

УДК 630*561.24:582.632.2

КЛИМАТИЧЕСКИ ОБУСЛОВЛЕННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАДИАЛЬНОГО ПРИРОСТА БЕРЕЗЫ ПУШИСТОЙ В КРИОЛИТОЗОНЕ СРЕДНЕЙ СИБИРИ¹

© 2021 г. М. В. Фонти^{а, *}, А. С. Прокушкин^{а, б}

^аСибирский федеральный университет, просп. Свободный, 79, Красноярск, 660041 Россия

^бИнститут леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, ФИЦ КНЦ СО РАН,
Академгородок, 50, стр. 28, Красноярск, 660036 Россия

*E-mail: mbryukhanova@sfu-kras.ru

Поступила в редакцию 24.11.2020 г.

После доработки 02.03.2021 г.

Принята к публикации 03.06.2021 г.

Ожидается, что прогнозируемые изменения климата окажут наиболее сильное воздействие на высокоширотные лесные экосистемы. В частности, потепление климата в бореальной зоне окажет влияние на пожарный режим территории, что вызовет изменения в динамике лесной растительности, с возможным преобладанием молодых насаждений и замещением состава древесных пород (голосеменных на покрытосеменные). В силу относительно короткой продолжительности жизни (десяtkи лет по сравнению с сотнями лет у хвойных) и сложным процессом перекрестного датирования лиственных виды деревьев северных территорий редко использовались в дендроклиматических исследованиях. В данной работе приводится анализ климатически обусловленной динамики радиального роста березы пушистой (*Betula pubescens* Ehrh.), произрастающей на трех участках в криолитозоне Средней Сибири. Полученные результаты показали различия во внутрисезонном сигнале, обусловленные как возрастом древостоев, так и эдафическими условиями произрастания.

Ключевые слова: *Betula pubescens* Ehrh., годовичное кольцо, климатические и эдафические факторы.

DOI: 10.31857/S0024114821050041

Повышение температуры воздуха является причиной изменения пожарного режима бореальных лесов (Gillet et al., 2004), вызывая увеличение площадей и интенсивности пожаров в Северной Америке (Gillet et al., 2004; Kasischke, Turetsky, 2006) и Северной Евразии (Hayes et al., 2011; Kharuk et al., 2013; Ponomarev et al., 2016; Knorre et al., 2019). Лесные пожары ежегодно охватывают значительные территории криолитозоны Сибири (Kharuk et al., 2013; Ponomarev et al., 2016) и оказывают значительное влияние на формирование лесного покрова, его структуру и функционирование (Абаимов, 2005; Прокушкин и др., 2011). Это связано с тем, что в криолитозоне термодинамическое равновесие любой экологической системы вследствие ее малой энергонасыщенности и упрощенности структуры характеризуется малой устойчивостью к внешним воздействиям (Поздняков, 1986). Пожарное воздействие обеспечивает большее проникновение тепла в почву в результате понижения альбедо поверхно-

сти и удаления теплоизоляционного слоя (органического горизонта почвы), что приводит к увеличению глубины деятельного слоя почвы и оттаиванию приповерхностной мерзлоты (Kharuk et al., 2011; Boike et al., 2013; Knorre et al., 2019; Kirdyanov et al., 2020).

Пожары влияют на баланс углерода фитоценозов, как напрямую в результате сгорания растительности и органического вещества подстилающей поверхности, так и косвенно, модифицируя видовой состав послепожарных сукцессий, эдафические свойства, в том числе и гидротермический режим почв (Прокушкин и др., 2011; Harden et al., 2006). Хотя бореальные экосистемы адаптированы к пожарам, повышение их частоты из-за изменения климата влияет на возрастную (от старых к молодым) и видовую (от голосеменных к покрытосеменным) структуру растительности и ее восстановление (Czimeczik et al., 2006; Moser et al., 2010; Tautenhahn et al., 2016). По сравнению с вечнозелеными хвойными деревьями лиственные леса менее подвержены пожарам, более продуктивны и имеют более высокий оборот питательных веществ, но характеризуются меньшими запасами

¹ Исследования выполнены при поддержке РФФИ (проекты 17-04-00610 и 18-05-60203-арктика), РФФИ – Красноярский край (18-45-240001 р_а) и гранта Президента Российской Федерации для молодых ученых (МК-1589.2014.4).

углерода в почве, чем хвойные, влияя на углеродный баланс биома (Genet et al., 2013).

Покрытосеменные деревья имеют различные фенологические и физиологические особенности по сравнению с голосеменными. Перераспределение резервных ассимилятов в связи с фенологическими особенностями (например, приоритетной необходимостью сформировать листву у листопадных покрытосеменных видов) влияет в дальнейшем на начало, продолжительность и величину роста стволов деревьев (Barbaroux et al., 2003). Также значительно отличается и аллометрия роста покрытосеменных видов (Демаков и др., 2015), их чувствительность к конкуренции (Becker, 2001), устойчивость ксилемы к кавитации (Choat et al., 2012), чувствительность проводимости устьиц к дефициту давления водяного пара (VPD) и т.д. (Carnicer et al., 2013). Как результат, их способность регистрировать сигнал окружающей среды в годичных кольцах в течение сезона роста отличается от таковой у хвойных деревьев, и значительно расширяет существующие возможности проведения дендроклиматических и экофизиологических исследований древесных видов.

Род *Betula* L. распространен на обширной территории северного полушария, и различные виды березы являются важным компонентом лесных и тундровых экосистем (Ветчинникова, 2004; Коропачинский, 2013; Drobyshev et al., 2014). На севере Евразии береза пушистая (*Betula pubescens* Ehrh.) является одной из наиболее распространенных пород деревьев и имеет высокую экологическую, экономическую и эстетическую ценность (Ветчинникова, 2004; Zyryanova et al., 2010).

В данной работе исследование березы пушистой было проведено на трех послепожарных участках в зоне сплошного распространения многолетнемерзлых грунтов Средней Сибири. Цель работы — установить влияние климатических факторов на прирост деревьев с высоким внутрисезонным разрешением.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Исследования *Betula pubescens* Ehrh. были проведены в криолитозоне Средней Сибири на базе Эвенкийского стационара Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН (пос. Тура Эвенкийского района Красноярского края, 64°18' с.ш., 100°11' в.д.). Район расположен в области умеренного резко-континентального климата. По данным метеорологической станции пос. Тура с 1936 по 2012 г. среднегодовая температура воздуха составила минус 9°C, с количеством осадков менее 400 мм в год.

Для района исследований характерно преобладание лиственных лесов (*Larix gmelinii* Rupr. (Rupr.)), на долю которых приходится около 82%

территории. Древостои с доминированием березы, приуроченные, как правило, к плакорным выположенным поверхностям траппов на высотах до 700 м над ур. моря, занимают 11% территории (Korets et al., 2016). В течение полевых работ выбраны три участка (ПЛ — тип леса березняк кустарничково-зеленомошный с подлеском душейки, ВТ — тип леса березняк багульниково-лишайниково-зеленомошный с подлеском душейки, НС — тип леса смешанный лиственнично-березовый древостой багульниково-лишайниково-зеленомошный с подлеском душейки и ивы), расположенных на расстоянии 20 км друг от друга (табл. 1).

В пределах участков заложены временные пробные площади (круговые площадки радиусом 15 м), на которых выполнен сплошной пересчет деревьев, измерены их высота и диаметр на высоте груди, а также оценена густота древостоя. На 10-метровой трансекте с шагом 1 м проведены измерения глубины сезонно-талого слоя почвы, отобраны образцы органического слоя (10 × 10 см), проведены измерения микрорельефа и оценены запасы органического слоя на поверхности минеральной почвы (мохово-лишайниковый ярус + органический слой, таблица). В центральной части участка заложен почвенный профиль на всю глубину почвенной толщи до материнской породы, в котором с шагом 5 см проведены измерения температуры и отобраны образцы почвы. Температура почвы измерена почвенным термометром Hanna HI 935005 в почвенном разрезе в горизонтальном направлении (длина шупа — 220 мм) в первой декаде августа 2012 г. Согласно наблюдениям, в этот период глубина сезонно-талого слоя достигает 70–80% от максимальной, наблюдающейся в конце сентября — начале октября, т.е. перед установлением устойчивого снежного покрова. Почвы всех участков хорошо дренированы, сформированы на крупнообломочном материале (базальты), маломощные (глубина профиля до материнской породы 40–60 см), относятся к типу подбур: подтипам подбур грубогумусированный (участок НС) и иллювиально-железистый (участки ПЛ и ВТ). В лабораторных условиях определена влажность почвы (весовой метод) и запасы углерода в органическом слое (ТОС анализатор Elementar, Германия).

