology with the amount of precipitation calculated in sliding windows of evolving size. Symbol designations correspond to Fig. 5. A window of 30 days was allocated, from May 30 to June 28

быть связано с большей влагообеспеченностью.

Ксилогенез *J. sibirica*

Исследования ксилогенеза были проведены в 2018 г. По данным температурных датчиков, средняя температура воздуха за весь сезон наблюдений (03.06–15.09) составила 10,8 °С. Середина июня характеризовалась достаточно прохладными температурными условиями, тогда как самые высокие температуры достигались в начале и конце июля. Максимальное значение температуры наблюдалось 4 июля (24,5 °С), минимальное – 10 июня (1,0 °С). По осадкам информация отсутствовала.

В результате микротомирования образцов древесины было получено 76 временных микропрепаратов, у которых были измерены количество клеток в годичном кольце 2018 г. Результаты измерения сезонного нарастания клеток ксилемы у *J. sibirica* представлены на рис. 7.

Динамика сезонного нарастания слоя древесины выражена классической сигмовидной формой (рис. 8А). Наблюдения показали, что появление первых клеток ксилемы приходится на начало июня (9.06). Кульминация скорости роста числа клеток отмечалась 8–10 июля (рис. 8Б). Конец деления клеток наблюдался во второй половине августа (18.08–29.08). Общий ход сезонного радиального прироста (начало, кульминация, конец) соответствует ходу изменения температуры воздуха (рис. 9). Появление первых клеток наблюдается, когда минимальная суточная температура воздуха достигает 4 °С, а среднесуточная – 6,9 °С. Кульминация скорости роста числа клеток наблюдалась в середине июля при средней суточной температуре 13,3 °С, а конец роста числа клеток происходил на фоне снижения среднесуточной температуры до 5,9 °С.

Процесс формирования новых клеток, его начало и конец, очевидно, приурочены к сезонному повышению температуры, одна-

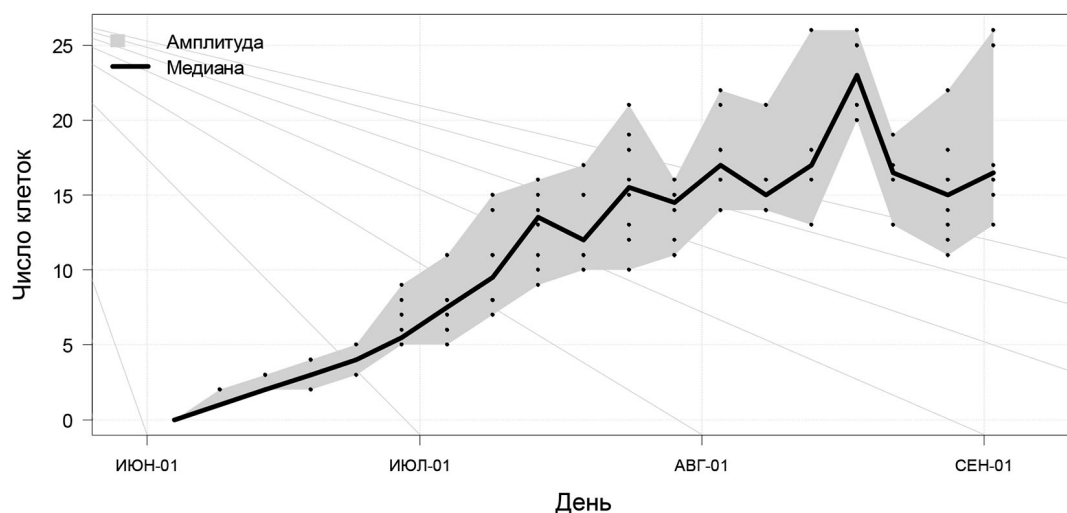


Рис. 7. Динамика формирования клеток в течение вегетационного периода 2018 г. По горизонтали: календарный день, по вертикали: число клеток

Fig. 7. The dynamics of cell formation in the growing season of 2018. The horizontal axis: calendar day, the vertical axis: number of cells

