

Environmental Research Letters



ОТКРЫТЫЙ ДОСТУП

полученный
6 декабря 2019 г.

принятый
7 февраля 2020 г.

принято к публикации
10 февраля 2020 г.

опубликовано
6 марта 2020 г.


Оригинальный контент из этой работы может быть использован в соответствии с условиями [Creative Commons Attribution 4.0 International License](#).

При любом дальнейшем распространении данной работы необходимо указывать автора(ов), название работы, ссылку на журнал и DOI.



ПИСЬМО

Долгосрочные экологические последствия лесных пожаров в зоне сплошной мерзлоты Сибири

Александр В. Кирдянов^{1,2,3}, Ольга Маттиас Заурер⁴, Рольф Зигвольф⁴, Анастасия А. Кнорре^{3,5}, Анатолий С. Прокушкин^{2,3}, В. Чуракова (Сидорова)^{3,4}, Марина В. Фонтан^{3,4}, Ульф Бюнтген^{1,4,6,7} Географический факультет ^{1B}

¹ Кембриджского университета, CB2 3EN, Великобритания Институт леса им. В.Н.
² Сукачева СО РАН, Федеральный исследовательский центр «Красноярский научный центр СО РАН», 660036 Красноярск, Академгородок, Россия
³ Сибирский федеральный университет, 660041 Красноярск, Свободный,
⁴ 79, Россия Швейцарский федеральный исследовательский институт WSL,
⁵ CH-8903 Бирменсдорф, Швейцария Государственный
⁶ природный заповедник (Столбы), Красноярск, 660006, Россия Географический факультет Масарикова
⁷ университета, 613 00 Брно, Чешская Республика Институт исследований глобальных изменений Чешской академии наук (CzechGlobe), 603 00 Брно, Чехия

Электронная почта: kirdyanov@ksc.krasn.ru.

Ключевые слова: активный слой почвы, бореальный лес, вечная мерзлота, Сибирь, стабильные изотопы, годовые кольца, лесной пожар

Дополнительный материал к этой статье доступен [онлайн](#).

Аннотация

Лесные пожары являются важным фактором контроля динамики лесных экосистем в циркумполярной бореальной зоне. Улучшенное понимание их прямого и косвенного, краткосрочного и долгосрочного воздействия на растительный покров и связь вечной мерзлоты с растительностью особенно важно для прогнозирования изменений в циклах углерода, питательных веществ и воды при прогнозируемом потеплении климата. Здесь мы применяем дендрохронологические методы к многопараметрическому набору данных для реконструкции влияния лесных пожаров на рост деревьев и глубину сезонного таяния вечной мерзлоты в Центральной Сибири. Основываясь на ежегодно разрешенной и абсолютно датированной информации по 19 деревьям лиственницы Гмелина (*Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.) и измерениях толщины активного слоя почвы, мы обнаруживаем существенное отмирание на уровне насаждения, а также удаление наземной растительности и органического слоя после крупного лесного пожара в 1896 году. Снижение роста ствола совпадает с увеличением $\delta^{13}C$ в целлюлозе выживших деревьев в течение первого десятилетия после лесного пожара, когда устьичная проводимость была снижена. Следующие шесть-семь десятилетий характеризуются увеличением толщины активного слоя почвы вечной мерзлоты. В течение этого периода восстановления экосистемы после лесных пожаров усиленный рост деревьев вместе с положительными тенденциями $\delta^{13}C$ и отрицательными тенденциями $\delta^{18}O$ свидетельствуют о более высоких скоростях фотосинтеза и улучшенном водоснабжении. Впоследствии более тонкий активный слой почвы приводит к снижению роста, поскольку физиологические процессы деревьев ограничиваются летней температурой и доступностью воды. Выявляя долгосрочные эффекты лесных пожаров на толщину активного слоя почвы, состав наземной растительности и рост деревьев, это исследование демонстрирует важность сложных взаимодействий растительности и вечной мерзлоты, которые изменяют траекторию восстановления лесов после пожаров на большей части циркумполярной бореальной зоны. Для дальнейшей количественной оценки влияния бореальных лесных пожаров на крупномасштабную динамику углеродного цикла в будущей работе следует рассмотреть широкий спектр видов деревьев из различных местообитаний в высоких северных широтах.

Введение

Уничтожая более 1% мировых бореальных лесов каждый год (van der Werf et al 2006), лесные пожары оказывают существенное воздействие на структуру и состав растительности, органический слой почвы, а также зообиоту и

Микробные сообщества (Viereck и Schandelmeier 1980, Moore 1996, Certini 2005, Waldrop и Harden 2008, Gibson et al 2018).

Известно, что сопутствующие изменения модулируют циклы питательных веществ и углерода, потоки поверхностной энергии и водный баланс в крупнейшем биоме мира (Amiro et al 2006, Köster et al

2017, Уокер и др. 2019). Несмотря на кажущееся снижение в общей площади лесов, выгоревших в мире в период с 1996 по 2015 гг. (Дёрр и Сантин, 2016 г., Андела и др., 2017 г.), частота и интенсивность бореальных лесных пожаров на Аляске, Канада и Россия значительно выросли за последние 20-го и начала 21-го века (Soja et al 2007, Турецкий и др. 2011, Пономарев и др. 2016, Форкель и др. 2019). Эти данные соответствуют мировым и региональным модельным выводам, который предсказывает дальнейшее увеличение масштабы и серьезность лесных пожаров в северной части Тихого океана из-за климата изменение (Чапин и др. 2000, Флэнниган и др. 2013, Буланже и др. 2014). Пространственно-временное распределение лесных пожаров в Сибири также свидетельствует о росте опасность при будущем потеплении поверхности высоких северных широт (Пономарев и др. 2016, Гарсия-Лазаро и др. 2018).

До 80% бореальных лесов произрастают на вечной мерзлоте, где только неглубокий верхний слой почвы временно оттаивает каждое лето (Кейбл и др., 2014; Хельбиг и др. 2016), так называемый активный слой почвы (ASL). Хотя глобальная протяженность вечной мерзлоты в значительной степени контролируется температура воздуха у поверхности (Шур и Йоргенсон 2007), Лесные пожары могут повлиять на ASL, удалив изолирующий слой Верхний слой растительности и органической почвы, тем самым облегчая вертикальный перенос тепла (Джафаров и др. 2013). Чтобы понять влияние лесных пожаров на вечную мерзлоту, ASL толщина неоднократно измерялась во многих местах северная часть Северной Америки (MacKay 1995, Brown et al 2000, Viereck et al 2008), а также оттаивание верхней части вечной мерзлоты. Динамика оценивалась по скорости восстановления лесной экосистемы после пожара (Brown et al 2015). Предыдущие исследования демонстрируют не только высокую пространственную изменчивость, но и большая зависимость от экологических последствия лесных пожаров для множества факторов окружающей среды, включая сезонное таяние вечной мерзлоты, текстура почвы и влажность, а также сроки и интенсивность пожаров (Minsley et al 2016). Несмотря на выше, наше понимание продолжительности восстановления экосистемы после лесных пожаров все еще ограничено (Швецов и др. 2019), поскольку комплексные и междисциплинарные долгосрочные мониторинговые исследования в бореальных лесах сложны с точки зрения логистики.

Дендрозология, однако, может дать представление о уникальное временное разрешение, поскольку годовичные кольца деревьев могут позволяют реконструировать историю пожаров (МакБрайд 1983, (Стивринс и др., 2019). Недавний пример успешного использование годовичных колец в дендрозологии лесных пожаров является точное датирование стеблей, погребенных под мхом, для количественной оценки динамики толщины ASL и почвы после лесного пожара восстановление растительности в северной Сибири (Кнорре и др. 2019). Более того, новаторские дендрохронологические подходы объединили ежегодно решаемые и абсолютно датированные измерения ширины кольца со стабильными изотопными соотношениями для получения экофизиологических знаний во взаимодействиях деревьев и пожаров (Бегин и др. 2012, Батти-Паглия и др. 2014). Стабильные изотопы углерода и кислорода в древесная целлюлоза может отражать информацию о водопользовании, устьичной проводимости и фотосинтезе деревьев (МакЭрролл и Лоудер 2004). Несмотря на большой объем

Исследование стабильных изотопов годовичных колец деревьев в бореальной зоне вечной мерзлоты (Saurer et al 2004, Kirdyanov et al 2008, Сидорова и др. 2009, 2010, Тей и др. 2013, Чуракова (Сидорова) и др., 2019), только несколько исследований были посвящены влияние лесных пожаров на рост деревьев (Портер и др. 2009, Сидорова и др. 2009), и никто из них не оценил прямое и косвенное влияние восстановления экосистемы после пожара на изотопный состав годовичных колец деревьев.

