

© Авторы 2022 г. Открытый доступ.
Контент доступен по лицензии Creative Commons Attribution
License 4.0 International (CC BY 4.0)



© The Authors 2022. Open access.
Content is available under Creative Commons Attribution
License 4.0 International (CC BY 4.0)

УДК 581.82+581.522.5(571.645+571.66)

<https://doi.org/10.30730/gtrz.2022.6.4.339-359>
<https://www.elibrary.ru/urpxel>

Кора ассимиляционных побегов кустарника спиреи Бовера (*Spiraea beauverdiana* S.K. Schneid.): структурные изменения в условиях вулканогенного стресса на южных Курильских островах и полуострове Камчатка

Е. О. Вацерионова*, А.В. Копанина, И.И Власова

*E-mail: katya.vatserionova.85@mail.ru

Институт морской геологии и геофизики ДВО РАН, Южно-Сахалинск, Россия

Реферат. В работе проведен анализ коры однолетних ассимиляционных побегов кустарника спиреи Бовера (*Spiraea beauverdiana* S.K. Schneid. сем. Rosaceae Juss.), произрастающей в стрессовых условиях вулканической и поствулканической активности на Курильских о-вах (Кунашир, Итуруп) и п-ове Камчатка. Сочетание негативных экологических факторов в условиях фумарольной, газогидротермальной активности и на пирокластических отложениях в вулканогенных ландшафтах вызывает нарушение в деятельности латеральных меристем стебля – феллогена и сосудистого камбия. В стрессовых условиях эти меристемы в течение вегетационного сезона могут находиться в состоянии функциональной активности, имеющей постоянный или прерывистый характер, либо в состоянии временного покоя. В результате комбинаций различных видов функциональной активности меристем в ассимиляционных побегах и в отдельных их участках у спиреи Бовера формируется разная анатомическая структура коры. По совокупности структурно-функциональных признаков выделено 3 типа анатомической организации однолетней коры у спиреи Бовера из вулканических местообитаний. Эти признаки визуализируются методами световой микроскопии в виде контрастных анатомических паттернов. Структурные изменения однолетней коры, сформированные в результате нестабильной деятельности феллогена и сосудистого камбия под влиянием вулканического стресса, мы полагаем, являются адаптивными.

Ключевые слова: флоэма, перидерма, аномалии, кора, ассимиляционные побеги, древесные растения, газогидротермы, сольфатары, шлаковые поля, вулканическая активность

Bark of assimilation shoots of the Beauverd spirea shrub (*Spiraea beauverdiana* S.K. Schneid.): structural changes under the conditions of volcanic stress in the South Kuril Islands and the Kamchatka Peninsula

Ekaterina O. Vatserionova*, Anna V. Kopanina, Inna I. Vlasova

*E-mail: katya.vatserionova.85@mail.ru

Institute of Marine Geology and Geophysics, FEB RAS, Yuzhno-Sakhalinsk, Russia

Abstract. The article analyzes the bark of annual assimilation shoots of the Beauverd spirea shrub (*Spiraea beauverdiana* S.K. Schneid., Rosaceae Juss.) growing under the stressful conditions of volcanic and post-volcanic activity in the Kuril Islands (Kunashir, Iturup) and the Kamchatka Peninsula. The combination of negative environmental factors under the conditions of fumarolic, gas-hydrothermal activity and on pyroclastic deposits in volcanogenic landscapes causes disturbance in the activity of the lateral meristems of the stem – phellogen and vascular cambium. Under the conditions of volcanic stress, the functional activity of these meristems can be both constant and intermittent during the growing season, or may be completely absent (temporary dormancy of meristems). As a result of combinations of different functional activity of meristems in assimilation shoots and in their individual sections, different anatomical structures of the cortex can form in *S. beauverdiana*. Based on the totality of structural and functional features, we identified three types of anatomical organization of the one-year-old cortex in *S. beauverdiana* from volcanic habitats, which are visualized by light microscopy in the form of contrasting anatomical patterns. We believe the structural changes in the one-year-old crust, formed as a result of the unstable activity of the phellogen and vascular cambium under the influence of volcanic stress, to be adaptive.