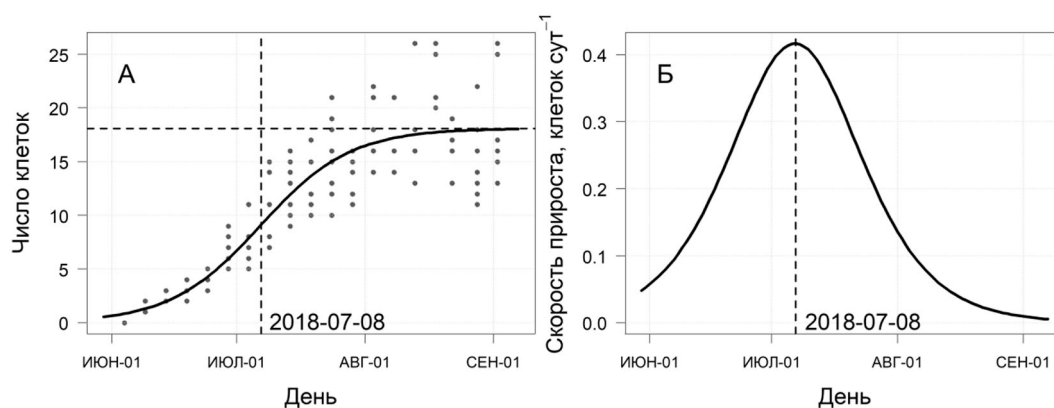


Рис. 8. Изменение числа клеток растущего кольца в 2018 г.: *А* – логистическая модель роста числа клеток; вертикальная пунктирная линия показывает точку перегиба; горизонтальная пунктирная линия показывает асимптоту. *Б* – скорость роста как производная логистической модели роста, число клеток*сут⁻¹. Горизонтальная ось соответствует календарному дню

Fig. 8. Change in the number of cells in the growing ring in 2018. *A* – logistic model of growth of the number of cells; the vertical dotted line shows the inflection point; the horizontal dotted line shows the asymptote. *B* – growth rate as a derivative of the logistic growth model, cell count * day⁻¹. The horizontal axis corresponds to the calendar day

ко корреляция скорости роста числа клеток с максимальной дневной температурой невысока, хотя и значима: $r=0,27$, $p<0,01$. Связь скорости роста и температуры осложнена тем, что рост числа клеток ксилемы в течение вегетационного периода шел скачкообразно,

что, вероятно, вызвано вариабельностью метеорологических условий. На рис. 9А волны скорости роста и максимальной температуры, измеренной с помощью логгера на горе Дальний Таганай, находятся скорее в противофазе, что при наличии в целом слабой положитель-