Здесь мы объединяем дендрохронологические и стабильные Измерения изотопов углерода и кислорода для реконструкции влияния лесных пожаров и климата на радиальное рост и физиология лиственницы Гмелина (*Larix gmelinii*) (Rupr.) Rupr.) в зоне сплошной вечной мерзлоты Центральная Сибирь. Поэтому мы определяем вызванные лесными пожарами, межгодовые и многодесятилетние изменения в различных параметрах годовичных колец деревьев во время восстановления экосистемы. Мы также реконструировать динамику до и после пожара в различных компонентах экосистемы и связать наблюдаемые изменения в физиологии дерева на скорость восстановления вечная мерзлота ASL после лесных пожаров.

Материалы и методы

Наше место отбора проб находится в непрерывном Зона вечной мерзлоты в северной части Средней Сибири (64°13' с.ш., 100°28' в.д. и 215 м над уровнем моря). Этот регион характеризуется континентальным климатом с ярко выраженным внутригодовая амплитуда температуры между самым теплым (Тиюля = +16,6 °C) и самым холодный (Тянварь = -35,9 °C) месяцев, и в целом очень низкая Годовое количество осадков составляет 360 мм (рассчитано с 1929 год для метеорологической станции в Туре, которая (расположен примерно в 13 км от места отбора проб). Толщина вечной мерзлоты колеблется от 220 до 500 м.

(Браун и др., 1997), с сезонным ростом до двух метров таяние ASL. В естественном лесу преобладают Лиственница Гмелина (*Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.), которая хорошо приспособлены к суровым условиям окружающей среды Бореальная зона Сибири (Абаимов и др. 1997). Вегетационный период ограничен примерно 70-90 днями между концом мая и началом сентября (Брюханова и др. 2013, Шишов и др. 2016).

За исключением небольшого островка деревьев, в районе произошел крупный лесной пожар. 1896 год уничтожил большую часть лесного покрова в нашем исследовании площадь (рисунок 1(a)). Из-за площади >50 км² который был сожжен, и высокий уровень смертности деревьев, Лесной пожар 1896 года явно превзошел большинство недавних пожаров которые затрагивают 20 км², в среднем (Харук и Пономарев 2017, Пономарев и Пономарева 2018).

Хотя деревья, пережившие лесной пожар, крупнее чем те, которые были установлены впоследствии (рисунок 1(b)), После пожара насаждения гораздо гуще (таблица 1). Более высокая доля лишайников, включая несколько видов родов *Cladonia* и *Cetraria*, предполагает более сухие условия на более старый насаждение по сравнению с более молодым насаждением после пожара который в основном покрыт мхами, например, *Pleurozium* Шребери и *Hylocomium splendens* (Водопьянова 1976).

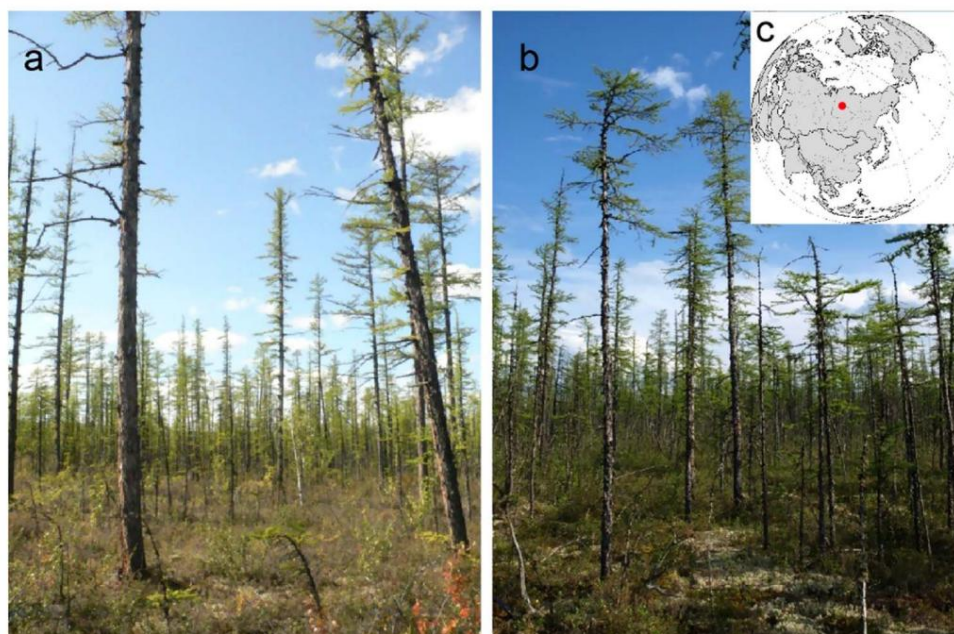


Рисунок 1. (а) Старые деревья, пережившие лесной пожар 1896 года, (б) послепожарный лиственный насаждение и (с) местоположение участка отбора проб в Центральной Сибири (красный круг).

Таблица 1. Характеристики древостоя и роста деревьев до и после лесных пожаров (ASL = активный слой почвы).

Подставка под дерево	Высота \pm СД, м	Диаметр \pm SD, см	Возраст дерева, годы	Плотность деревьев, H/га	Органический слой толщиной-высота, см	ASL толстый-высота, см
Предшествующий лесной пожар	16,0 \pm 1,3	25,9 \pm 3,2	168 \pm 13	400	< 9	57,7 \pm 18,6
После лесного пожара	8,0 \pm 0,8	9,9 \pm 1,0	95 \pm 6	5400	13,8 \pm 4,1	36,4 \pm 11,0

Для оценки региональной скорости изменения толщины ASL, вызванного лесными пожарами, мы провели полевые исследования. измерения сезонной глубины вечной мерзлоты оттепель на восьми участках, пострадавших от лесных пожаров в разные годы. В то время как последний пожар случился Всего за несколько недель до проведения измерений в почве предыдущие пожары произошли 1, 11, 15, 25, 60, 107 и 180 лет назад. Все места исследования характеризуются определенным Микрорельеф вечной мерзлоты, называемый «земляными буграми», характерен для этой местности. Такой микрорельеф узоры состоят из холмиков, соседствующих с чашеобразными впадины, которые образуются в результате циклов заморозания-оттаивания в пределах ASL (Кавахигаши и др. 2011 и ссылки Толщина ASL измерялась во второй половине вегетационного периода 2006 года отдельно для впадины и холмы вдоль 10-метровой трансекты в пределах каждый участок с интервалом 1 м (всего $n = 11$ позиций) со стальным шестом (интервал измерения 1 см, 1,2 м длина и диаметр 1 см). Для подтверждения наших данных мы дополнительно измеренная толщина ASL для случайных выбрано 7 холмов и 7 впадин в каждом исследовании сайт. Толщина ASL была получена как разница между измеренной общей глубиной протаивания и высота органического слоя (мохово-лишайникового слоя и органический слой почвы, накопленный на поверхности минеральной почвы). Толщина ASL, таким образом, относится только к

минеральная почва. Для тех же участков и точек трансекты мы Измерили содержание влаги на глубине 5 см в минерале почва. Образцы взвешивались, а подобразцы в трех повторностях высушивались в печи при температуре 105 °C в течение 48 часов для определения содержания полевой влаги в процентах от абсолютный сухой вес. Хотя эти дополнительные измерения были ограничены серединой июля и серединой августа, они являются репрезентативными для теплого сезона, потому что самая высокая скорость ежегодного таяния верхнего слой вечной мерзлоты формируется до середины июля (Прокушкин и др. 2005, Сауререт и др. 2016). Летом 2011 года на основном участке отбора проб было собрано по три-четыре керна с каждого дерева. из восьми доминирующих деревьев, переживших лесной пожар в 1896 г. (Кирдянов и др. 2008, 2018). Две лиственницы были срублено впоследствии и сделаны поперечные разрезы Высота ствола на момент пожара 0,3 м, следы пожара. Для лиственного насаждения, которое восстановилось после лесного пожара, мы собрал два ядра из одиннадцати случайно выбранных Доминирующие деревья. Для рентгена использовалось одно ядро с дерева. Денситометрия с помощью DENDRO-2003 (Schweingruber 1988). Полученные в результате измерения ширины годичного кольца (TRW) и максимальной плотности поздней древесины (MXD) были одновременно использовался для визуального перекрестного датирования, которое было статистически проверено COFECNA (версия 6.02 P). Отдельные серии TRW были стандартизированы

Отрицательные экспоненциальные функции, тогда как кубические сглаживающие сплайны с 50%-ным обрезанием частотной характеристики на $2/3$ длины индивидуального ряда использовались для удаления возрастного тренда в данных MXD. Были рассчитаны двувесовые устойчивые средние значения индивидуальных серий измерений для получения безразмерных хронологий индексов TRW и MXD. Коэффициенты корреляции между сериями (R_{bar}) и выраженный популяционный сигнал (EPS; Wigley et al 1984) использовались для характеристики общего поведения и внутренней силы сигнала индивидуальных хронологий.