Keywords: phloem, periderm, anomalies, bark, assimilation shoots, woody plants, gas hydrotherms, solfataras, slag fields, volcanic activity

Для цитирования: Вацерионова Е.О., Копанина А.В., Власова И.И. Кора ассимиляционных побегов кустарника спиреи Бовера (*Spiraea beauverdiana* S.K. Schneid.): структурные изменения в условиях вулканогенного стресса на южных Курильских островах и полуострове Камчатка *Геосистемы переходных зон*, 2022, т. 6, № 4, с. 339–359. <https://doi.org/10.30730/gtrz.2022.6.4.339-359>; <https://www.elibrary.ru/urpxel>

For citation: Vatsersionova E.O., Kopanina A.V., Vlasova I.I. Bark of assimilation shoots of the Beauverd spirea shrub (*Spiraea beauverdiana* S.K. Schneid.): structural changes under the conditions of volcanic stress in the South Kuril Islands and the Kamchatka Peninsula. *Geosistemy perhodnykh zon = Geosystems of Transition Zones*, 2022, vol. 6, no. 4, pp. 339–359. (In Russ., abstr. in Engl.). <https://doi.org/10.30730/gtrz.2022.6.4.339-359>; <https://www.elibrary.ru/urpxel>

Благодарности и финансирование

Работа выполнена в рамках государственного задания Института морской геологии и геофизики ДВО РАН (№ 121022500177-6).

Acknowledgments and Funding

The work was carried out within the framework of the state task of the Institute of Marine Geology and Geophysics of FEB RAS (№ 121022500177-6).

Введение

Известно, что на Курильских островах и Камчатке вулканизм – ведущий фактор динамики природных экосистем. Он определяет особенности литосферы, направленность, скорость и динамику рельефообразующих процессов, оказывает влияние на геохимические процессы, на состав и прозрачность атмосферы, а также выступает в качестве одного из основных факторов почвообразования [1, 2]. Современная деятельность вулканов очень разнообразна, а ее воздействие на растительность зависит от типа эруптивной деятельности вулканов и их активности [3]. При эффузивных извержениях, сопровождающихся излияниями лавовых потоков, происходит полное уничтожение растительности, а также начинается существенное и длительное изменение условий местообитания для растений. Продолжительность восстановительных сукцессий на лавовых полях – свыше 1500 лет [4, 5]. При эксплозивных извержениях на поверхность выпадают значительные объемы пирокластического материала – пемзы, тефры или шлака. Пирокластические потоки формируются из раскаленных каменно-грязевых вязких лавин и газов. Результатами этих воздействий могут быть: полное или частичное уничтожение растительного покрова на обширных площадях, запыление и повреждение надземных частей растений, в частности ассимиляционного аппарата, аэральная пирокластикой, погребение отдельных ярусов или целых участков фитоценозов пирокластическим материалом, изменение условий среды, физических и химических

свойств местообитаний [6]. Продолжительность восстановительных сукцессий на пирокластических отложениях составляет не менее 150–200 лет [4]. Одним из проявлений поствулканической активности является также фумарольная (сульфатарная) и гидротермальная деятельность. Смены и формирование растительности под влиянием сульфатар зависят от эдафических условий, измененных деятельностью сульфатар, от устойчивости отдельных видов растений к токсичным газам (хлористый и фтористый водород, сероводород, сернистый газ и т.д.), а также от особенности микроклимата в зоне их проявления. Около активных сульфатар проявляется специфическая микрозональность в размещении растительных группировок, обусловленная различной устойчивостью видов к воздействию газов и своеобразным микроклиматическим условиям [1].

Масштабы поражения растительного покрова и темпы его последующего восстановления при вулканической и поствулканической активности зависят не только от объема изверженных пород, мощности и типа извержения, химического и гранулометрического состава продуктов извержения, размещения отложенного и переотложенного вулканического материала, но также и от состава преобладающей растительности в зоне извержения, ее зонального и высотно-поясного положения [6]. Влияние вулканической деятельности способствует формированию различных адаптивных механизмов, обеспечивающих приспособление жизненных процессов растений к этим условиям обитания, а также вне-

дрению в биогеоценозы новых видов, более приспособленных к существованию в стрессовой обстановке [1, 3].