На каждой пробной площади у 20 доминантных деревьев (диаметр на высоте груди ≈ 8–10 см, что превышает средний диаметр стволов в древостоях (табл. 1)), взяты керны на высоте ствола 1.3 м возрастным буравом Haglof (Швеция). Измерение ширины годичных колец (ШГК) осуществлялось с помощью полуавтоматической компьютерной установки LINTABV-5.0 (Rinn, 1996) с точностью измерений до 0.01 мм. Для выявления выпавших и ложных колец была использована программа TSAP 3.6 (Rinn, 1996). Проверка качества датировки выполнялась в программе COFECNA

Таблица 1. Местоположение и параметры исследуемых древостоев березы пушистой

Участок*	Географические координаты, высота над уровнем моря	Год прохождения пожара	Максимальная глубина сезонно-тающего слоя почвы, см	Плотность древостоя, шт га ⁻¹	Запасы органического слоя на поверхности минеральной почвы, кг м ⁻²	Средняя высота деревьев, м	Средний диаметр ствола, см	Возраст, лет	Период	Среднее значение ширины годичных колец, мм**	Межсерийный коэффициент корреляции	Стандартное отклонение	Коэффициент чувствительности	Автокорреляция первого порядка
ПЛ	64°18' с.ш., 100°25' в.д., 590 м над ур. моря	1899	85	8000	2190.7	8.0	3.9	110	1902–2012	0.41 ± 0.01	0.66	0.32	0.35	0.28
ВТ	64°12' с.ш., 100°26' в.д., 280 м над ур. моря	1896	153	6450	1493.1	8.0	4.3	114	1901–2014	0.37 ± 0.01	0.58	0.25	0.26	0.25
НС	64°17' с.ш., 100°08' в.д., 388 м над ур. моря	1960	62	4600	2881.8	7.9	4.0	54	1961–2014	0.68 ± 0.01	0.77	0.31	0.25	0.41

* Участок: ПЛ – березняк кустарничково-зеленомошный с подлеском душевки, ВТ – березняк багульниково-лишайниково-зеленомошный с подлеском душевки, НС – смешанный лиственный-березовый древостой багульниково-лишайниково-зеленомошный с подлеском душевки и ивы.

** С учетом среднеарифметической ошибки.

(Holmes, 1992). В качестве количественных характеристик годовых изменений радиального прироста деревьев были рассчитаны коэффициент чувствительности (Douglass, 1919), который дает оценку относительных различий в изменчивости соседних колец, и коэффициент вариации, равный среднеквадратичному отклонению, отнесенному к среднему значению величины, характеризующий величину погодичной изменчивости прироста. Чем выше эти статистические параметры при высоких значениях межсерийного коэффициента корреляции, тем более сильный климатический сигнал содержится в изменчивости ширины колец.

Анализ влияния климатических факторов на погодичную изменчивость ширины годовых колец проводился на основе коэффициентов корреляции Пирсона между стандартизированными хронологиями и среднемесячными климатическими данными (количеством осадков и температурой воздуха с ближайшей метеорологической станции в пос. Тура). В связи с тем, что для исследуемой территории сезон роста очень короткий (Брюханова и др., 2013), на основе суточных климатических данных был применен метод скользящих функций отклика (усредненные значения климатических параметров для 20-дневного интервала со сдвигом 5 дней с апреля по сентябрь (Симанько и др., 2013)).

Для того, чтобы установить, как изменялся климатический отклик ширины годовых колец березы на условия среды, также был применен метод скользящих функций отклика для многолетнего интервала. Корреляцию между шириной годовых колец и ежемесячными данными с июня по август при этом рассчитывали для периода 30 лет со сдвигом 1 год, например, 1936–1965, 1937–1966 гг., и т.д. Всего с 1936 по 2012 г. получены корреляции для 48 периодов для участков ПЛ и ВТ, и с 1961 по 2012 г. для 23 периодов для участка НС.

Для оценки влияния экстремальных погодных условий вегетационного сезона на рост деревьев березы получено распределение календарных лет для периода с 1971 по 2012 г. в зависимости от соотношения средней температуры воздуха к сумме осадков для периода с июня по июль. Выбранный период был обоснован данными о продолжительности сезона роста лиственницы Гмелина на исследуемой территории (Брюханова и др., 2013). На основе полученных связей климатических параметров рассчитаны средние значения ШГК для трех групп лет – сухих и теплых (1), холодных (2), а также влажных и теплых (3).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Сравниваемые древостои характеризуются близкими средними значениями параметров де-

ревьев березы, а именно средней высотой и диаметром стволов. При этом, однако, деревья на участке НС почти в два раза моложе деревьев на двух остальных участках (рис. 1, табл. 1). Исходные (нестандартизированные) хронологии ШГК березы пушистой характеризуются выраженными локальными закономерностями роста. Значения годовичного прироста на участке ПЛ увеличиваются с 1990-х годов, и эта тенденция характерна для всех деревьев этого участка. Наоборот, хронологии на участках ВТ и НС показывают тенденцию к снижению за тот же период, что наблюдается для большинства отдельных рядов с некоторым исключением для участка ВТ (рис. 1). Статистические параметры хронологий показывают значительное сходство (табл. 1). Средняя радиальная скорость роста у деревьев на участках ПЛ и ВТ ниже, чем у НС, обусловлена возрастом древостоев. Межсерийный коэффициент корреляции высокий для всех исследуемых участков (0.66, 0.77 и 0.58 для ПЛ, НС и ВТ соответственно). Автокорреляция 1-го порядка свидетельствует, что прирост текущего года связан с приростом предшествующего года менее чем на 10% на участках ПЛ и ВТ и до 16% на участке НС. Индексированные хронологии для каждого участка показывают схожие межгодовые колебания радиального роста за общий период 1971–2012 г. ($R_{\text{ПЛ-НС}} = 0.60$, $R_{\text{НС-ВТ}} = 0.60$, $R_{\text{ВТ-ПЛ}} = 0.57$, $p < 0.05$).

Анализ зависимости радиального прироста березы от изменчивости климатических параметров для 1971–2012 гг. с мая предыдущего года по сентябрь текущего показал, что на радиальный прирост деревьев с участков ПЛ и ВТ влияет, главным образом, температура июня ($R = 0.57$ и 0.34 , $p < 0.05$ соответственно) и июля (только на участке ВТ, $R = 0.37$, $p < 0.05$), тогда как для участка НС была получена положительная корреляция с количеством осадков в июне ($R = 0.30$, $p < 0.05$) (рис. 2а). Следует отметить и значимое влияние условий предыдущего года на прирост березы в данных условиях. Так, была получена отрицательная корреляция между ШГК и температурой июля предыдущего года на участках ПЛ и НС ($R = -0.36$, $p < 0.05$), но для участка ВТ отмечается положительное влияние температуры воздуха в мае предыдущего года на прирост текущего ($R = 0.32$, $p < 0.05$). При этом количество осадков предшествующего года в летние месяцы оказывает значимое положительное влияние на прирост березы на участках ПЛ ($R = 0.35$ и 0.32 в июне и июле, $p < 0.05$) и НС ($R = 0.49$ в июле, $p < 0.05$).