Для оценки изменений в скорости накопления древесины на уровне двумерной поверхности ствола необработанные измерения TRW были преобразованы в прирост площади основания.

ment (BAI), и полученные серии BAI отдельных деревьев были усреднены отдельно для когорт до и после лесного пожара. BAI использовался в дополнение к необработанным и стандартизированным хронологиям TRW и MXD, поскольку он менее подвержен возрастным изменениям в геометрии деревьев (Fritts 1976) и, следовательно, не требует стандартизации/детрендинга (Biondi and Qaadan 2008).

Для анализа изотопов стабильного углерода и кислорода мы использовали материал из двух кернов пяти деревьев, переживших

пожар. После перекрестного датирования древесина каждого календарного года отдельных кернов годовых колец деревьев была разделена и объединена в соответствии с весом вклада каждого образца перед измельчением. Дальнейшие процедуры извлечения целлюлозы, подготовки образцов и измерения изотопного состава следовали этапам, описанным в Saurer et al (1997, 2016). Изотопные значения ($\delta^{18}O$ и $\delta^{13}C$) в целлюлозе выражены в дельта обозначение относительно международного справочника V-PDB для углерода и V-SMOW для кислорода. Данные по сырому изотопу углерода были скорректированы с учетом уменьшения атмосферного значения $\delta^{13}C$ из-за сжигания ископаемого топлива (эффект Сусса, Килинг, 1979). На основе значений $\delta^{13}C$ мы рассчитали внутреннюю эффективность использования воды (iWUE) согласно Фаркухару и Ричардсу (1984). Кроме того, отношения iWUE к BAI использовались для оценки того, как деревья адаптируются к изменяющимся факторам окружающей среды после возникновения лесных пожаров.

Для определения наиболее важных климатических факторов, контролирующих радиальный рост деревьев и изотопный состав, различные параметры годовых колец (TRW, MXD, BAI и $\delta^{13}C$ и $\delta^{18}O$) были сопоставлены со средними значениями месячной температуры и суммами осадков с ближайшей метеорологической станции в Туре, которая работает с 1929 года (WMO_ID = 24507). Также использовались средние значения летней температуры в июне-августе (T_s) и суммы зимних осадков с ноября по февраль предыдущего года (P_w). Для наблюдения за сдвигами реакции роста на климат были рассчитаны коэффициенты корреляции Пирсона для двух одинаково длинных, неперекрывающихся периодов: 1936–1964 и 1980–2009.

Хотя оба интервала характеризуются хорошим качеством и количеством данных, они представляют интервалы с разной скоростью роста годовых колец. Для анализа различий между средними значениями iWUE и BAI для различных

периодов роста деревьев, мы применили дисперсионный анализ (однофакторный ANOVA). Корреляционный анализ, тест Ша-пиро-Уилка W на нормальность перед ANOVA и сам ANOVA были выполнены в Statistica, версия 10 (StatSoft, Inc.).

Результаты

Радиальный рост

Данные годовых колец указывают на то, что разрушительный лесной пожар 1896 года вызвал импульс возобновления лиственницы, когда деревья достигли высоты 1,2 м (равной высоте отбора проб) в 1908–1927 годах (рисунок 2(a)). Как до, так и после лесного пожара деревья демонстрируют усиленный ювенильный рост, который устраняется стандартизацией (рисунки 2(b) и S1, доступны онлайн по адресу stacks.iop.org/ERL/15/034061/mmedia). Хронологии индекса TRW характеризуются высокой синхронностью годовых и многодесятилетних колебаний как для поколений деревьев до, так и после лесных пожаров, с высокой межсерийной корреляцией ($R_{bar} = 0,504$, $EPS > 0,85$ с 1873 года и $R_{bar} = 0,460$ с 1936 года) (рисунки 2(b), S1).

$$EPS > 0,85$$

Резкое снижение роста деревьев после лесного пожара хорошо выражено в необработанных и стандартизированных хронологиях TRW. Индексы радиального роста деревьев в период до лесного пожара ($0,95 \pm 0,24$, период 1923–1895) значительно снижаются до $0,54 \pm 0,12$ в 1896–1907 гг. с минимальным значением 0,31 в 1900 г., что составляет 38% по сравнению с последним годом до лесного пожара (0,82 в 1895 г.).

В период с 1908 по 1973 год индексы TRW колеблются вокруг среднего значения $1,20 \pm 0,27$, с общей тенденцией к росту в течение первых трех десятилетий восстановления после лесных пожаров и непрерывным снижением с середины 1950-х годов до конца 1973 года. В 1970-е годы, когда стандартизированный рост деревьев падает ниже среднего значения ($0,72 \pm 0,18$). Аналогичные тенденции наблюдаются для изменений BAI, вызванных лесными пожарами (рисунок 2(c)). Усиление темпов накопления древесины в течение последних двух десятилетий перед лесным пожаром сопровождается примерно десятилетним снижением BAI и непрерывным восстановлением с 1908 по 1930-е годы. Затем тенденция к росту сменяется тенденцией к снижению до конца 1970-х годов. В 1980-е годы и далее BAI колеблется около и ниже $100 \text{ мм}^2 \text{ год}^{-1}$ на дерево (рисунок 2(c)). Средний BAI молодого поколения деревьев после лесного пожара следует многодесятилетним тенденциям более старых деревьев, но в целом характеризуется в три раза более низкими значениями (1960–2010).

MXD пострадал от лесного пожара так же, как TRW и BAI (рисунок 3(a)). После лесного пожара MXD снизился с уровня до лесного

пожара $0,997 \pm 0,045 \text{ г см}^{-3}$ (1823–1895) до $0,888$ в 1899 году и оставался ниже среднего до 1903 года. С 1904 по 1972 год MXD показывает повышенные значения $1,059 \pm 0,098 \text{ г см}^{-3}$ с последующим снижением до $0,934 \pm 0,118 \text{ г см}^{-3}$ в 1974–2010 годах.

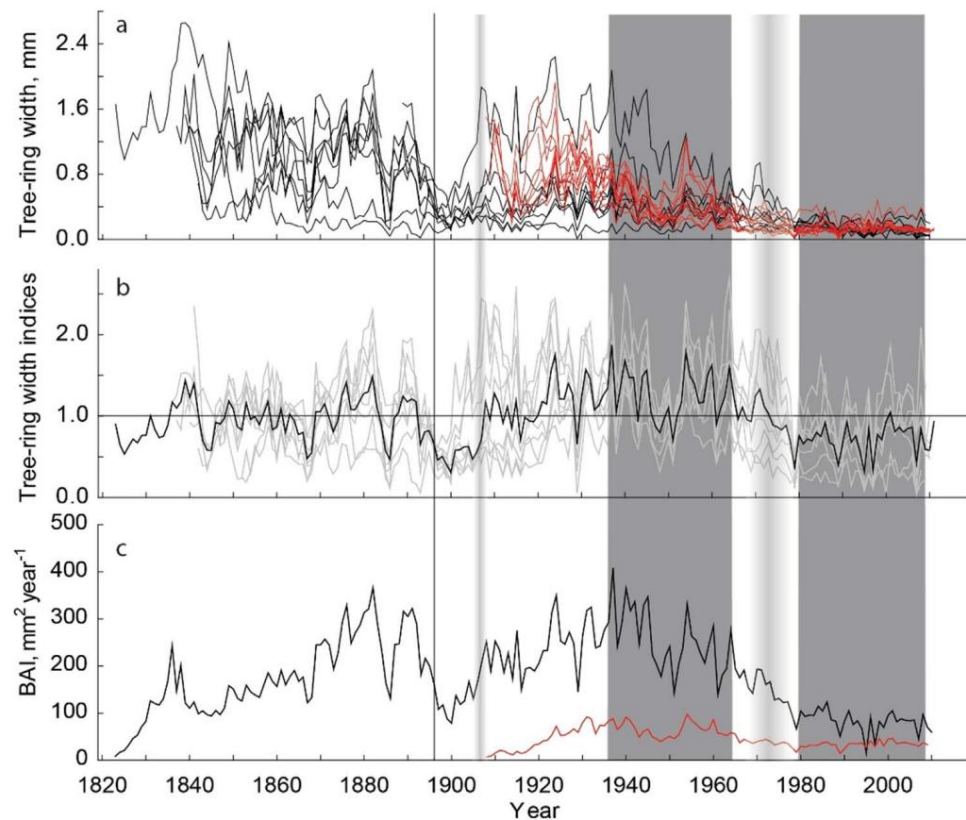


Рисунок 2. (a) Индивидуальные хронологии ширины годичных колец (TRW) до- (черный) и после-пожарной (красный) когорты, (b) индивидуальные (серый) и средние (черный) стандартизированные хронологии TRW, и (c) средний прирост площади основания (BAI) до- (черный) и после-пожарной (красный) когорты. Вертикальная линия относится к пожару 1896 года. Светло-серые оттенки показывают переходы между различными фазами восстановления экосистемы после пожара. Темные прямоугольники обозначают периоды дендроклиматического анализа.