В современной научной литературе значительное число работ посвящено изучению структурной реакции древесины на действие стрессовых природных факторов. Например, влияние физиологической засухи на *Juniperus communis* L. [7], *Chukrasia tabularis* A. Juss. [8], *Betula pendula* Roth., *Populus nigra* L., *Quercus robur* L., *Acer platanoides* L. [9, 10], влияние экстремальной засухи на *Moringa peregrina* Forssk. [11], влияние низких температур в широтном пределе леса на *Larix gmelinii* Rupr., *Larix cajanderi* Mayr., *Pinus sylvestris* L. и *Picea obovata* Ledeb. [12, 13]. Зарубежные исследования последних десятилетий показывают, что последствия вулканической деятельности отражаются на структуре древесины хвойных и покрытосеменных. Структурные маркеры вулканического стресса были найдены у древесных растений, произрастающих на различных вулканах: у *Pinus montezumae* Lamb., *Pinus hartwegii* Lindl. на влк. Попокатепетль [14, 15]; *Fagus sylvatica* L. и *Acer pseudoplatanus* L. в ландшафтах вулканического комплекса Везувий [16]; *Pinus hartwegii* L. на влк. Санта-Мария [17]. F.H. Schweingruber [18] обобщил, что структурные изменения древесины в результате воздействия вулканов выражены в формировании узких годичных колец, узкой поздней древесины, ложных годичных колец, уменьшении толщины клеточных стенок и увеличении доли паренхимы в поздней древесине.

Однако влиянию стрессовых факторов среды и вулканической деятельности на кору и ее развитие у древесных растений уделено сравнительно мало внимания. Кора древесных растений является сложным объектом для изучения во многих отношениях, и прежде всего методически, поэтому в области экологической анатомии коры сведений о ее структурных перестройках под влиянием вулканической активности гораздо меньше, чем в ксилотомии [19–21]. Небольшое количество современных исследований посвящено структурной реакции коры древесных растений на последствия от различных стрессогенных факторов среды, например пожаров, у *Pinus sylvestris* L. [22]; видов *Quercus* и *Pinus* [23, 24];

Carya tomentosa Willd. *Quercus alba* L., *Quercus velutina* Lam., *Acer rubrum* L., *Fagus grandifolia* Ehrh., *Liriodendron tulipifera* L. [25]; *Quercus chrysolepis* Liebm., *Quercus garryana* Douglas., *Quercus kelloggii* Newberry, *Acer macrophyllum* Pursh. [26].

Последние работы по влиянию стрессовых условий вулканических ландшафтов Курильских островов и п-ова Камчатка на древесные растения позволили выявить целый комплекс структурных адаптаций коры: у *Betula ermanii* Cham. в условиях Южно-Сахалинского грязевого вулкана (о. Сахалин), сольфатарного поля и газогидротерм влк. Баранского (о. Итуруп) [27–29]; у *Spiraea beauverdiana* в условиях Центрального восточного сольфатарного поля кальдеры влк. Головнина (о. Кунашир) [30–32]; у *Hydrangea paniculata* Siebold. на влк. Менделеева (о. Кунашир) в условиях Столбовских гидротермальных источников [33], у *Toxicodendron orientale* Greene. в условиях Верхнедокторских газогидротермальных источников [34], у представителей семейства *Ericaceae* Juss., произрастающих в условиях микроландшафтов вулкана [35]; у различных кустарников и кустарничков в условиях кальдеры влк. Ксудач (п-ов Камчатка). В этих экологических условиях отмечено формирование кустарниковой экоморфы *B. Ermanii* [36, 37]. Изучение структурных перестроек коры представляет интерес для выявления закономерностей формирования адаптационных способностей растений в стрессовых условиях, в том числе антропогенного и техногенного происхождения. Эта особенность дает возможность мониторинга и индикации динамики изменения геологической среды [28, 37].

Среди древесных растений особый интерес для изучения структуры коры и ее реакции на условия окружающей среды представляют виды, имеющие широкую экологическую валентность, жизненная форма которых может трансформироваться под давлением природного стресса. Одним из таких видов является *Spiraea beauverdiana*. С жизненной формой кустарник она приурочена к горным лесам, а как приземистый кустарничек успешно обживает субальпийский и альпийский пояса высокогорий приморских и приокеанических территорий Северо-Восточной Азии [38].

Отмечено, что *S. beauverdiana* экологически связана с активной геодинамической обстановкой на Курильских островах и п-ове Камчатка [39].

Целью настоящего исследования является изучение структурных особенностей коры ассимиляционных побегов *S. beauverdiana*, произрастающей в контрастных экологических условиях на активных вулканах Кунашира и Итурупа (Курильские о-ва) и п-ова Камчатка. В исследованных местообитаниях спиреи Бовеера стрессовые условия обусловлены разнообразными проявлениями вулканической и поствулканической активности (лавовые потоки, пирокластические отложения, сольфатарные поля, газогидротермальные источники).