Анализ методом скользящих средних для суточных климатических данных (период 20 дней со сдвигом 5 дней) позволил установить более точные сроки в течение сезона роста, условия которых определяют рост исследуемого вида на исследуемых участках (рис. 2б). Данный анализ не

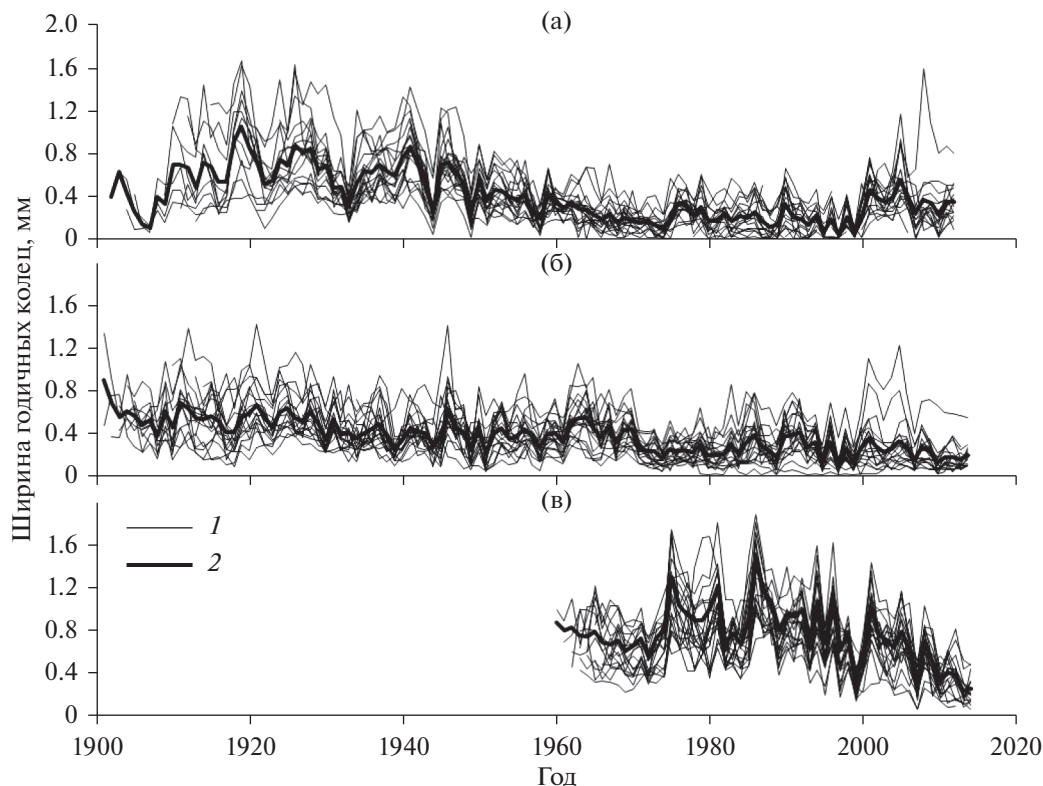


Рис. 1. Хронологии по ширине годичных колец *Betula pubescens* Ehrh. для трех исследуемых участков: а – ПЛ, б – ВТ, в – НС. 1 – индивидуальные деревья, 2 – усредненные хронологии).

только подтверждает, но и дополняет результаты, полученные нами для ежемесячных данных, и указывает на значимый сигнал летней температуры, который проявляется уже в третьей декаде мая для участка ПЛ, примерно через две недели на участке ВТ и почти с месячной задержкой (в конце июня) на участке НС. Наивысшая корреляция ($R = 0.61$, $p < 0.05$) была получена между ШГК деревьев на участке ПЛ и температурой воздуха для 20-дневного периода в конце июня (165–185 день года). Корреляция между величиной прироста деревьев на трех исследуемых участках с количеством осадков оказалась различной по значению и продолжительности в течение сезона роста (с мая по сентябрь), с более существенным влиянием осадков на рост деревьев на участке НС (рис. 26).

Для каждого исследуемого участка проведен анализ, позволяющий проверить устойчивость климатического сигнала во времени (в течение жизни деревьев). Для этого рассчитаны коэффициенты корреляции между ШГК березы и климатическими параметрами (температурой воздуха и количеством осадков) методом скользящих функций отклика (30 лет со сдвигом 1 год) для всего периода метеонаблюдений с 1936 по 2012 г. для участков ПЛ и ВТ, и для периода 1961–2012 г. — для участка НС (рис. 3). Выбранные периоды обусловлены возрастом исследуемых древостоев и нали-

чием климатических данных. В результате анализа получен относительно стабильный отклик радиального прироста березы пушистой на участке ПЛ на изменения температуры воздуха в июне (рис. 3а). При этом очевидно ослабление сигнала в середине XX в., и повышение коэффициентов корреляции для последних нескольких десятилетий (с 1970 г. по 2012 г.). Для деревьев на участке ВТ отмечается значительное влияние температуры июля по сравнению с другими летними месяцами на формирование годичных колец. Следует также отметить смешанный климатический сигнал (с относительно равноценным вкладом условий июня и июля, и нарастающим влиянием условий августа) для периода с 1970 по 2012 г., при котором коэффициенты корреляции ШГК и температуры летних месяцев имеют относительно низкие значения (при $p < 0.05$). Для деревьев на участке НС статистически значимых ($p > 0.05$) корреляций с температурой летних месяцев обнаружено не было.

Значимое влияние количества осадков на прирост деревьев березы пушистой отмечается для коротких периодов на всех исследуемых участках (рис. 3б), с наименьшим по продолжительности (~30 лет) на участке ПЛ и длительным — на участке НС (с наиболее устойчивым сигналом (при $p < 0.05$) и относительно равнозначным вкладом осадков в июне и июле).

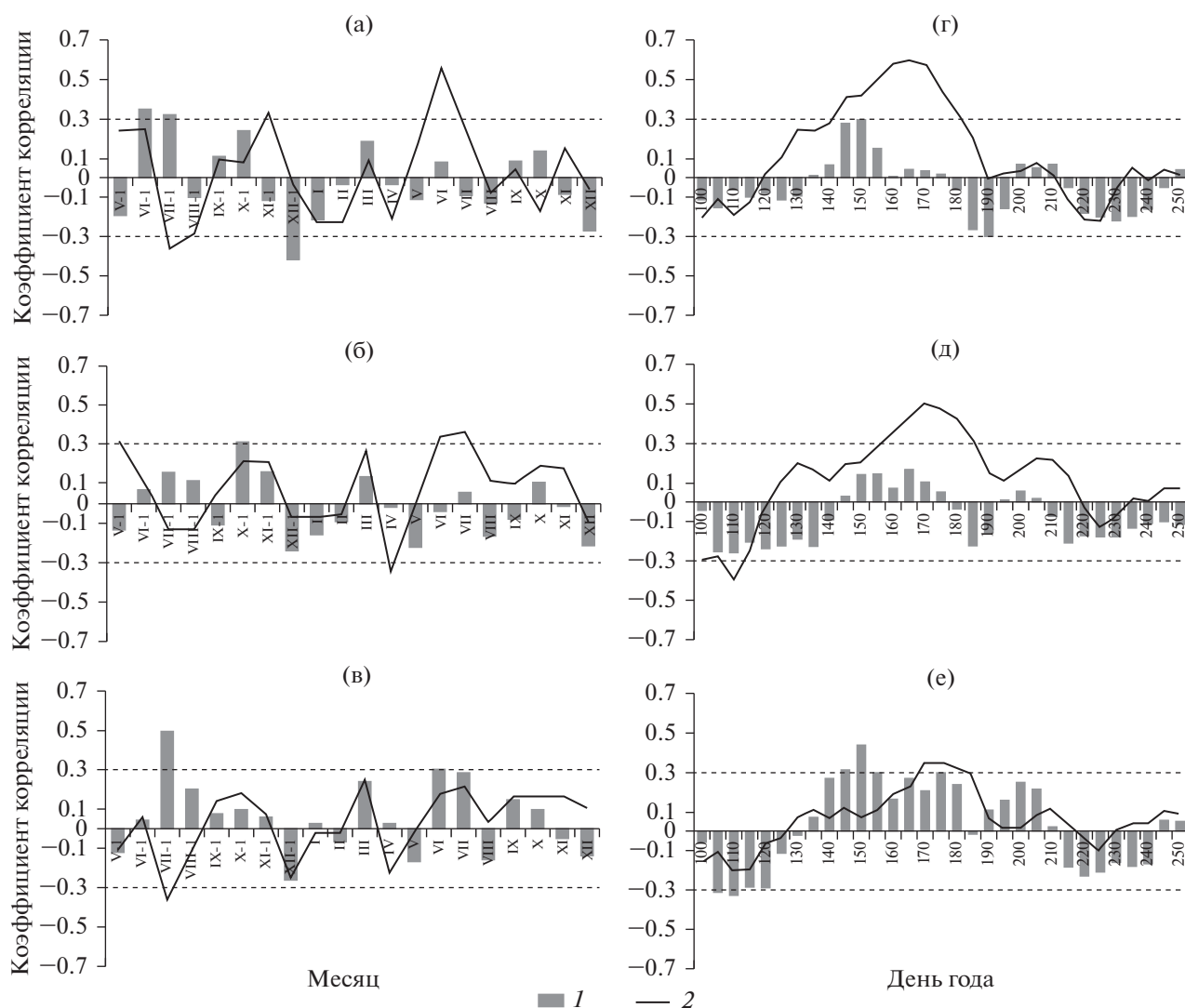


Рис. 2. Коэффициенты корреляции хронологий по ширине годичных колец березы пушистой трех исследуемых участков с ежемесячными климатическими переменными с мая предшествующего года по декабрь текущего (а – ПЛ, б – ВТ, в – НС), и суточными данными, полученными методом скользящих функций отклика (20 дней с шагом 5 дней) с апреля по сентябрь (г – ПЛ, д – ВТ, е – НС). 1 – количество осадков, 2 – температура воздуха. Расчеты проведены для периода с 1971 по 2012 г. Пунктирной линией обозначен уровень значимости коэффициентов при $p < 0.05$.