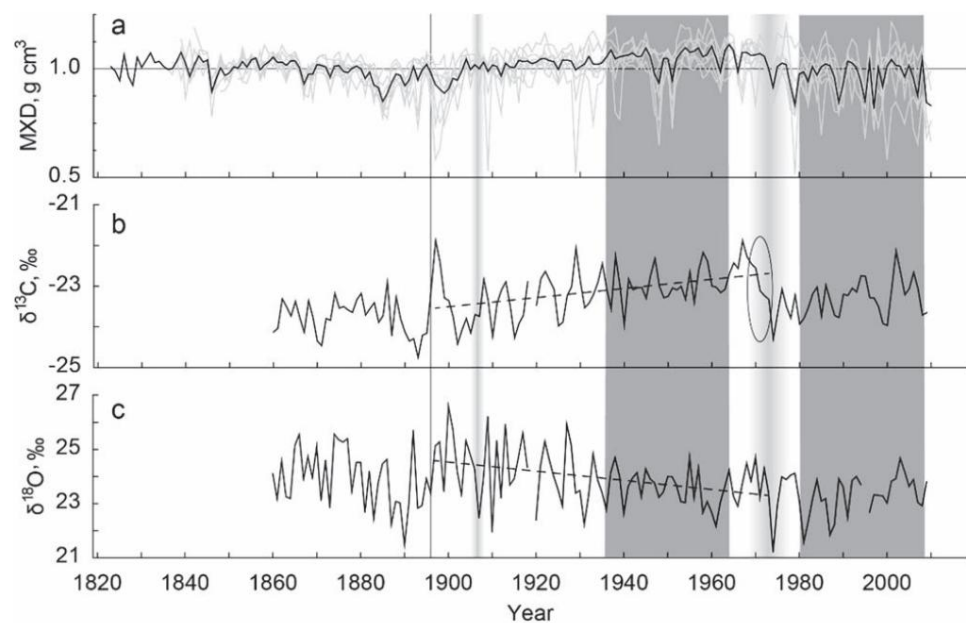


Рисунок 3. (a) Индивидуальные (серые) и средние (черные) стандартные хронологии максимальной поздней плотности древесины (MXD) деревьев до лесного пожара, (b) хронологии изотопов углерода и (c) кислорода. Эллипс выделяет период резкого снижения значений $\delta^{13}\text{C}$. Пунктирные линии показывают тенденции изотопных данных за период 1897–1973 гг., тогда как вертикальная линия относится к лесному пожару 1896 г. Светло-серые штриховки показывают переходы между различными фазами восстановления экосистемы после пожара. Темные прямоугольники обозначают периоды дендроклиматических анализов.

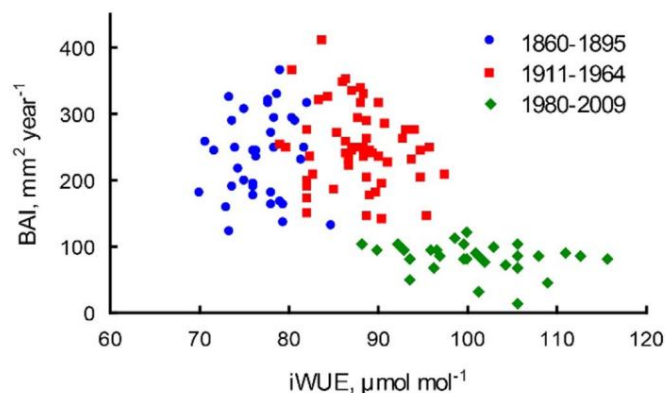


Рисунок 4. Связь между приростом площади основания (BAI) и внутренней эффективностью использования воды (iWUE). Синие круги представляют период до лесного пожара с 1860 по 1895 год, красные квадраты представляют период увеличения глубины ASL и усиленного роста деревьев в 1911–1964 годах, а зеленые ромбы представляют период мелкого ASL и замедленного роста деревьев в 1980–2009 годах.

Соотношения стабильных

изотопов Среднее значение соотношений стабильных изотопов углерода в целлюлозе годовичных колец деревьев до лесного пожара составляло $-23,75 \pm 0,43\text{‰}$ (период 1860–1895 гг.) (рисунок 3(б) и таблица S1). Лесной пожар вызвал увеличение $\delta^{13}\text{C}$ с $-24,16\text{‰}$ в предпожарном 1895 году до $-21,87\text{‰}$ в 1897 году и $-22,41\text{‰}$ в 1898 году. В последующие десятилетия наблюдается тенденция к увеличению значений изотопа С ($0,11\text{‰}$ за десятилетие, $p < 0,0001$) с 1897 по 1973 год, со средним значением $-23,11 \pm 0,57\text{‰}$ в целом. Период 1974–2009 годов начинается с довольно резкого снижения $\delta^{13}\text{C}$ до среднего значения $-23,32 \pm 0,45\text{‰}$, что близко к значениям до пожара.

В отличие от углерода, отношения стабильных изотопов кислорода показывают лишь незначительную немедленную реакцию на лесной пожар и значительное ($p < 0,001$) снижение на $0,169\text{‰}$ за десятилетие в период 1897–1973 гг., с аналогичными значениями до лесного пожара ($23,91 \pm 1,08\text{‰}$ в 1860–1895 гг.) и в 1974–2009 гг. ($23,30 \pm 0,79\text{‰}$) (рисунок 3(с)). Стандартное отклонение отношений стабильных изотопов кислорода, рассчитанное с 7-летним окном, значительно увеличивается с $1,1\text{‰}$ для 1860–1903 гг. до $1,7\text{‰}$ для короткого периода после пожара (1904–1914 гг.), что представляет собой самую высокую изменчивость, наблюдаемую за всю хронологию.

Связь BAI с внутренней эффективностью использования воды (iWUE) показана для трех периодов: до лесного пожара (1860–1895), период с высоким радиальным приростом (1911–1964) и с пониженным приростом (1980–2009) (рисунок 4). Периоды до и после пожара схожи по темпам накопления древесины (однофакторный дисперсионный анализ, $p = 0,316$), но существенно различаются по iWUE ($p < 0,01$). Период с 1980 по 2009 год характеризуется увеличением iWUE и значительным снижением BAI ($p < 0,01$).

Чувствительность роста к климату

Температурный эффект: корреляции между параметрами годовичных колец и ежемесячными климатическими данными указывают на довольно низкую зависимость радиального прироста деревьев от температуры в период 1936–1964 гг., когда наблюдалось повышенное производство древесины с июньскими температурами.

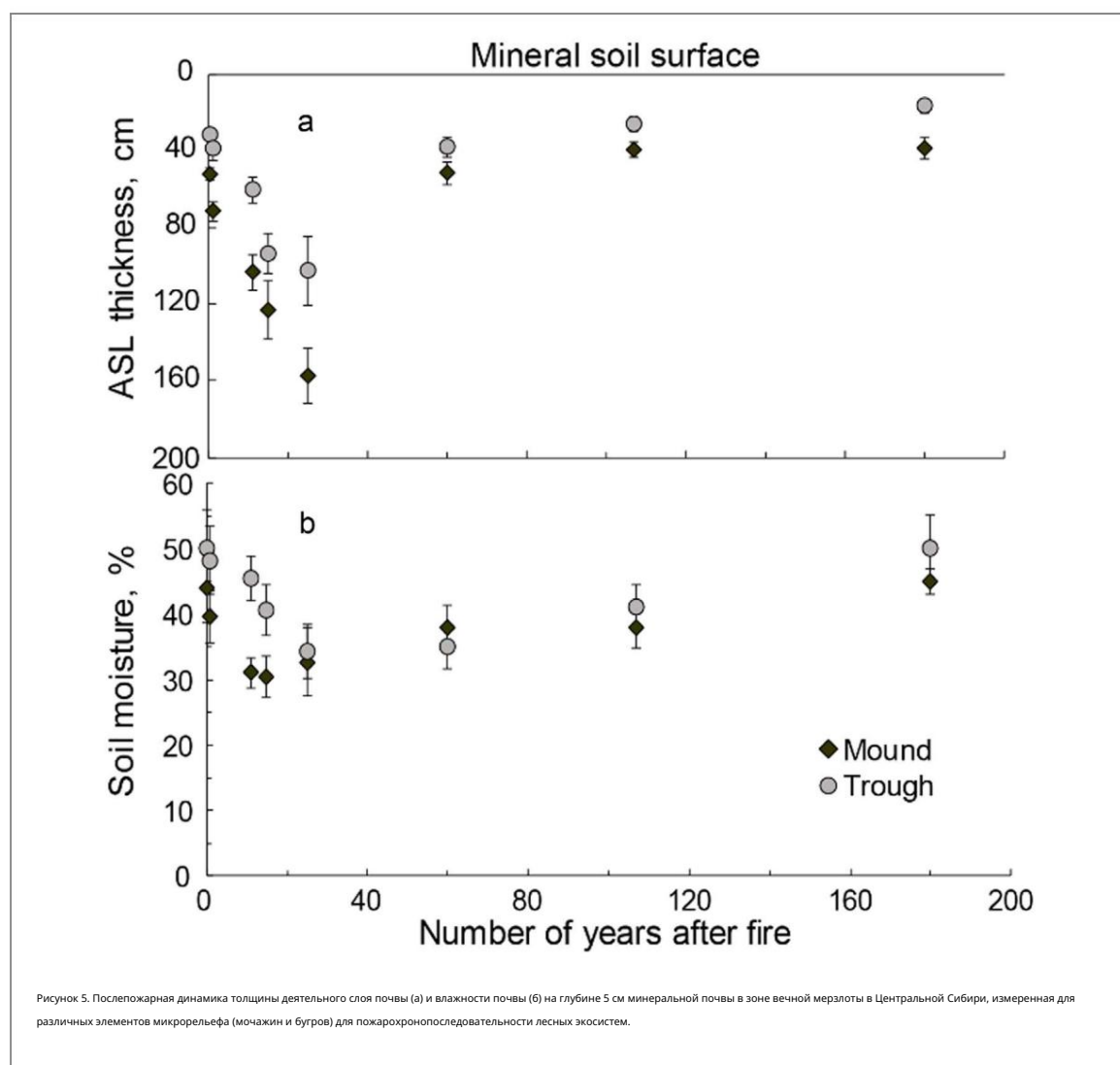
условия, влияющие на TRW ($r = 0,39$, $p < 0,05$), а также температура декабря предыдущего года ($r = 0,45$, $p < 0,05$) и текущего января ($r = 0,39$, $p < 0,05$), влияющие на $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{18}\text{O}$ соответственно