Материалы и методы

Spiraea beauverdiana (Rosaceae Juss.) – густоветвистый кустарник до 30 (60) см высотой, с опушенными или голыми побегами. Листья эллиптические или продолговато-овальные, мелкие (1–3 см длиной), городчато- или пильчато-зубчатые преимущественно в верхней половине. Соцветия щитковидные, от 1 до 6 см в диаметре, густые, с нижними осями до 3 см длиной. Оси соцветий и цветоножек всегда сероватые от густого бархатистого опушения. Цветки от 4 до 7 мм в диаметре, белые, иногда розоватые. Листовки 2.5–3 мм в диаметре, пушистые [40, 41].

S. beauverdiana широко распространена в Восточной Сибири, на Дальнем Востоке (рис. 1), Японии, Северной Америке [41]. Северная граница ее ареала проходит в арктических широтах [42]. На Курилах она произрастает на островах – Кунашир, Итуруп, Уруп, Парамушир, Шумшу (Большая Курильская гряда), Танфильева, Юрий, Зеленый, Полонского (Малая Курильская гряда). В границах своего ареала на Камчатке и Курильских островах *S. beauverdiana* довольно массово встречается в ландшафтах, трансформированных современной вулканической деятельностью. На Сахалине *S. beauverdiana* произрастает по всему острову, но преимущественно в средней его части высоко в горах [40, 41].

Местообитания *S. beauverdiana* – горные леса и редколесья, кустарничковые тундры,

скалы, каменистые склоны и осыпи, шлаковые поля, заросли ольховника и кедрового стланика, опушки каменно-березовых, пихтово-еловых и еловых лесов, кустарничково-осоково-моховые болота, заросли кустарников по склонам морских и приречных террас, сырые осоково-вейниковые луга, выходы холодных ключей на каменистых приморских склонах, нивальные лужайки в горах и щебнисто-глинистые склоны до 1600 м над ур. м. [43, 44].

Материал для исследования мы собирали в ходе полевых работ и экспедиций лаборатории экологии растений и геоэкологии ИМГиГ ДВО РАН на островах Кунашир и Итуруп и п-ове Камчатка с 2007 по 2019 г. Образцы *S. beauverdiana* собраны в различных ландшафтных условиях [рис. 2, 3; табл. 2–3].

На о. Кунашир местами сбора *S. beauverdiana* были сольфатарные поля вулканов Головнина и Менделеева с парогазовыми выбросами. Эти поля характеризуются определенным агрессивным химическим составом почв и приземных слоев атмосферы (рис. 2 е, 3 а; табл. 1, 2) [45, 46], поэтому они практически лишены растительности (рис. 2 ф, 3 б; табл. 3). Образцы отобраны также в 1 км от сольфатарного поля внутри кальдеры Головнина. Заметного влияния вулканической деятельности на растительность в этом местообитании нет, поэтому его можно назвать типичным для исследуемого вида (рис. 2 г, h; табл. 1, 3).

На о. Итуруп образцы *S. beauverdiana* собирали в среднем комплексе лавового потока, сформированного последним извержением влк. Кудрявый, и у подножия влк. Баранского. На влк. Кудрявый на растения влияют выбросы с фумарол верхнего комплекса [46, 47], а также кислотные дожди и туманы (рис. 2 а, б; табл. 1, 2). А в условиях подножия влк. Баранского местообитание спиреи Бовеера приурочено к бортам осыпи вулканического склона, представленной крупными валунами и глыбами, между которыми удерживается кустарниковая растительность (табл. 3). Растительность здесь практически не испытывает повреждающего влияния вулканических проявлений, поэтому данное местообитание характеризуется как близкое к типичному для исследуемого вида (рис. 2 с, d).

На п-ове Камчатка образцы *S. beauverdiana* собраны в районе парящих газогидротермальных источников «Дачные» влк. Мутновского и в кальдере влк. Ксудач. Местообитание *S. beauverdiana* около газогидротермальных источников существенно отличается от окружающих территорий по микроклимату, температурному режиму почв, геохимическим характеристикам [48, 49] (рис. 3 с; табл. 1, 2, 3). В кальдере влк. Ксудач местом сбора растений был южный склон постройки внутри кальдерного влк. Штюбеля и на берегу р. Теплая. Здесь последнее извержение 1907 г. вынесло на поверхность большие объемы рыхлых вулканических продуктов – пепла, песка, пемзы, шлака [50] (рис. 3 е, г; табл. 1, 2). На этих ювенильных пеплово-шлаковых отложениях

в 2016 г. уже сформировались растительные сообщества со значительным участием пионерных видов и некоторых кустарничков, в том числе *S. beauverdiana* (рис. 3 f, h; табл. 3).