Исследование влияния экстремальных по климатическим условиям сезонов роста (июня–июля), выделенных на основе соотношения средней температуры воздуха к сумме количества осадков (сухие и теплые 1990, 2006, 2012 гг. (средняя температура воздуха 16.6°C , сумма осадков 43.8 мм), холодные 1974, 1987, 1989 гг. (средняя температура воздуха 11.7°C , сумма осадков 119.3 мм), и теплый и влажный 2001 г. (средняя температура воздуха 17.5°C , сумма осадков 226.0 мм) (рис. 4а)), на радиальный прирост березы пушистой показали как общую тенденцию (увеличение ШГК на всех участках в течение 2001 г.), так и значимые различия, при которых низкие температуры воздуха подавляют рост деревьев на участках ПЛ и ВТ, тогда как для деревьев на участке НС засуха являет-

ся лимитирующим рост фактором (рис. 4б). Следует отметить наименьшую изменчивость величины радиального прироста березы на участке ВТ в экстремальные годы (в диапазоне от 0.21 ± 0.13 до $0.37 \pm 0.27\text{ мм}$) по сравнению с двумя другими участками.

Результаты дендроклиматического анализа показали, что в региональном масштабе рост березы определяется в основном температурой воздуха июня–июля. Рост деревьев на участках ПЛ и ВТ был минимальным в годы с продолжительными холодными периодами в течение сезона роста, в то время как на участке НС ширина годичных колец была более чувствительна к влажности почвы. Значительная связь между ростом деревьев и летней температурой текущего года ранее была от-

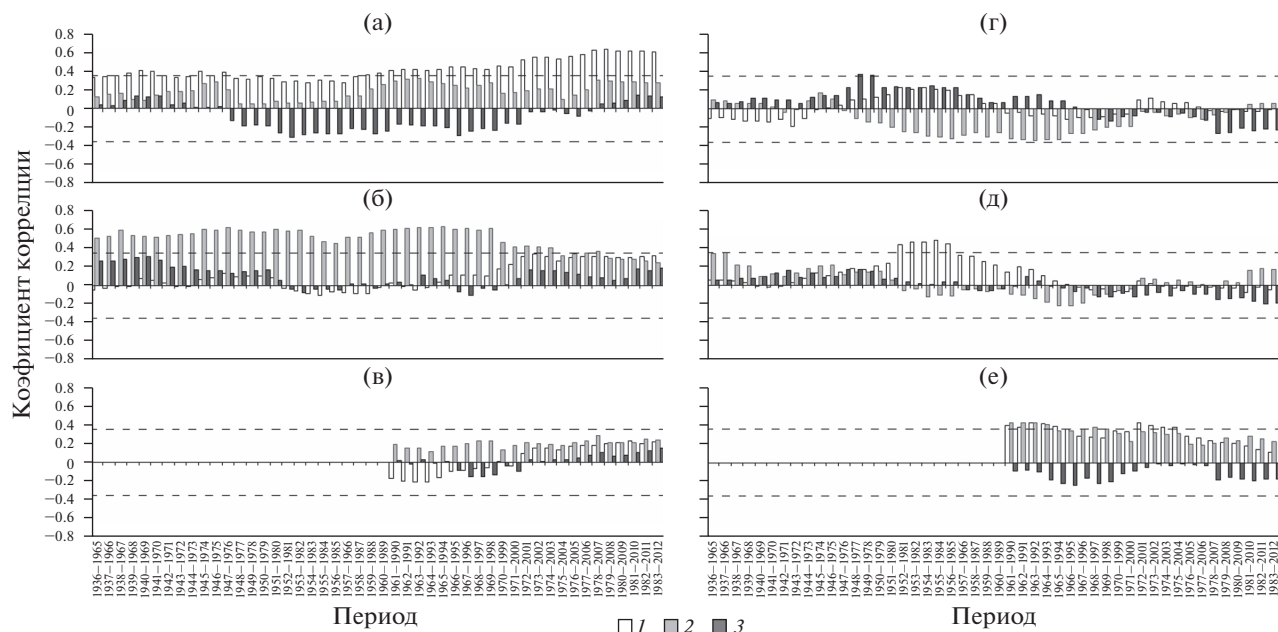


Рис. 3. Коэффициенты корреляции ширины годичных колец с температурой воздуха (а – ПЛ, б – ВТ, в – НС) и количеством осадков (г – ПЛ, д – ВТ, е – НС) в июне (1), июле (2) и августе (3) за период 1936–2012 г. для участков ПЛ и ВТ и 1961–2012 г. для участка НС, полученные методом скользящих функций отклика, окно 30 лет, шаг 1 год. Пунктирной линией обозначены критические значения коэффициентов при $p < 0.05$.

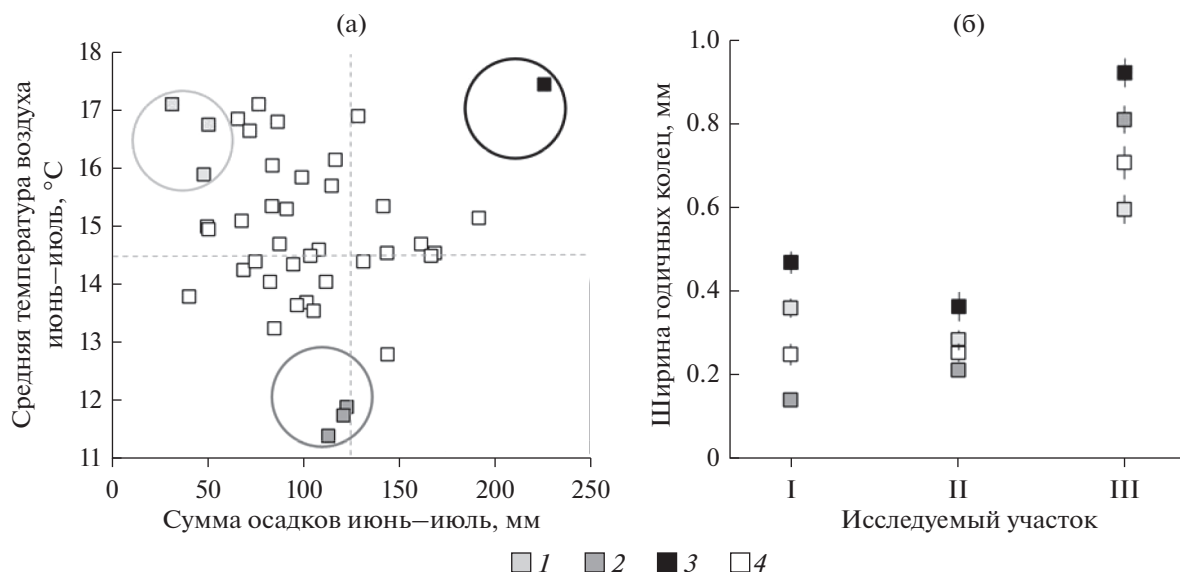


Рис. 4. Климатические условия сезонов роста для периода с 1971 по 2012 г. и соответствующие изменения радиального прироста березы пушистой на трех исследуемых участках (I – ПЛ, II – ВТ, III – НС). а – соотношение средней температуры воздуха к сумме количества осадков для июня–июля: 1 – сухие и теплые годы (1990, 2006, 2012); 2 – холодные годы (1974, 1987, 1989), 3 – теплый и влажный 2001 г.; 4 – все годы за период с 1971 по 2012 г. б – среднее значение ширины годичных колец березы в соответствующие условия. Планками погрешности обозначена стандартная ошибка.