В период низкого радиального роста деревьев в 1980–2009 гг. роль температуры, особенно летом, возрастает. Все параметры годовичных колец положительно связаны со средней летней температурой, причем июнь особенно важен для TRW ($r = 0,42$, $p < 0,05$), MXD ($r = 0,40$, $p < 0,05$) и BAI ($r = 0,45$, $p < 0,05$), а июль — для $\delta^{13}\text{C}$ ($0,52$, $p < 0,01$). Напротив, температура предыдущего сезона в апреле оказывает отрицательное влияние на TRW, MXD и BAI (до $r = 0,51$, $p < 0,01$).

Эффекты осадков: В период 1936–1964 гг. на TRW и BAI отрицательное влияние оказывали предсезонные осадки (до $r = 0,56$, $p < 0,01$), тогда как на MXD положительное влияние оказывали месячные осадки в октябре ($p < 0,05$) и сентябре ($r = 0,48$, $p < 0,01$). Осадки предыдущего сезона также важны для $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{18}\text{O}$. На соотношения изотопов кислорода отрицательное влияние оказывали зимние ($r = 0,65$, $p < 0,01$) (в основном, декабрь и февраль) и июльские ($p < 0,05$) осадки, тогда как майские осадки положительно влияют на соотношения изотопов углерода и кислорода ($p < 0,05$). Июльские осадки также важны для $\delta^{18}\text{O}$ ($p < 0,05$). В период 1980–2009 гг. влияние предсезонных осадков на TRW, MXD, BAI и $\delta^{18}\text{O}$ уменьшается, но увеличивается положительная роль осадков июля и предыдущего октября ($p < 0,05$). Для $\delta^{13}\text{C}$ отрицательное влияние июльских осадков остается аналогичным для этого периода, но уменьшается положительное влияние на майские осадки и роль накопленного количества зимнего снега для $\delta^{18}\text{O}$.

Динамика ASL

Данные о глубине сезонного таяния вечной мерзлоты для хроноряды лесных экосистем, пострадавших от лесных пожаров от 0 до 180 лет назад, показывают большое и значительное увеличение глубины надземного уровня из-за выгорания наземной растительности и органического слоя.



(рисунок 5(a)). Глубина сезонного протаивания увеличивается примерно от 30 до 50 см до максимум 1,5–1,7 м в течение первых 30 лет после пожара. Постепенно развивающаяся наземная растительность покрывает поверхность почвы примерно через 20 лет после лесного пожара и продолжает накапливаться, усиливая изолирующий эффект. Таким образом, глубина ASL уменьшается и возвращается к глубине до лесного пожара, но только через 70–80 лет после пожара. Кроме того, существует большая разница в толщине ASL между насыпями и ложбинами, причем первые показывают большее таяние вечной мерзлоты до 157 ± 14 см по сравнению с ложбинами со 103 ± 18 см. Влажность минеральной почвы на глубине 5 см снижается до минимума в течение первых 20–30 лет после лесного пожара, а затем медленно восстанавливается (рисунок 5(b)). Холмики, как правило, более сухие, а влажность почвы в них снижается значительно быстрее после пожара, чем в ложбинах.

Обсуждение и выводы

Наши данные о динамике толщины ASL после лесного пожара и изменениях в параметрах годовичных колец деревьев показывают трехфазный процесс восстановления экосистем сибирских лесов после пожара (рисунок 5). В течение первой фазы,

Через 10–15 лет после лесного пожара 1896 года значения TRW, BAI и MXD снизились, в то время как $\delta^{13}C$ был выше, чем до пожара. В этот период сокращения радиального роста деревьев, который длился дольше, чем сообщалось ранее для района, расположенного немного севернее (Kharuk et al 2011), негативное воздействие пожара на рост и физиологию, по-видимому, является доминирующим. Хотя большинство лесных пожаров в высоких широтах Сибири являются низовыми (Conard et al 2002, Sofronov and Volokitina 2010), существует прямое тепловое повреждение хвои лиственницы. Кроме того, даже лесной пожар низкой интенсивности может нанести серьезный ущерб деревьям на вечной мерзлоте из-за поверхностной корневой системы в органическом слое почвы (Kajimoto et al 2003). Прямое повреждение корней лиственницы огнем может привести к полному уничтожению древостоя на больших территориях и серьезному нарушению для нескольких выживших деревьев. Непосредственное послепожарное увеличение $\delta^{13}C$ (рисунок 3(b)) отражает более низкую концентрацию CO_2 внутри листа, более высокую эффективность использования воды и, следовательно, меньшую дискриминацию деревьев в отношении более тяжелых изотопов углерода, что может быть вызвано закрытием устьиц или более быстрыми темпами фотосинтеза деревьев (McCarroll and Loader 2004). Однако низкий прирост годовичных колец (BAI) и MXD, частично зависящий от количества углеводов, на

вегетационный период (Rinne et al 2015b), свидетельствуют против усиленного фотосинтеза в первые годы после пожара. Таким образом, предположение о повреждении корней деревьев лесным пожаром, препятствующем водоснабжению, подтверждает гипотезу о закрытии устьиц и меньшей дискриминации $\delta^{13}\text{C}$ по Рубиско. Повышенные значения соотношений изотопов углерода в годовых кольцах деревьев в первые годы после лесного пожара 1896 года также могут быть связаны с усиленным использованием деревьями запасных углеводов с более тяжелым изотопным составом углерода из-за повреждения фотосинтетического аппарата (Rinne et al 2015a).

Вторая фаза примерно с 1908 года охватывает следующие шесть-семь десятилетий и совпадает с периодом увеличения толщины ASL и повышенного роста деревьев (рисунок 5). Термические условия почвы имеют большое значение для роста деревьев на вечной мерзлоте (Николаев и др. 2011, Брюханова и др. 2013, Чуракова (Сидорова) и др., 2016), а более глубокий ASL обычно способствует более быстрому росту деревьев из-за более высоких температур почвы у поверхности и более высокой доступности воды и питательных веществ (Кирдянов и др. 2013, Брюханова и др. 2015, Шишов и др. 2016). На нашем участке исследования благоприятный гидротермический режим почвы стимулировал успешную регенерацию лиственницы, развитие более глубоких корневых систем у выживших деревьев и более высокий радиальный рост деревьев. Интересно, что BAI увеличивался в течение первой половины периода до 1930-х годов и постепенно снижался впоследствии, что в целом отражает динамику ASL (рисунок 5(a)). Анализ климатической корреляции свидетельствует, что в этот период летние температуры лишь незначительно влияют на TRW и не оказывают никакого влияния на другие параметры годовых колец, что предполагает благоприятный температурный режим почвы для роста деревьев.