Образцы *S. beauverdiana* для структурного анализа, учитывая опыт многолетних полевых работ [51], собраны в максимальном приближении к источникам вулканических проявлений. Местообитания *S. beauverdiana* обследовали по рекомендациям при геоботанических исследованиях [52, 53]. В каждом местообитании однолетние побеги *S. beauverdiana* отбирали с побегов ветвления от трех особей. Фиксацию образцов стеблей для анатомического анализа проводили в день сбора в смеси 70%-го этилового спирта и глицерина. Анализ образцов коры выполняли на оборудовании

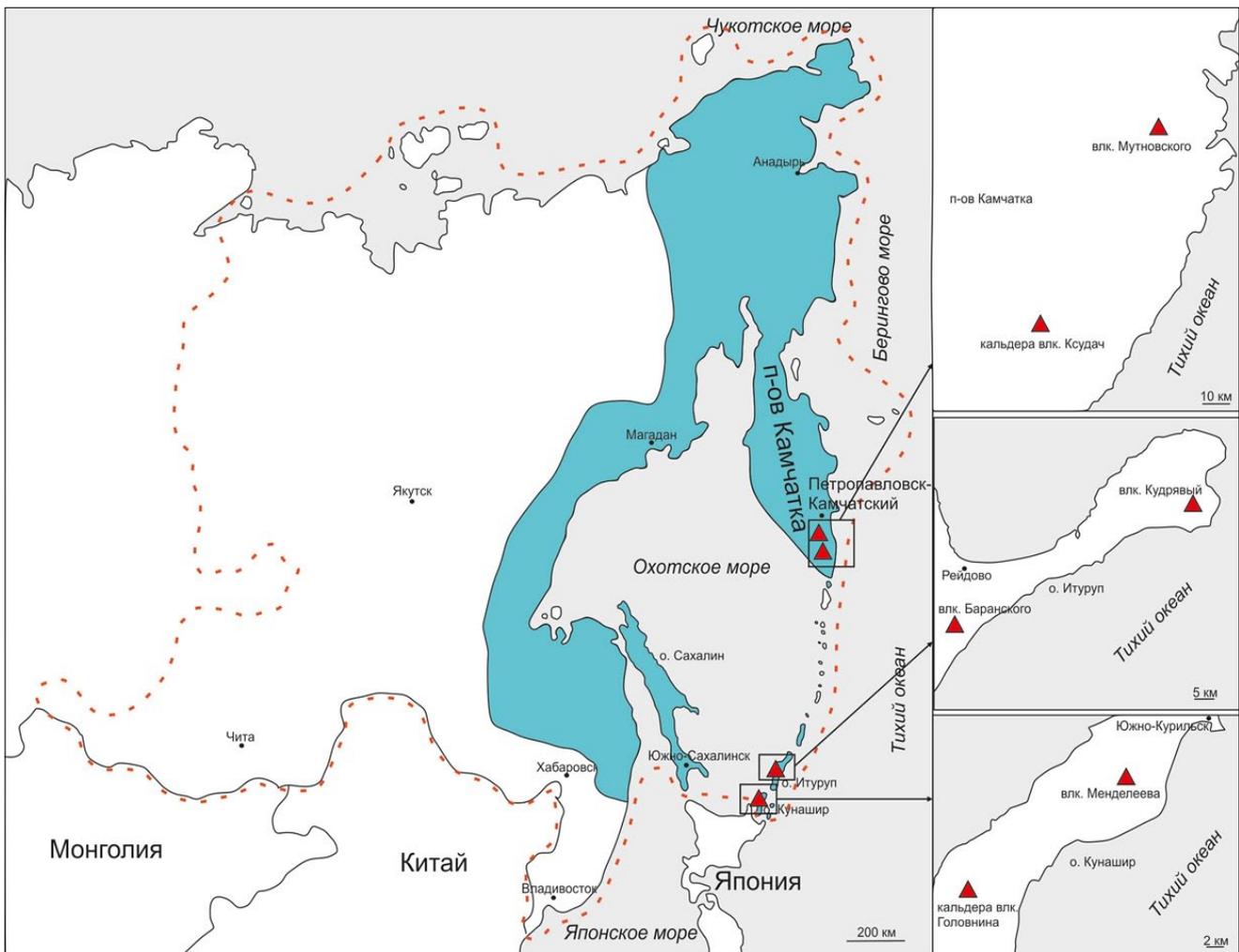


Рис. 1. Ареал *S. beauverdiana* на Дальнем Востоке России по [41]. Пунктирной красной линией обозначены границы Дальневосточного федерального округа. Красными треугольниками обозначены исследуемые местообитания *S. beauverdiana*.

Fig. 1. Habitat of *S. beauverdiana* in the Russian Far East according to [41]. The dotted red line marks the borders of the Far East. The red triangles indicate the studied habitats of *S. beauverdiana*.



Рис. 2. *S. beauverdiana* в исследуемых местообитаниях на островах Итуруп и Кунашир. Слева (а, с, е, г) ландшафты исследуемых участков, справа (b, d, f, h) растения с этих участков. (а) – ландшафты лавового потока влк. Кудрявый, (b) – *S. beauverdiana* в несомкнутых шикшево-кассиопеево-камнеломковых группировках в этом районе; (с) – ландшафты подножия влк. Баранского, (d) – *S. beauverdiana* в бамбучково-кустарниковом растительном сообществе; (е) – ландшафты берега оз. Кипящее кальдеры влк. Головнина, (f) – *S. beauverdiana* в разреженных травяно-кустарниковых группировках; (g) – ландшафты кальдеры влк. Головнина, дно кальдеры, (h) – *S. beauverdiana* в бамбучнике кедровостланиково-кустарниковом. Фото а, b – А.В. Дегтярева; с, d – А.В. Копаниной; е, f, g, h – А.И. Тальских