мечена для хвойных пород деревьев, произрастающих в зоне многолетнемерзлых грунтов Эвенкии и Якутии (Табаква и др., 2011; Фонти и др., 2018; Nikolaev et al., 2009; Sidorova et al., 2009; Kiryanov et al., 2013). В исследованиях указано на влияние количества осадков на модификацию радиального роста деревьев, а также связь ШГК с условиями

предыдущего года. В целом следует отметить сходство климатического отклика радиального прироста березы пушистой и лиственницы Гмелина на исследуемой территории и отличие от такового, содержащегося в ШГК ели сибирской (Фонти и др., 2018; Shishov et al., 2016). Однако при более подробном внутрисезонном анализе наблю-

даются видовые различия как в величине корреляции между ШГК и климатическими переменными, так и в продолжительности периодов сезона роста, когда эти корреляции статистически значимы (при $p < 0.05$). Сопоставление полученных результатов с исследованием березы пушистой в Северной Норвегии (Nag et al., 2021) показало как сходство (положительное влияние температуры воздуха июня на ШГК), так и отличие в климатическом сигнале, когда значимая положительная корреляция между радиальным ростом деревьев и температурой воздуха наблюдается уже в мае для скандинавской территории. С помощью метода скользящих функций отклика самым ранним периодом, в течение которого температура воздуха оказывает влияние на прирост березы в Эвенкии (участок ПЛ, $R = 0.41$, $p < 0.05$), был 145-й день года + 20 дней (конец мая – начало июня).

Различные этапы сукцессии после пожара (Кнорре и др., 2009; Shugart, Smith, 1992; Goldammer, Fyryaev, 1996; Knorre et al., 2019; Kirdyanov et al., 2020) определяют глубину активного слоя почвы и обусловленные ими параметры живого напочвенного покрова. Так, возраст насаждения, глубина корневой системы и напочвенный покров обуславливают специфический для участка НС радиальный рост деревьев. Гидротермический режим почвы (влажность которой на глубине до 30 см на 68 и 16% выше по сравнению с участками ВТ и ПЛ соответственно) и мощность изолирующего органического слоя с живым напочвенным покровом (запас которого равен 2881.8 кг м^{-2} для участка НС, 1493.1 кг м^{-2} для ВТ и 2190.7 кг м^{-2} для ПЛ) привело к изменениям в водном режиме и оказало влияние на величину прироста деревьев. Следует также отметить высокую связь между ШГК березы пушистой и температурой почвы на глубине 5 см.

Ранее проведенное исследование влияния пожаров на последующую динамику деятельного слоя почвы в лиственничниках Средней Сибири показало, что глубина сезонного оттаивания увеличивается примерно с 30–50 см до 1.5–1.7 м в течение первых 30 лет после пожара (Kirdyanov et al., 2020). При этом следует отметить, что большая глубина сезонно-талого слоя почвы обуславливает ее высокую температуру и наличие доступной влаги и питательных веществ. Это приводит к максимальному приросту деревьев лиственницы в первые послепожарные десятилетия. Последующее послепожарное восстановление живого напочвенного (мохово-лишайникового) покрова и накопление органического слоя увеличивает степень теплоизоляции минеральной почвы и, как следствие, обеспечивает подъем уровня мерзлоты к дневной поверхности, достигая своей первоначальной величины примерно через 70–80 лет по-

сле пожара (Kirdyanov et al., 2020), и отражается на радиальном приросте деревьев.

В отличие от лиственницы, береза пушистая не показывает столь значительного увеличения радиального прироста стволов в послепожарный период. Можно предположить, что почвенные условия в березняках на хорошо дренированных плакорных поверхностях претерпевают меньшие изменения после пожаров по сравнению с лиственничниками, формирующимися на склонах и их подножиях (Knorre et al., 2019; Kirdyanov et al., 2020). В дальнейшем развитии березовых древостоев и модификации климатического сигнала, зафиксированного в ширине годовичных колец, стоит отметить вероятную роль криогенного микрорельефа. Градация выраженности микрорельефа (<5 см на участке ПЛ, 10 см на участке ВТ и >10 см на участке НС) указывает на увеличение мозаичности гидротермического режима почв (мерзлотное пучение), которое может оказывать существенное влияние на индивидуальный прирост деревьев. Такое локальное влияние гидротермических условий почвы уже отмечалось ранее и для лиственницы Гмелина (Bryukhanova et al., 2015).

Березовые насаждения с одинаковыми параметрами древостоев (ПЛ и ВТ) показали специфические локальные связи величины радиального прироста с климатическими факторами. При условии, что и на том, и на другом участке температура воздуха является основным лимитирующим фактором, у деревьев на участке ВТ наблюдается сдвиг отклика ШГК в сезоне (на более поздние сроки вегетационного периода, рис. 26). Следует также отметить, что согласно данным влажности почвы участок ВТ является наиболее сухим по сравнению с остальными двумя участками. Одним из предположений такого специфического отклика может быть структурная адаптация ксилемы деревьев к выполнению водопроводящей и запасающей функций, которые на данном этапе невозможно получить только из изменчивости радиального прироста, так как при схожих значениях ШГК анатомическая структура ксилемы может значительно отличаться (Шиятов и др., 2000; Bryukhanova et al., 2015). Как было отмечено ранее, деревья на участке ВТ характеризуются минимальным (по сравнению с участками ПЛ и НС) диапазоном изменчивости ШГК при экстремальных условиях в течение сезона роста, что можно оценить как определенную устойчивость древостоя и “экономное” использование ресурсов. То есть при благоприятных условиях не происходит экстремально большого увеличения ШГК, также как и при неблагоприятных условиях — ее драматического уменьшения. Динамика численности водопроводящих элементов ксилемы и их размеров содержит информацию о механизмах адаптации деревьев к погодичным и внутрисезонным колебаниям климатических условий

и отражает степень акклиматизации анатомической структуры древесных колец к выполнению механических и гидравлических функций, определяя роль в контроле скорости перемещения ксилемного сока, транспирации, и, косвенно, интенсивности фотосинтеза. Данная информация в совокупности с измерениями величины кроны, площади листовой поверхности, плотности устьиц и устьичной проводимости может в значительной степени прояснить механизм адаптации деревьев к меняющимся условиям среды. Детальное исследование ассимиляционного аппарата и анатомической структуры годичных колец березы пушистой в исследуемых условиях позволит в будущем ответить на вопрос об особенностях климатического отклика, а также поможет составить прогноз изменений продуктивности березовых насаждений в локальном и региональном масштабе.

Предполагая схожий климатический отклик относительно камбиального возраста деревьев на основе гипотезы о послепожарном развитии восстановительной сукцессии, когда отклик радиального прироста на климатические условия модифицируется динамикой глубины активного слоя почвы, его влажностью и температурой, следует отметить различия такового для всех исследуемых участков.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты, полученные в рамках данного исследования, показали климатически обусловленные изменения радиального прироста годичных колец березы пушистой, произрастающей на трех участках в зоне распространения многолетней мерзлоты. Региональные и локальные условия произрастания и особенности гидротермического режима мерзлотных почв модифицируют влияние климатических факторов и оказывают различное влияние на радиальный рост исследуемого вида. Так, увеличение тепла и влаги в течение большей части вегетационного периода будет способствовать увеличению радиального прироста березы для всех исследуемых участков. Холодные условия июня и июля подавляют рост деревьев в зрелых древостоях, а повышение летних температур (при сокращении атмосферных осадков) является источником прогрессивно увеличивающегося стресса засухи для молодых деревьев, подавляя основные физиологические процессы роста.