Положительная тенденция в годовых кольцах $\delta^{13}\text{C}$ к более тяжелым значениям в сочетании с тенденцией к снижению $\delta^{18}\text{O}$ в период более глубокого ASL может отражать увеличение скорости фотосинтеза с небольшими изменениями в проводимости устьиц, если предположить, что в основном изотопные фракционирования на уровне листьев доминируют над изотопными сигналами (Scheidegger et al 2000). Повышенная интенсивность фотосинтетической активности подтверждается более высоким накоплением древесины (рисунок 2), которое находится в диапазоне значений до пожара, хотя внутренняя эффективность использования воды значительно выше (рисунок 4). Увеличение значений изотопов углерода в годовых кольцах также может быть обусловлено вдыхаемым почвой CO_2 , который повторно усваивается лиственницами (Buchmann et al 1998). Вдыхаемый CO_2 довольно истощен по сравнению с атмосферным CO_2 , и поэтому изменение поглощения с течением времени может привести к тенденциям усваиваемого углерода. Однако этот эффект оказался значительным вблизи почвы и, следовательно, не должен влиять на изотопное соотношение лиственницы после ювенильной фазы. В связи с тем, что значения $\delta^{18}\text{O}$ растительных тканей частично отражают изотопный состав исходной воды (Roden et al 2000), интерпретация изотопных соотношений кислорода в кольцах деревьев в зоне вечной мерзлоты осложняется способностью деревьев использовать более легкую воду при расщеплении и впитывании влаги (Scheidegger et al 2000, Saurer et al 2016). Тенденция к снижению $\delta^{18}\text{O}$ также может указывать на возрастающую роль поставок талой воды для деревьев. Это дополнительно подтверждается сильной отрицательной связью между $\delta^{18}\text{O}$ и зимними осадками в период глубокого ASL и усиленного роста деревьев (таблица S1). Повышенная изменчивость соотношений стабильных изотопов кислорода в кольцах деревьев в первые годы восстановления после пожара с 1904 по 1920 год может отражать различные количества обедненной талой и обогащенной дождевой воды (Saurer et al 2016), в то время как неразвитый и неоднородный наземный растительный покров, все еще восстанавливающийся после лесного пожара, не способен перехватывать дождевую воду. Таким образом, в этот период водоснабжение деревьев в основном зависит от летних условий, когда недостаток воды в сухое лето может компенсироваться более высоким использованием воды вечной мерзлоты (таблица S1). Важно, что рост деревьев и изотопный состав во многом зависят от зимних и предвегетационных осадков. Хотя влажность почвы относительно низкая (рисунок 5(b)), влияние летних осадков на рост деревьев не выражено, что подразумевает более легкий доступ атмосферной воды к почве и дереву.

Третья фаза, период снижения радиального роста деревьев с 1970-х годов, характеризуется более тонким ASL из-за восстановленной наземной растительности и более высоким летним климатическим ограничением роста деревьев (таблица S1). Низкие значения изотопов углерода, связанные с низким BAI (рисунок 4), свидетельствуют о снижении скорости фотосинтеза, вызванном низкой температурой почвы и затрудненным водоснабжением из-за мелкого ASL и низких температур почвы (рисунок 5). Резкое снижение $\delta^{13}\text{C}$ в начале 1970-х годов, вероятно, связано с переломным моментом в адаптации лиственницы к почвенным условиям, которые становятся похожими на те, что были в период до лесных пожаров. Это быстрое изменение может быть, например, связано с отмиранием частей корней из-за более мелкого ASL (Knorr et al 2019). Увеличение iWUE и снижение накопления древесины (BAI) (рисунок 4) демонстрируют снижение скорости фотосинтеза в результате адаптации к более прохладным почвенным условиям. Для этого периода мы предполагаем полное восстановление лесной экосистемы после лесного пожара. Однако BAI более молодых деревьев после пожара все еще ниже, чем базальный прирост когорты до лесного пожара, как недавних, так и в аналогичном возрасте деревьев до лесного пожара в прошлом (рисунок 3), что свидетельствует о еще более длительном влиянии лесных пожаров на накопление углерода в лесу. С другой стороны, низкие скорости накопления углерода отдельными деревьями компенсируются более высокой плотностью насаждения (таблица 1), что подтверждает важность траектории для восстановления экосистемы после лесного пожара (Alexander et al 2012, 2018).

Результаты нашего дендроклиматического анализа показывают временные изменения реакции роста деревьев на климатические переменные (рисунки 4, 5) и раскрывают стратегии адаптации деревьев на разных фазах роста деревьев до лесного пожара и восстановления экосистемы. Изменения в климатической реакции годовых колец после пожара должны не только указывать на реакцию на климатические условия, но и на реакцию на повреждение экосистемы. Например, в период до пожара деревья адаптировались к более прохладным почвенным условиям, что привело к более глубокому ASL и более высокому радиальному росту. После пожара деревья адаптировались к более теплым почвенным условиям, что привело к более мелкому ASL и более высокому радиальному росту. Однако в период восстановления экосистемы деревья адаптировались к более прохладным почвенным условиям, что привело к более глубокому ASL и более высокому радиальному росту. Таким образом, дендроклиматический анализ может быть использован для выявления изменений в климатической реакции годовых колец после пожара и для понимания механизмов адаптации деревьев к изменениям в почвенных условиях.

лесным пожаром должны быть исключены из анализа, что является обычной практикой в дендроклиматологии. С другой стороны, четко определенные сигнатуры, вызванные лесным пожаром, в нескольких параметрах годовичных колец могут помочь в обнаружении и реконструкции истории пожара даже для деревьев, насаждений и экосистем без четкого обнаружения повреждений от пожара, таких как шрамы от пожара.

Наша реконструкция истории лесной экосистемы на вечной мерзлоте после лесных пожаров свидетельствует о многодесятилетнем влиянии лесных пожаров на толщину ASL, наземную растительность и рост деревьев. Этот эффект хорошо выражен в изменчивости всех параметров годовичных колец, включая соотношения стабильных изотопов. Было также показано, что данные $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{18}\text{O}$ обеспечивают дополнительную ценность для понимания физиологической реакции деревьев на воздействие лесных пожаров в Южной Европе (Battipaglia et al 2014, Niccoli et al 2019) или даже демонстрируют экологические и физиологические последствия дефицита огня для деревьев на западе Соединенных Штатов (Voelker et al 2019). Наше исследование, впервые проведенное в бореальной зоне, демонстрирует возможности для раскрытия взаимодействий лесных пожаров, климата, вечной мерзлоты и деревьев при использовании изотопов годовичных колец. Аналогичные исследования необходимо распространить на различные виды деревьев в зоне вечной мерзлоты бореальных лесов.

Благодарности

Данное исследование было поддержано Российским научным фондом (проект РНФ 18-14-00072), а изотопы в кольцах деревьев были измерены в рамках совместного исследовательского проекта Швейцарского национального научного фонда SCOPES (IZ73ZO_128035/1) и проекта SNF 182092. Мы благодарим анонимных рецензентов за их комментарии и предложения, которые улучшили рукопись.

Заявление о доступности данных

Данные, подтверждающие выводы настоящего исследования, можно получить у соответствующего автора по обоснованному запросу.

ORCID идентификаторы

Ольга В. Чуракова (Сидорова) <https://orcid.org/0000-0002-1687-1201>

Марина В Фонти <https://orcid.org/0000-0002-2415-8019>

Ульф Бюнтген <https://orcid.org/0000-0002-3821-0818>

Ссылки

- Абаимов А.П., Бондарев А.И., Зырянова О.А. и Шитова С.А. 1997 г. Полярные леса Красноярского края (Новосибирск: Наука) (в сб. Русский)
- Александр HD, Мак MC, Гетц S, Лоранти MM, Бек PSA, Эрл К., Зимов С., Давыдов С. и Томпсон CC 2012 Углерод

Модели накопления в ходе послепожарной сукцессии в Лиственничные леса Каяндера (*Larix sibirica*) Сибири Экосистемы 15 1065–82