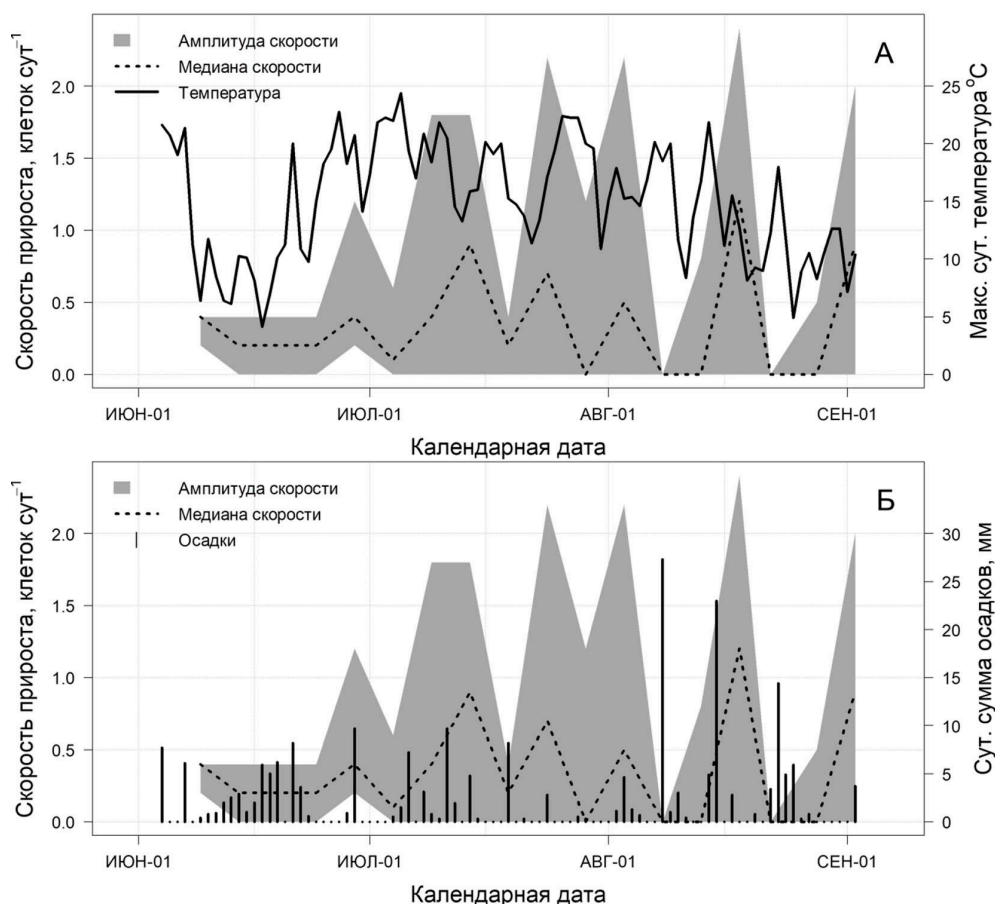


Рис. 9. Скорость роста клеток ксилемы, число клеток*сут⁻¹ (левая вертикальная ось) и А – средняя суточная температура, полученная с помощью логгера на г. Дальний Таганай, °С (правая вертикальная ось); Б – суммарные суточные осадки по данным метеостанции Златоуст, мм (правая вертикальная ось). Горизонтальная ось: календарный день. Полигон с серой заливкой показывает амплитуду скорости роста клеток. Пунктирная линия – медиана скорости роста числа клеток; сплошная линия – средняя суточная температура, столбцы – суммарные суточные осадки

Fig. 9. The growth rate of xylem cells, cell count * day⁻¹ (the left vertical axis) and А – average daily temperature obtained with a data logger for Dalniy Taganay, °C (the right vertical axis); Б – total daily precipitation according to the Zlatoust weather station, mm (the right vertical axis). The horizontal axis: calendar day. The polygon with a gray fill shows the amplitude of the cell growth rate. The dashed line is the median of the cell number growth rate; the solid line is the average daily temperature; the bars are the total daily precipitation

ной связи между скоростью роста и температурой может свидетельствовать и об отложенном влиянии температуры на скорость прироста.

Суточные осадки в 2018 г. не были измерены на горе Дальний Таганай, поэтому для сопоставления скорости роста с осадками были использованы суточные данные по метеостанции г. Златоуст (рис. 9Б). Дождевые

периоды (несколько последовательных дней с дождями), отмеченные по наблюдениям метеостанции г. Златоуст, вероятно, связаны с обложными дождями, покрывающими большие территории, и с высокой вероятностью захватывали и г. Дальний Таганай. Такие дождевые периоды предвещают пики скорости роста (см. волны скорости роста в середине июля, середине августа на рис. 9Б), по завер-

шению обложных дождей скорость роста идет на спад. При этом обложные дожди в середине июня 2018 г. не привели к скачку радиального роста, скорость роста поддерживалась на минимальном уровне и, вероятно, ограничивалась низкой температурой. Кратковременные одиночные дожди середины июля, отмечаемые на станции Златоуст, вероятно, связаны с локальными грозовыми явлениями и не отражают осадки на г. Дальний Таганай.

Обзор литературы показал, что аналогичные исследования ксилогенеза у можжевельника проводились только для одного вида *Juniperus przewalskii* Kom. (Ren et al., 2018; Zhang et al., 2018; Zeng et al., 2020). В этих работах были представлены основные результаты изучения сезонного роста годичных колец в засушливых высокогорных районах Тибетского нагорья. Установлено, что начало роста ксилемы в холодных и сухих климатических условиях наблюдалось при средней минимальной температуре 1,5 °C в течение 12 дней (Ren et al., 2018). Завершение роста и деления клеток наблюдалось с конца июля до начала августа. Кроме температуры воздуха, рост годичного кольца также зависел и от влажности почвы в летний период (Zeng et al., 2020). В данных работах рассматриваются растения *Juniperus* с жизненной формой дерево. Поэтому наша работа является пионерной по изучению ксилогенеза *J. sibirica*, жизненная форма которого кустарник.