Полученные результаты предоставляют отсутствующую ранее информацию об особенностях роста лиственных видов деревьев в зоне сплошного распространения мерзлоты. Климатически обусловленные изменения радиального прироста березы пушистой могут быть использованы для дальнейшей оценки ожидаемого воздействия регионального потепления на продуктивность насаждений в локальном и региональном масштабах. Неоднородность климатического сигнала

предполагает различный отклик деревьев на изменение климата.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абаимов А.П. Особенности и основные направления динамики лесов и редколесий в мерзлотной зоне Сибири // Сибирский экологический журн. 2005. Т. 12. № 4. С. 663–675.
- Брюханова М.В., Кирдянов А.В., Прокушкин А.С., Силкин П.П. Особенности ксилогенеза *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr. в условиях криолитозоны Средней Сибири // Экология. 2013. № 5. С. 323–329.
- Ветчинникова Л.В. Береза: вопросы изменчивости (морфо-физиологические и биохимические аспекты). М.: Наука, 2004. 183 с.
- Демаков Ю.П., Пуряев А.С., Черных В.Л., Черных Л.В. Использование аллометрических зависимостей для оценки фитомассы различных фракций деревьев и моделирования их динамики // Вестник Поволжского государственного технологического университета. Сер.: Лес. Экология. Природопользование. 2015. № 2(26). С. 19–36.
- Кнорре А.А., Кирдянов А.В., Прокушкин А.С. Оценка скорости подъема мерзлоты в лиственничниках Центральной Эвенкии методами дендрохронологии // Лесоведение. 2009. № 2. С. 77–80.
- Коропачинский И.Ю. Естественная гибридизация и проблемы систематики берез северной Азии // Сибирский экологический журн. 2013. Т. 20. № 4. С. 459–479.
- Поздняков Л.К. Мерзлотное лесоведение. Новосибирск: Наука, 1986. 192 с.
- Прокушкин С.Г., Богданов В., Прокушкин А.С., Токарева И.В. Послепожарное восстановление органического вещества в напочвенном покрове лиственничников криолитозоны Центральной Эвенкии // Известия РАН. Серия биологическая. 2011. № 2. С. 227–234.
- Симанько В.В., Бенькова В.Е., Шашкин А.В. Применение метода “скользящих функций отклика” для выявления влияния климатических факторов на радиальный рост деревьев // Вестник КрасГАУ. 2013. № 7. С. 188–194.
- Табакowa М.А., Кирдянов А.В., Брюханова М.В., Прокушкин А.С. Зависимость прироста лиственницы Гмелина на севере Средней Сибири от локальных условий произрастания // Журн. Сибирского федерального университета. Биология. 2011. Т. 4. № 4. С. 314–324.
- Фонти М.В., Фахрутдинова В.В., Калинина Е.В., Тычков И.И., Попкова М.И., Шишов В.В., Николаев А.Н. Многолетняя изменчивость анатомических параметров годичных колец лиственницы, сосны и ели в криолитозоне Средней Сибири // Лесоведение. 2018. № 6. С. 403–416.
- Шиятов С.Г., Ваганов Е.А., Кирдянов А.В., Круглов В.Б., Мазепа В.С., Наурызбаев М.М., Хантемиров Р.М. Методы дендрохронологии. Часть 1. Основы дендрохронологии. Сбор и получение древесно-кольцевой информации: Учебно-методическое пособие. Красноярск: Издательство Красноярского государственного университета, 2000. 80 с.
- Barbaroux C., Breda N., Dufrene E. Distribution of above-ground and below-ground carbohydrate reserves in adult trees of two contrasting broad-leaved species (*Quercus petraea* and *Fagus sylvatica*) // New Phytologist. 2003. V. 157. P. 605–615.

- Becker P. Competition in the regeneration niche between conifers and angiosperms: Bond's slow seedling hypothesis // *Functional Ecology*. 2001. V. 14. P. 401–412.
- Boike J., Kattenstroth B., Abramova K., Bornemann N., Cherverova A., Fedorova I., Fröb K., Grigoriev M., Grüber M., Kutzbach L., Langer M., Minke M., Muster S., Piel K., Pfeiffer E.-M., Stoff G., Westermann S., Wischniewski K., Wille C., Hubberten H.-W. Baseline characteristics of climate, permafrost and land cover from a new permafrost observatory in the Lena River Delta, Siberia (1998–2011) // *Biogeosciences*. 2013. V. 10. P. 2105–2128.
- Bryukhanova M.V., Fonti P., Kirilyanov A.V., Siegwolf R.T.W., Saurer M., Pocheby N.P., Churakova (Sidorova) O.V., Prokushkin A.S. The response of $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$ and cell anatomy of *Larix gmelinii* tree rings to differing soil active layer depths // *Dendrochronologia*. 2015. V. 34. P. 51–59.
- Carnicer J., Barbeta A., Sperlich D., Coll M., Peñuelas J. Contrasting trait syndromes in angiosperms and conifers are associated with different responses of tree growth to temperature on a large scale // *Frontiers in Plant Science*. 2013. V. 4. Article 409. P. 1–19.
- Choat B., Jansen S., Brodribb T.J., Cochard H., Delzon S., Bhaskar R., et al. Global convergence in the vulnerability of forests to drought // *Nature*. 2012. V. 491. P. 752–755.
- Czimczik C.I., Trumbore S.E., Carbone M.S., Winston G.C. Changing sources of soil respiration with time since fire in a boreal forest // *Global Change Biology*. 2006. V. 12. P. 957–971.
- Douglass A.E. Climatic cycles and tree-growth. A study of the annual rings of trees in relation to climate and solar activity. Washington: Carnegie Inst. 1919. V. 1. 127 p.
- Drobyshev I., Guitard M.A., Asselin H., Genies A., Bergeron Y. Environmental controls of the northern distribution limit of yellow birch in eastern Canada // *Canadian J. Forest Research*. 2014. V. 44. P. 720–731.
- Genet H., McGuire A.D., Barrett K., Breen A., Euskirchen E.S., Johnstone J.F., Kasischke E.S., Melvin A.M., Bennett A., Mack M.C., Rupp T.S., Schuur E.A., Turetsky M.R., Yuan F. Modeling the effects of fire severity and climate warming on active layer thickness and soil carbon storage of black spruce forests across the landscape in interior Alaska // *Environmental Research Letters*. 2013. V. 8. Article 045016. 13 p.
- Gillet N.P., Weaver A.J., Zwiers F.W., Flannigan M.D. Detecting the effect of climate change on Canadian forest fires. *Geophysical Research Letters*. 2004. V. 31. Article L18211. P. 1–4.
- Goldammer J.G., Furyaev V.V. Fire in ecosystems of boreal Eurasia. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1996. 528 p.
- Harden J.W., Manies K.L., Turetsky M.R., Neff J.C. Effects of wildfire and permafrost on soil organic matter and soil climate in interior Alaska // *Global Change Biology*. 2006. V. 12. P. 2391–2403.
- Harr L., Esper J., Kirchhefer J.A., Zhou W., Hartl C. Growth response of *Betula pubescens* Ehrh. to varying disturbance factors in Northern Norway // *Trees – Structure and Function*. 2021. V. 35. P. 421–431.
- Hayes D.J., McGuire A.D., Kicklighter D.W., Gurney K.R., Burnside T.J., Melillo J.M. Is the northern high-latitude land-based CO₂ sink weakening? // *Global Biogeochemical Cycles*. 2011. V. 25. Article GB3018. P. 1–14.
- Holmes R.L. Program COFECHA: Version 3. Tucson: The University of Arizona, 1992.
- Kasischke E.S., Turetsky M.R. Recent changes in the fire regime across the North American boreal region – spatial and temporal patterns of burning across Canada and Alaska // *Geophysical Research Letters*. 2006. V. 33. Article L09703. P. 1–5.
- Kharuk V.I., Dvinskaya M.L., Ranson K.J. Fire return intervals within the northern boundary of the larch forest in central Siberia // *International J. Wildland Fire*. 2013. V. 22. P. 207–211.
- Kharuk V.I., Ranson K.J., Dvinskaya M.L., Im S.T. Wildfires in northern Siberian larch dominated communities // *Environmental Research Letters*. 2011. V. 6. Article 045208. P. 1–6.
- Kirilyanov A.V., Prokushkin A.S., Tabakova M.A. Tree-ring growth of Gmelin larch in the north of Central Siberia under contrasting soil conditions // *Dendrochronologia*. 2013. V. 31(2). P. 114–119.
- Kirilyanov A.V., Saurer M., Siegwolf R., Knorre A.A., Prokushkin A.S., Churakova (Sidorova) O.V., Fonti M.V., Büntgen U. Long-term ecological consequences of forest fires in the continuous permafrost zone of Siberia // *Environmental Research Letters*. 2020. V. 15. Article 034061. P. 1–11.
- Knorre A.A., Kirilyanov A.V., Prokushkin A.S., Krusic P.J., Büntgen U. Tree ring-based reconstruction of the long-term influence of wildfires on permafrost active layer dynamics in Central Siberia // *Science of the Total Environment*. 2019. V. 652. P. 314–319.
- Korets M.A., Ryzhkova V.A., Danilova I.V., Prokushkin A.S. Vegetation cover mapping based on remote sensing and digital elevation model data // *The International Archives of the Photogrammetry, Remote Sensing and Spatial Information Sciences. XXIII ISPRS Congress*, 2016. V. XLI-B8. P. 699–704.
- Moser B., Temperli C., Schneider G., Wohlgemuth T. Potential shift in tree species composition after interaction of fire and drought in the Central Alps // *European J. Forest Research*. 2010. V. 129. P. 625–633.
- Nikolaev A.N., Fedorov P.P., Desyatkin A.R. Influence of climate and soil hydrothermal regime on radial growth of *Larix cajanderi* and *Pinus sylvestris* in Central Yakutia, Russia // *Scandinavian J. Forest Research*. 2009. V. 24. P. 217–226.
- Ponomarev E.I., Kharuk V.I., Ranson K.J. Wildfires dynamics in Siberian larch forests // *Forests*. 2016. V. 7. Article 125. P. 1–9.
- Rinn F. Tsap V 3.6 Reference manual: computer program for tree-ring analysis and presentation. Germany, Heidelberg: Frank Rinn Distribution, 1996. 263 p.
- Shishov V.V., Tyshkov I.I., Popkova M.I., Ilyin V.A., Bryukhanova M.V., Kirilyanov A.V. VS-oscilloscope: a new tool to parameterize tree radial growth based on climate conditions // *Dendrochronologia*. 2016. V. 39. P. 42–50.
- Shugart H.H., Smith T.M. Modelling boreal forest dynamics in response to environmental change // *Unasylva*. 1992. V. 43(170). P. 30–38.
- Sidorova O.V., Siegwolf R., Saurer M., Shashkin A.V., Knorre A.A., Prokushkin A.S., Vaganov E.A., Kirilyanov A.V. Do centennial tree-ring and stable isotope trends of *Larix gmelinii* (Rupr.) indicate increasing water shortage in the Siberian north? // *Oecologia*. 2009. V. 161(4). P. 825–835.
- Tautenhahn S., Lichstein J.W., Jung M., Kattge J., Bohlman S.A., Heilmeyer H., Prokushkin A., Kahl A., Wirth C. Dispersal limitation drives successional pathways in Central Siberian forests under current and intensified fire regimes // *Global Change Biology*. 2016. V. 22(6). P. 2178–2197.
- Zyryanova O.A., Terazawa M., Koike T., Zyryanov V.I. White birch trees as resource species of Russia: their distribution, ecophysiological features, multiple utilizations // *European J. Forest Research*. 2010. V. 13(1). P. 25–40.