- Александр HD, Натали SM, Лоранти MM, Людвиг SM, Спектор VV, Зимов S, Давыдов, Зимов N, Трухильо I и Мак MC 2018 Влияние повышенной интенсивности ожогов почвы на возобновление лиственничного леса на вечномерзлых почвах крайнего северо-востока Сибири Лесное экологическое управление 417 144–53
- Amiro BD et al 2006 Влияние возраста насаждений после пожара на энергетический баланс бореальных лесов Agric. Forest Meteorol. 140 41–50
- Andela N et al 2017 Сокращение площади пожаров в мире из-за деятельности человека Science 356 1356–62
- Баттипалья Г., Струмия С., Эспозито А., Джудитта Е., Сириньяно С., Альтьери С. и Рутильяно Ф.А. 2014 Влияние предписанного выжигания на *Pinus halepensis* Mill., выявленное с помощью дендрохронологического и изотопного анализа. Лесная экология. Управл. 334 201–8
- Бегин Р., Керубини П., Баттипалья Г., Зигвольф Р., Заурер М. и Бовио Г. 2012 Пост годовичных колец и стабильные изотопы (^{13}C и ^{15}N) обнаруживают влияние лесных пожаров на физиологические процессы деревьев в *Pinus sylvestris* L. Деревья 25 627–36
- Бюнди Ф. и Каедан Ф. 2008 Теоретически обоснованный подход к стандартизации годовичных колец: определение биологической тенденции по ожидаемому приросту площади основания Tree—Ring Res. 64 81–96
- Буланже И., Готье С. и Бертон П.Дж. 2014 г. Усовершенствование моделей, прогнозирующих будущие режимы пожаров в Канаде с использованием зон однородного режима пожаров. Can. J. Res. 44 365–76
- Браун ДРН, Йоргенсон М.Т., Дуглас Т.А., Романовский В.Е., Килланд К., Хемстра К., Ойскирхен Э.С. и Рюсс Р.В. 2015 Взаимодействие эффектов лесных пожаров и климата на деградацию вечной мерзлоты в низинных лесах Аляски. Журнал геофизических исследований. Биогеоск. 120 1619–37
- Браун Дж., Феррианс О.Дж. младший, Хегинботтом Дж.А. и Мельников Е.С. 1997 Циркум-арктическая карта вечной мерзлоты и состояния грунтового льда (Вашингтон, округ Колумбия: США: Геологическая служба совместно с Циркум-Тихоокеанским советом по энергетике и минеральным ресурсам) Серия циркум-тихоокеанских карт CP-45, масштаб 1:10 000 000, 1 лист Браун
- Дж., Хинкель К.М. и Нельсон Ф.Э. 2000 Программа мониторинга циркумполярного активного слоя (CALM): исследовательские проекты и начальные результаты Полярная геогр. 24 166–254
- Брюханова М.В., Фонти П., Кирдянов А.В., Зигвольф RTW, Саурер М., Почебыт Н.П., Чуракова (Сидорова) О.В. и Прокушкин А.С. 2015 Реакция $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$ и анатомии клеток годовичных колец лиственницы Гмелина на различную глубину активного слоя почвы Дендрохронология 34 51–9
- Брюханова М.В., Кирдянов А.В., Прокушкин А.С. и Силкин П.П. 2013 Особенности ксилогенеза у лиственницы даурской *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr., произрастающей на вечномерзлых почвах Средней Сибири. Рус. Дж. Экол. 44 361–6
- Бухман Н., Хинкли Т.М. и Элерингер Дж.Р. 1998 Углерод динамика изотопов в *Abies amabilis* в Каскадах Can. J. For. Res. 28 808–19
- Кейбл Дж. М., Огл К., Болтон Р. В., Бентли Л. П., Романовский В., Ивата Х., Харазоно Й. и Велкер Дж. 2014 Тяние вечной мерзлоты влияет на транспирацию бореальных листопадных растений за счет увеличения содержания почвенной воды, более глубокого оттаивания и более теплой почвы Экогидрол. 7 982–97
- Certini G 2005 Влияние пожара на свойства лесных почв: обзор Oecologia 143 1–10
- Chapin FS et al 2000 Арктические и бореальные экосистемы западной части Северной Америки как компоненты климатической системы Global Change Biol. 6 211–23
- Чуракова (Сидорова) О.В. 2019 Годичные кольца деревьев в Сибири и индикаторы стабильных изотопов как индикаторы изменений температуры и влажности после крупных стратосферных вулканических извержений Клим. Прошлое 15 685–700
- Чуракова (Сидорова) О.В. et al 2016 Применение эко-Физиологические модели климатической интерпретации $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{18}\text{O}$, измеренных в годовичных кольцах лиственницы сибирского Дендрохронолога 39 51–9
- Конрад С.Г., Сухинин А.И., Стокс Б.Дж., Кахун Д.Р., Давиденко Е.П. и Иванова Г.А. 2002 Определение эффектов

- площадь выжженных участков и интенсивность пожара на углеродный цикл и выбросы в Сибири Климатические изменения [55 197–211](#)
- Doerr SH и Santin C 2016 Глобальные тенденции в области лесных пожаров и их последствий воздействия: восприятие и реальность в меняющемся мире Фил. Перевод Р. Соц. Б [371 20150345](#)
- Фаркуар Г. и Ричардс Р. 1984 Изотопный состав углерода растений коррелирует с эффективностью использования воды генотипами пшеницы. Aust. J. Plant Physiol. [11 539–52](#) Фланниган MD, Кантина AS, де Гроот WJ, Уоттон M, Ньюберри А. и Гоуман Л.М. 2013 Глобальная интенсивность лесных пожаров в сезоне 21 века. Лесная экология. Управление. [294 54–61](#)
- Форкель М., Дориги В., Ласслоп Г., Чувиело Е., Хантсон С., Хайль А., Teubner I, Thonicke K и Harrison SP 2019 Последние мировые и региональные тенденции в области выжженных площадей и их компенсирующие экологические меры контроля. Сообщения по экологическим вопросам [1 051005](#)
- Фриттс ХК 1976 Кольца деревьев и климат (Лондон: Academic)
- Гарсия-Ласаро Дж.Р., Морено-Руис Х.А., Рианьо Д. и Арбело М. 2018 г. Оценка площади выжженных бореальных лесов северо-восточной Сибири на основе долгосрочных записей данных (LTDR) временных рядов 1982–2015 гг. Remote Sens. [10 940](#)
- Гибсон SM, Часмер Л.Е., Томпсон Д.К., Куинтон В.Л., Флэнниган, Мариленд и Олфельдт, Д. 2018 Лесной пожар как основная причина недавнего таяния вечной мерзлоты в бореальных торфяниках. Национальное сообщество [9 3041](#)
- Хельбиг М., Паппас К. и Соннетаг О. 2016 Таяние вечной мерзлоты и лесные пожары: одинаково важные факторы изменений бореального древесного покрова на таежных равнинах, Канада Geophys. Res. Lett. [43 1598–606](#)
- Джафаров Э.Э., Романовский В.Э., Дженет Х., МакГвайр А.Д. и Марченко С.С. 2013 Влияние пожара на термическую устойчивость вечной мерзлоты в низинных и горных чернооловых лесах внутренней Аляски в условиях изменяющегося климата. Письмо по охране окружающей среды [8 035030](#)
- Кадзимото Т., Мацуура Ю., Осава А., Прокушкин А.С., Софронов М.А. и Абаимов А.П. 2003 Развитие корневой системы деревьев лиственницы Гмелина под влиянием микромасштабных условий вечномерзлых почв Центральной Сибири Растение Почва [255 281–92](#)
- Кавакигаши М., Прокушкин А. и Сумида Х. 2011 Влияние пожара на высвобождение растворенных веществ из органических горизонтов под лиственным лесом в Среднесибирская мерзлота Geoderma [166 171–80](#)
- Килинг CD 1979 Эффект Зюсса: 13углерод-14углерод Взаимосвязи Окружающая среда [2 229–300](#)
- Харук В.И., Пономарев Е.И. 2017 Пространственно-временные характеристики частоты лесных пожаров и относительной площади пожаров в лиственных лесах Средней Сибири Экологический журнал [48 507–12](#) Харук В.И., Рэнсон К.Дж., Двинская М.Л. и Им С.Т. Лесные пожары в 2011 г. Сообщества с преобладанием лиственницы северной сибирской. Письмо о разрешении [6 045208](#) Кирдянов А.В., Пьерматтей А., Коларж Т., Рыбничек М., Крушич П.Ю., Николаев АН, Рейнген Ф и Бюнтген У 2018 Заметки об оптимальной стратегии отбора проб в дендроклиматологии Дендрохронология [52 162–6](#)
- Кирдянов А.В., Прокушкин А.С., Табакова М.А. 2013 Годичный прирост лиственницы Гмелина в контрастных локальных условиях севера Средней Сибири Дендрохронология [31 114–9](#) Кирдянов А.В., Трейте К.С., Николаев А., Хелле Г. и Шлезер Г.Х. 2008 Климатические сигналы в ширине годичных колец, плотности древесины и $\delta^{13}C$ лиственниц в Восточной Сибири (Россия) Химия и геол. [252 31–41](#)
- Кнорре А.А., Кирдянов А.В., Прокушкин А.С., Крушич П.Дж. и Бюнтген У 2019 Реконструкция долгосрочного влияния лесных пожаров на динамику деятельного слоя вечной мерзлоты в Центральной Сибири на основе годичных колец. Sci. Total Environ. [652 314–9](#)
- Кестер Э., Кестер К., Бернингер Ф., Аалтонен Х., Чжоу Х и Пумпанен Дж. 2017 Потоки углекислого газа, метана и закиси азота от хронопоследовательности пожаров в субарктических бореальных лесах Канады Sci. Total Environ. [601–602 895–905](#)
- МакКау JR 1995 Активные изменения слоя (1968–1993) после лесотундровый пожар около Инуиква, Северо-Западные территории, Канада, Арктическая альпийская съемка. [27 323–36](#)
- Макбрайд Дж. Р. 1983 Анализ годичных колец деревьев и следов пожара для установления источника возгорания история Древесный ринг Бык. [43 51–67](#)
- МакКэрролл Д. и Лоудер Н. Джерси 2004 Стабильные изотопы в кольцах деревьев Кв. Научный обзор [23 771–801](#)
- Minsley BJ, Pastick NJ, Wylie BK, Brown DRN и Kass MA 2016 Доказательства неравномерной деградации вечной мерзлоты после пожара в бореальных ландшафтах. Журнал геофизических исследований Земли, [121, 320–35](#) Мур П.Д. 1996 Ущерб от пожаров загрязняет наши леса Природа [384 312–3](#) Никколи Ф., Эспозито А., Альтьери С. и Баттипальи Г. 2019 Влияние интенсивности пожара на экофизиологические реакции Pinus pinaster Alt Front. Plant Sci. [10 539](#) Николаев А.Н., Федоров П.П. и Десяткин А.Р. 2011 Эффект Влияние гидротермических условий многолетнемерзлых почв на радиальный прирост лиственницы и сосны Центральной Якутии. Современные проблемы экологии [4 140–9](#)
- Пономарев Е.И., Харук В.И. и Рэнсон К.Дж. 2016 Динамика лесных пожаров в сибирских лиственных лесах Леса [7 125](#) Пономарев Е.И., Пономарева Т.В. 2018 Влияние послепожарных температурных аномалий на сезонное протаивание почв в зоне многолетней мерзлоты Средней Сибири по дистанционным данным // Современные проблемы экологии и гидрологии. [11.420–7](#) . Портер Т.Дж., Писарик М.Ф.Дж., Кокель С.В. и Эдвардс TWD 2009 г. Климатические сигналы в $\delta^{13}C$ и $\delta^{18}O$ годичных колец белой ели в районе дельты реки Маккензи, северная часть Канадской Арктики. Антаркт. Альп. Рез. [41 497–505](#)
- Прокушкин АС, Каджимото Т, Прокушкин СГ, Макдауэлл УХ, Абаимов А.П. и Мацуура Я. 2005 Климатические факторы Влияние потоков растворенного органического углерода из лесной подстилки в зоне вечной мерзлоты в сибирском водоразделе Can. J. Лесная рез. [35 2130–40](#)
- Ринне КТ, Зауер М, Кирдянов А.В., Брюханова М.В., Прокушкин А.С., Чуракова (Сидорова) О.В. и Зигвольф Р.Т.В. 2015a Изучение реакции углеводов хвои сибирской лиственницы на климат с использованием специфического для соединений $\delta^{13}C$ и концентрационного анализа. Окружающая среда клеток растений. [38 2340–52](#)
- Ринне КТ, Зауер М, Кирдянов А.В., Лоадер Н, Брюханова М.В., Вернер Р. и Зигвольф Р.Т.В. 2015b Связь между соотношением изотопов углерода в игольчатом сахаре и годичными кольцами лиственницы в Сибири. Физиология деревьев. [35:1192–205](#) Роден Дж. С., Лин Г. и Элерингер Дж. Р. 2000 Механистическая модель для интерпретации изотопных соотношений водорода и кислорода в древесной целлюлозе. Геохимия. Космохимия. Acta [64 21–35](#) Зауер М., Борелла С., Швайнгрубер Ф. и Зигвольф Р. 1997 Стабильные изотопы углерода в кольцах деревьев бука: климатические и связанные с местоположением влияния Деревья [11 291–7](#) Зауер М., Кирдянов А.В., Прокушкин А.С., Ринне К.Т. и Siegwolf RTW 2016 Влияние обратной климато-изотопной зависимости в почвенной воде на кислородно-изотопный состав Larix gmelinii в Сибири New Phytol. [209 955–64](#)
- Saurer M, Siegwolf R и Schweingruber FH 2004 Дискриминация изотопов углерода указывает на улучшение эффективности использования воды деревьями в Северной Евразии за последние 100 лет Glob. Change Biol. [10 2109–21](#)
- Шайдеггер И., Зауер М., Бан М. и Зигвольф Р. 2000 Linking стабильные изотопы кислорода и углерода с устьичной проводимостью и фотосинтетической способностью: концептуальная модель Экология [125 350–7](#)
- Шишов В.В., Тычков И.И., Попкова М.И., Ильин В.А., Брюханова М.В., Кирдянов А.В. 2016 VS-осциллограф: новый инструмент для параметризации радиального прироста деревьев с учетом климатических условий Дендрохронология [39 42–50](#) Шур Ю.Л. и Йоргенсон М.Т. 2007 Закономерности формирования и деградации вечной мерзлоты в связи с климатом и экосистемами. Перигляциальный процесс вечной мерзлоты. [18 7–19](#) Швецов Е.Г., Кукавская Е.А., Буряк Л.В. и Барретт К. 2019 Оценка восстановления растительности после пожаров в Южной Сибири с использованием дистанционных наблюдений // Письма об экологических исследованиях. [14 055001](#)
- Сидорова О.В., Зигвольф Р.Т.В., Зауер М., Науэрбаев М.М., Шашкин А.В., Ваганов Е.А. 2010 Пространственные закономерности изменения климата на севере Евразии, отраженные в сибирских