Заключение

Анализ динамики радиального прироста *J. sibirica*, произрастающего на верхнем пределе своего распространения в высоко-

горьях Южного Урала, показал, что большая часть модельных растений (75 %) демонстрирует увеличение ширины годичных колец к 2019 г., что может быть связано с улучшением условий роста *J. sibirica*, в частности с более благоприятным температурным режимом и с изменением сроков начала ростовых процессов из-за регионального изменения климата (Моисеев и др., 2016).

Дендроклиматический анализ построенной древесно-кольцевой хронологии (1983–2019 гг.) показал положительный отклик радиального прироста на температуру летнего периода и отрицательную связь с осадками вегетационного сезона (мая-июня). Впервые для *J. sibirica*, произрастающего в высокогорьях Урала, установлены основные фенологические даты ксилогенеза 2018 г. на основании исследования сезонного роста клеток: дата появления первых клеток 9 июня, кульминации скорости роста 8–10 июля и дата формирования последних клеток 18–29 августа. В течение вегетационного периода скорость роста числа клеток изменялась скачкообразно, однако связь волн роста клеток со среднесуточной температурой низка, и в целом появление клеток начиналось при достижении минимальной суточной температурой отметки в 4,0 °C.

Результаты нашего исследования показали, что *J. sibirica* является интересным и перспективным объектом для исследования реакции и адаптации древесных растений в горных условиях на фоне меняющегося климата. Для создания общей модели роста *J. sibirica* необходимо проведение многолетних исследований особенностей ксилогенеза.

Список литературы / References

Ваганов Е. А., Шиятов С. Г., Мазепа В. С. (1996) *Дендроклиматические исследования в Урало-Сибирской Субарктике*. Новосибирск, Наука, 246 с. [Vaganov E. A., Shiyatov S. G., Mazepa V. S. (1996) *Dendroclimatic studies in the Ural-Siberian Subarctic Region*. Novosibirsk, Nauka, 246 p. (in Russian)]

Горланова Л. А. (2009) *Дендроклиматический анализ можжевельника сибирского (*Juniperus sibirica* Bergsd.) на Полярном Урале*. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук, 22 с. [Gorlanova L. A. (2009) *Dendroclimatic analysis of Siberian juniper (*Juniperus sibirica* Bergsd.) in the Polar Urals*. Abstract of the thesis of a candidate of biological sciences, 22 p. (in Russian)]

Моисеев П. А., Шиятов С. Г., Григорьев А. А. (2016) *Климатогенная динамика древесной растительности на верхнем пределе ее распространения на хребте Большой Таганай за последнее столетие*. Екатеринбург, ООО «Издательство УМЦ УПИ», 136 с. [Moiseev P. A., Shiyatov S. G., Grigoriev A. A. (2016) *Climatogenic dynamics of woody vegetation at the upper limit of its distribution on the Bolshoi Taganai ridge over the last century*. Yekaterinburg, LLC "Publishing house UMC UPI", 136 p. (in Russian)]

Субботина О. А. (1976) Почвенная карта. *Атлас Челябинской области*. М. [Subbotina O. A. (1976) *Soil map. Atlas of the Chelyabinsk Region*. Moscow (in Russian)]

Фонти М. В. (2020) *Климатический сигнал в параметрах годовичных колец (плотности древесины, анатомической структуре и изотопном составе) хвойных и лиственных видов деревьев в различных природно-климатических зонах Евразии*. Автореф. дисс. док. биол. наук, 45 с. [Fonti M. V. (2020) *Climatic signal in the parameters of annual rings (wood density, anatomical structure and isotopic composition) of coniferous and deciduous tree species in various natural and climatic zones of Eurasia*. Abstract of the thesis of a doctor of biological sciences, 45 p. (in Russian)]