Climat-Induced Variations in Radial Growth of Downy Birch in the Middle Siberia Cryolithozone

M. V. Fonti^{1,*} and A. S. Prokushkin^{1,2}

¹Siberian Federal University, Svobodny ave. 79, Krasnoyarsk, 660041 Russia

²Forest Institute, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Akademgorodok 50 bldg. 28, Krasnoyarsk, 660036 Russia

*E-mail: mbryukhanova@sfu-kras.ru

The projected climate changes are expected to have the greatest impact on high-latitude forest ecosystems. In particular, the warming will affect the fire regime of the forested territories in the boreal zone, which will cause changes in the forest vegetation dynamics, leading to a possible predominance of younger stands and shifts in the composition of tree species (from gymnosperms to angiosperms). Due to the relatively short life span (tens of years compared to hundreds of years in conifers) and the complex process of cross-dating, deciduous tree species of the northern territories were rarely used in dendroclimatic studies. This paper analyzes the climate-induced dynamics of radial growth of downy birch (*Betula pubescens* Ehrh.), growing in three areas in the permafrost zone of Central Siberia. The results obtained showed differences in the intraseasonal signal caused both by the stands age and the edaphic growing conditions.

Keywords: *Betula pubescens* Ehrh., annual rings, climatic and edaphic factors.

Acknowledgements: The studies have been carried out with the support from RFBR (projects 17-04-00610 and 18-05-60203-арктика), RFBR – Krasnoyarsk Territory (18-45-240001 p_a) and President's of the Russian Federation grant for young scientists (MK-1589.2014.4).

REFERENCES

- Abaimov A.P., Osobennosti i osnovnye napravleniya dinamiki lesov i redkolesii v merzlotnoi zone Sibiri (Features and main directions of the dynamics of forests and thin forests in the permafrost zone of Siberia), *Sibirskii ekologicheskii zhurnal*, 2005, Vol. 12, No. 4, pp. 663–675.
- Barbaroux C., Breda N., Dufrene E., Distribution of above-ground and below-ground carbohydrate reserves in adult trees of two contrasting broad-leaved species (*Quercus petraea* and *Fagus sylvatica*), *New Phytologist*, 2003, Vol. 157, pp. 605–615.
- Becker P., Competition in the regeneration niche between conifers and angiosperms: Bond's slow seedling hypothesis, *Functional Ecology*, 2001, Vol. 14, pp. 401–412.
- Boike J., Kattenstroth B., Abramova K., Bornemann N., Cherverova A., Fedorova I., Fröb K., Grigoriev M., Grüber M., Kutzbach L., Langer M., Minke M., Muster S., Piel K., Pfeiffer E.-M., Stoff G., Westermann S., Wischniewski K., Wille C., Hubberten H.-W., Baseline characteristics of climate, permafrost and land cover from a new permafrost observatory in the Lena River Delta, Siberia (1998–2011), *Biogeosciences*, 2013, Vol. 10, pp. 2105–2128.
- Bryukhanova M.V., Fonti P., Kirdeyanov A.V., Siegwolf R.T.W., Saurer M., Pochebyt N.P., Churakova (Sidorova) O.V., Prokushkin A.S., The response of $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$ and cell anatomy of *Larix gmelinii* tree rings to differing soil active layer depths, *Dendrochronologia*, 2015, Vol. 34, pp. 51–59.
- Bryukhanova M.V., Kirdeyanov A.V., Prokushkin A.S., Silkin P.P., Specific features of xylogenesis in Dahurian larch, *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr., growing on permafrost soils in middle Siberia, *Russian J. Ecology*, 2013, Vol. 44, No. 5, pp. 361–366.
- Carnicer J., Barbeta A., Sperlich D., Coll M., Peñuelas J., Contrasting trait syndromes in angiosperms and conifers are associated with different responses of tree growth to temperature on a large scale, *Frontiers in Plant Science*, 2013, Vol. 4, Article 409, pp. 1–19.
- Choat B., Jansen S., Brodribb T.J., Cochard H., Delzon S., Bhaskar R., et al., Global convergence in the vulnerability of forests to drought, *Nature*, 2012, Vol. 491, pp. 752–755.
- Czimeczik C.I., Trumbore S.E., Carbone M.S., Winston G.C., Changing sources of soil respiration with time since fire in a boreal forest, *Global Change Biology*, 2006, Vol. 12, pp. 957–971.
- Demakov Y.P., Puryaev A.S., Chernykh V.L., Chernykh L.V., Ispol'zovanie allometricheskikh zavisimostei dlya otsenki fitomassy razlichnykh fraktsii derev'ev i modelirovaniya ikh dinamiki (Allometric dependences application to assess phytomass of various fractions of trees and simulation of their dynamics), *Vestnik Povolzhskogo gosudarstvennogo tekhnologicheskogo universiteta. Seriya: Les. Ekologiya. Prirodopol'zovanie*, 2015, No. 2(26), pp. 19–36.
- Douglass A.E., *Climatic cycles and tree-growth. A study of the annual rings of trees in relation to climate and solar activity*. Washington: Carnegie Inst, 1919, Vol. 1, 127 p.
- Drobyshev I., Guitard M.A., Asselin H., Genries A., Bergeron Y., Environmental controls of the northern distribution limit of yellow birch in eastern Canada, *Canadian J. Forest Research*, 2014, Vol. 44, pp. 720–731.
- Fonti M.V., Fakhrutdinova V.V., Kalinina E.V., Tychkov I.I., Popkova M.I., Shishov V.V., Nikolaev A.N., Mnogoletnyaya izmenchivost' anatomicheskikh parametrov godichnykh kolets khvoinykh porod v kriolitozone Srednei Sibiri (Long-Term Variability of Anatomic Features of Annual Rings of Coniferous Species in Permafrost Zone in Central Siberia), *Lesovedenie*, 2018, No. 6, pp. 403–416.
- Genet H., McGuire A.D., Barrett K., Breen A., Euskirchen E.S., Johnstone J.F., Kasischke E.S., Melvin A.M., Bennett A., Mack M.C., Rupp T.S., Schuur E.A., Turetsky M.R., Yuan F., Modeling the effects of fire severity and climate warming on active layer thickness and soil carbon storage of black spruce forests across the landscape in interior Alaska, *Environmental Research Letters*, 2013, Vol. 8, Article 045016, 13 p.