- Параметры годовичных колец лиственницы и стабильные изотопы Glob. Change Biol. [16](#) 1003–18
- Сидорова О.В., Зигвольф Р.Т.В., Заурер М., Шашкин А.В., Кнорре А.А., Прокушкин А.С. и Кирдянов А.В. 2009 Тенденции столетних годовичных колец и стабильных изотопов *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr. свидетельствуют об увеличении дефицита воды на сибирском севере? *Экология* [161](#) 825–35
- Софронов М.А. и Волохитина А.В. 2010 Экология лесных пожаров в Зона сплошной вечной мерзлоты Экосистемы вечной мерзлоты: Сибирские Лиственничные леса, экологические исследования под ред. А. Осавы и др. Том 209 (Дордрехт: Springer), стр. 59–82.
- Соджа А.Дж., Чебакова Н.М., Френч Н.Х., Фланниган МД, Шугарт ХХ, Стокс Б.Дж., Сухинин А.И., Парфенова Е.И., Чапин Ф.С. III и Стэкхаус П.В. младший 2007 Изменение бореальных лесов, вызванное климатом: прогнозы в сравнении с текущими наблюдениями. Глобальные изменения планеты [56](#) 274–96 Стивиринс
- Н и др. 2019 Интеграция данных о следах пожара, древесном угле и спорах грибов для изучения пожаров в бореальных лесах Северной Европы Голоцен [29](#) 1480–90
- Сугимото А., Янагисава Н., Найто Д., Фудзита Н. и Максимов Т.С. 2002 Значение вечной мерзлоты как источника воды для растений восточносибирской тайги Экологическое исследование [17](#) 493–503 Тей С., Сугимото А., Ененобу Х., Ямазаки Т. и Максимов Т.С. 2013 Реконструкция влажности почвы за последние 100 лет в Восточной Сибири с использованием δ 13C годовичных колец лиственницы. Журнал Geophys. Res. Biogeosci. [118](#) 1256–65
- Турецкий МР, Кейн ЕС, Харден JW, Оттмар RD, Манис КЛ, Хой Э. и Касишке Э.С. 2011 Недавнее ускорение сжигания биомассы и потерь углерода в лесах и торфяниках Аляски Nat. Geosci. [4](#) 27–31
- Вирек Л.А. и Шандельмейер Л.А., 1980 г. Последствия пожара на Аляске и соседняя Канада: обзор литературы BLM-Alaska Технический отчет 6 Внутренние дела, Бюро по управлению земельными ресурсами, США Департамент внутренних дел Вирек Л.А., Вердин-Пфистерер Н.Р., Адамс П.С. и Есикава К. 2008 Влияние лесных пожаров и строительства противопожарной полосы на годовую глубину оттаивания в вечномерзлых лесах черной ели во внутренней части Аляски: 36-летняя история восстановления. Труды Девятой международной конференции по вечной мерзлоте, стр. 1845–50.
- Водопьянова Н.С. 1976 Растительность Путораны под ред. Л.И. Малышева Флора Путорана. Новосибирск: Наука. С. 11–31.
- Фелькер С.Л., Мершель АГ, Мейнцер ФК, Ульрих ДЕМ, Spies TA и Still CJ 2019 Дефицит пожаров повысил чувствительность к засухе в сухих хвойных лесах: частота пожаров и данные об изотопах углерода в годовичных кольцах деревьев в Центральном Орегоне. Изменение Биол. [25](#) 1247–62
- Уолдроп МП и Харден Дж. В. 2008 Интерактивные эффекты лесного пожара и вечная мерзлота на микробные сообщества и почвенные процессы в лесу черной ели на Аляске Glob. Change Biol. [14](#) 2591–602 Walker X Jet al 2019
- Увеличение лесных пожаров угрожает историческому стоку углерода в почвах бореальных лесов Nature [572](#) 520–3
- ван дер Верф Г.Р., Рандерсон Дж.Т., Джильо Л., Коллатц Г.Дж., Касибхатла PS и Арельяно AF Jr 2006 Межгодовая изменчивость глобальных выбросов при сжигании биомассы с 1997 по 2004 гг. Атмосферная химия и физика [6](#) 3423–41 Wigley TML, Briffa
- KR и Jones PD 1984 О среднем значении коррелированных временных рядов с применением в дендроклиматологии и гидрометеорологии J. Clim. Appl. Метеорол. [23](#) 201–13