Шиятов С. Г., Ваганов Е. А., Кирдянов А. В., Круглов В. Б., Мазепа В. С., Наурзбаев М. М., Хантемиров Р. М. (2000) *Методы дендрохронологии. Часть I. Основы дендрохронологии. Сбор и получение древесно-кольцевой информации*. Красноярск, КрасГУ, 80 с. [Shiyatov S. G., Vaganov E. A., Kirdeyanov A. V., Kruglov V. B., Mazepa V. S., Naurzbaev M. M., Khantemirov R. M. (2000) *Methods of dendrochronology. Part I. Fundamentals of dendrochronology. Collection and receipt of tree-ring information*. Krasnoyarsk, KrasGU, 80 p. (in Russian)]

Шиятов С. Г., Моисеев П. А., Григорьев А. А. (2020) *Фотомониторинг древесной и кустарниковой растительности в высокогорьях Южного Урала за последние 100 лет*. Екатеринбург, Издательство УМЦ УПИ, 191 с. [Shiyatov S. G., Moiseev P. A., Grigoriev A. A. (2020) *Photomonitoring of tree and shrub vegetation in the highlands of the Southern Urals over the past 100 years*. Yekaterinburg, Publishing house UMC UPI, 191 p. (in Russian)]

Bunn A. G. (2008) A dendrochronology program library in R (dplR). *Dendrochronologia*, 26(2): 115–124

Bunn A., Korpela M., Biondi F., Campelo F., Mérian P., Qeadan F., Zang C. (2021) *dplR: Dendrochronology Program Library in R*. R package version 1.7.2, <https://CRAN.R-project.org/package=dplR>

Gartner H., Schweingruber F. H. (2013) *Microscopic preparation techniques for plant stem analysis*. Verlag Dr. Kessel, Remagen, 78 p.

- Grigoriev A. A., Shalaumova Yu.V., Balakin D. S. (2021) Current expansion of *Juniperus sibirica* Burgsd. to the mountain tundras of the Northern Urals. *Russian Journal of Ecology*, 52(5): 376–382
- Hantemirov R. M., Gorlanova L. A., Shiyatov S. G. (2000) Pathological tree-ring structures in Siberian juniper (*Juniperus sibirica* Burgsd.) and their use for reconstructing extreme climatic events. *Russian Journal of Ecology*, 31(3): 167–173
- Hantemirov R., Shiyatov S., Gorlanova L. (2011) Dendroclimatic study of Siberian juniper. *Dendrochronologia*, 29(2): 119–122
- Jevsenak J., Levanic T. (2018) dendroTools: R package for studying linear and nonlinear responses between tree-rings and daily environmental data. *Dendrochronologia*, 48: 32–39
- R Core Team (2021) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>
- Ren P., Rossi S., Camarero J. J., Ellison A. M., Liang E., Peñuelas J. (2018) Critical temperature and precipitation thresholds for the onset of xylogenesis of *Juniperus przewalskii* in a semi-arid area of the north-eastern Tibetan Plateau. *Annals of Botany*, 121(4): 617–624
- Shetti R., Buras A., Smiljanic M., Wilmking M. (2018) Climate sensitivity is affected by growth differentiation along the length of *Juniperus communis* L. shrub stems in the Ural Mountains. *Dendrochronologia*, 49: 29–35
- Shishov V. V., Tychkov I. I., Popkova M. I., Ilyin V. A., Bryukhanova M. V., Kirilyanov A. V. (2016) VS-oscilloscope: A new tool to parameterize tree radial growth based on climate conditions. *Dendrochronologia*, 39: 42–50
- Vaganov E. A., Hughes M. K., Shashkin A. V. (2006) *Growth dynamics of conifer tree rings: images of past and future environments*. Springer, Berlin-Heidelberg, 358 p.
- Zhang J., Gou X., Pederson N., Zhang F., Niu H., Zhao S., Wang F. (2018) Cambial phenology in *Juniperus przewalskii* along different altitudinal gradients in a cold and arid region. *Tree Physiology*, 38(6): 840–852
- Zeng Q., Rossi S., Yang B., Qin C., Li G. (2020) Environmental drivers for cambial reactivation of Qilian junipers (*Juniperus przewalskii*) in a semi-arid region of northwestern China. *Atmosphere*, 11(3): 232