- Gillet N.P., Weaver A.J., Zwiers F.W., Flannigan M.D., Detecting the effect of climate change on Canadian forest fires, *Geophysical Research Letters*, 2004, Vol. 31, Article L18211, pp. 1–4.
- Goldammer J.G., Furyaev V.V., *Fire in ecosystems of boreal Eurasia*, Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1996, 528 p.
- Harden J.W., Manies K.L., Turetsky M.R., Neff J.C., Effects of wildfire and permafrost on soil organic matter and soil climate in interior Alaska, *Global Change Biology*, 2006, Vol. 12, pp. 2391–2403.
- Harr L., Esper J., Kirchhefer J.A., Zhou W., Hartl C., Growth response of *Betula pubescens* Ehrh. to varying disturbance factors in northern Norway, *Trees – Structure and Function*, 2021, Vol. 35, pp. 421–431.
- Hayes D.J., McGuire A.D., Kicklighter D.W., Gurney K.R., Burnside T.J., Melillo J.M., Is the northern high-latitude land-based CO₂ sink weakening?, *Global Biogeochemical Cycles*, 2011, Vol. 25, Article GB3018, pp. 1–14.
- Holmes R.L., *Program COFECHA: Version 3*, Tucson: The University of Arizona, 1992.
- Kasischke E.S., Turetsky M.R., Recent changes in the fire regime across the North American boreal region – spatial and temporal patterns of burning across Canada and Alaska, *Geophysical Research Letters*, 2006, Vol. 33, Article L09703, pp. 1–5.
- Kharuk V.I., Dvinskaya M.L., Ranson K.J., Fire return intervals within the northern boundary of the larch forest in central Siberia, *International J. Wildland Fire*, 2013, Vol. 22, pp. 207–211.
- Kharuk V.I., Ranson K.J., Dvinskaya M.L., Im S.T., Wildfires in northern Siberian larch dominated communities, *Environmental Research Letters*, 2011, Vol. 6, Article 045208, pp. 1–6.
- Kiryanov A.V., Prokushkin A.S., Tabakova M.A., Tree-ring growth of Gmelin larch in the north of Central Siberia under contrasting soil conditions, *Dendrochronologia*, 2013, Vol. 31(2), pp. 114–119.
- Kiryanov A.V., Saurer M., Siegwolf R., Knorre A.A., Prokushkin A.S., Churakova (Sidorova) O.V., Fonti M.V., Büntgen U., Long-term ecological consequences of forest fires in the continuous permafrost zone of Siberia, *Environmental Research Letters*, 2020, Vol. 15, Article 034061, pp. 1–11.
- Knorre A.A., Kiryanov A.V., Prokushkin A.S., Krusic P.J., Büntgen U., Tree ring-based reconstruction of the long-term influence of wildfires on permafrost active layer dynamics in Central Siberia, *Science of the Total Environment*, 2019, Vol. 652, pp. 314–319.
- Knorre A.A., Kiryanov A.V., Prokushkin A.S., Otsenka skorosti pod'ema merzloty v listvennichnikakh Tsentral'noi Evenkii metodami dendrokronologii (Estimation of rate of elevating permafrost table under Larch stands in the Cryolithozone of Central Evenkia by dendrochronological methods), *Lesovedenie*, 2009, No. 2, pp. 77–80.
- Korets M.A., Ryzhkova V.A., Danilova I.V., Prokushkin A.S., Vegetation cover mapping based on remote sensing and digital elevation model data, *The International Archives of the Photogrammetry, Remote Sensing and Spatial Information Sciences. XXIII ISPRS Congress*, 2016, Vol. XLI-B8, pp. 699–704.
- Koropachinskii I.Y., Natural hybridization and taxonomy of birches in North Asia, *Contemporary Problems of Ecology*, 2013, Vol. 6, No. 4, pp. 350–369.
- Moser B., Temperli C., Schneiter G., Wohlgemuth T., Potential shift in tree species composition after interaction of fire and drought in the Central Alps, *European J. Forest Research*, 2010, Vol. 129, pp. 625–633.
- Nikolaev A.N., Fedorov P.P., Desyatkin A.R., Influence of climate and soil hydrothermal regime on radial growth of *Larix cajanderi* and *Pinus sylvestris* in Central Yakutia, Russia, *Scandinavian J. Forest Research*, 2009, Vol. 24, pp. 217–226.
- Ponomarev E.I., Kharuk V.I., Ranson K.J., Wildfires dynamics in Siberian larch forests, *Forests*, 2016, Vol. 7, Article 125, pp. 1–9.
- Pozdnyakov L.K., *Merzlotnoe lesovedenie* (Forest science on permafrost), Novosibirsk: Nauka, 1986, 192 p.
- Prokushkin S.G., Bogdanov V.V., Prokushkin A.S., Tokareva I.V., Post-fire restoration of organic substance in the ground cover of the larch forests in permafrost zone of Central Evenkia, *Biological Bulletin*, 2011, Vol. 38, No. 2, pp. 183–190.
- Rinn F., *TSAP V 3.6 Reference manual: computer program for tree-ring analysis and presentation*, Germany, Heidelberg: Frank Rinn Distribution, 1996, 263 p.
- Shishov V.V., Tychkov I.I., Popkova M.I., Ilyin V.A., Bryukhanova M.V., Kiryanov A.V., VS-oscilloscope: a new tool to parameterize tree radial growth based on climate conditions, *Dendrochronologia*, 2016, Vol. 39, pp. 42–50.
- Shiyatov S.G., Vaganov E.A., *Metody dendrokronologii. Osnovy dendrokronologii. Sbor i poluchenie drevneskol'tsevoi informatsii* (Methods of dendrochronology. Fundamental of dendrochronology. Collection of data from tree-rings), Krasnoyarsk: Izd-vo KrasGU, 2000, Vol. 1, 80 p.
- Shugart H.H., Smith T.M., Modelling boreal forest dynamics in response to environmental change, *Unasylva*, 1992, Vol. 43(170), pp. 30–38.
- Sidorova O.V., Siegwolf R., Saurer M., Shashkin A.V., Knorre A.A., Prokushkin A.S., Vaganov E.A., Kiryanov A.V., Do centennial tree-ring and stable isotope trends of *Larix gmelinii* (Rupr.) indicate increasing water shortage in the Siberian north?, *Oecologia*, 2009, Vol. 161(4), pp. 825–835.
- Simanko V.V., Benkova V.E., Shashkin A.V., Primenenie metoda “skol'zyashchikh funktsii otklika” dlya vyyavleniya vliyaniya klimaticheskikh faktorov na radial'nyi rost derev'ev (The application of “sliding respond function” method for revealing climatic factor influence on tree radial growth), *Vestnik Krasnoyarskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*, 2013, No. 7, pp. 188–194.
- Tabakova M.A., Kiryanov A.V., Bryukhanova M.V., Prokushkin A.S., Zavisimost' prirosta listvennitsy Gmelina na severe Srednei Sibiri ot lokal'nykh uslovii proizrastaniya (The Effect of Local Conditions on Tree-Ring Growth Dynamics of Gmelin Larch in the North of Central Siberia), *Zhurnal Sibirskogo federal'nogo universiteta. Seriya: Biologiya*, 2011, Vol. 4, No. 4, pp. 314–324.
- Tautenhahn S., Lichstein J.W., Jung M., Kattge J., Bohlman S.A., Heilmeyer H., Prokushkin A., Kahl A., Wirth C., Dispersal limitation drives successional pathways in Central Siberian forests under current and intensified fire regimes, *Global Change Biology*, 2016, Vol. 22(6), pp. 2178–2197.
- Vetchinnikova L.V., *Bereza. Voprosy izmenchivosti: morfofiziologicheskie i biokhimicheskie aspekty* (Birch. Variability issues: morphophysiological and biochemical aspects), Moscow: Nauka, 2004, 183 p.
- Zyryanov O.A., Terazawa M., Koike T., Zyryanov V.I., White birch trees as resource species of Russia: their distribution, ecophysiological features, multiple utilizations, *European J. Forest Research*, 2010, Vol. 13(1), pp. 25–40.