Fig. 2. *S. beauverdiana* in the studied habitats on the islands of Iturup and Kunashir. On the left (a, c, e, g) there are the landscapes of the studied areas, on the right (b, d, f, h) – the plants from these areas. (a) – landscapes of the lava flow of Kudryavy volcano, (b) – *S. beauverdiana* in the open *Empetrum*–*Cassiope*–*Saxifraga* groups in this area; (c) – landscapes at the foot of Baransky volcano, (d) – *S. beauverdiana* in a sasa sp. shrub plant community; (e) – landscapes of the lake shore of Lake Kipyashchee of the Golovnin volcano caldera, (f) – *S. beauverdiana* in sparse herbaceous-shrub communities in the area of Lake Kipyashchee; (g) – landscapes of the Golovnin volcano caldera, the bottom of the caldera, (h) – *S. beauverdiana* in the pinus pumila-shrub sasa sp. in this area. Photo a, b – by A.V. Degtyarev; c, d – by A.V. Kopanina; e, f, g, h – by A.I. Talskikh



Рис. 3. *S. beauverdiana* в исследуемых местообитаниях на о. Кунашир и п-ове Камчатка. Слева (а, с, е, г) ландшафты исследуемых участков; справа (b, d, f, h) растения с этих участков. (а) – ландшафты Северо-Восточного сольфатарного поля влк. Менделеева, (b) – *S. beauverdiana* в кедровостланиково-бамбучниковом растительном сообществе в данном районе; (с) – ландшафты источников «Дачные» влк. Мутновский, (d) – *S. beauverdiana* в ивково-рододендрово-спирейном растительном сообществе; (е) – ландшафты устья р. Теплая в кальдере влк. Ксудач, (f) – *S. beauverdiana* в филодоцеево-остролодочниковом растительном сообществе; (g) – ландшафты влк. Штюбеля в кальдере влк. Ксудач, h – *S. beauverdiana* в ивково-рододендровом остролодочно-ковово-майниковом растительном сообществе. Все фото А.В. Копаниной

Fig. 3. *S. beauverdiana* in the studied habitats on Kunashir Island and the Kamchatka Peninsula. On the left (a, c, e, g) there are the landscapes of the studied areas; on the right (b, d, f, h) – the plants from these areas. (a) – landscapes of the North-Eastern solfataric field of Mendeleev volcano, (b) – *S. beauverdiana* in *Pinus pumila*–*Sasa* sp. plant community in this area; (c) – landscapes of Dachnye springs of Mutnovsky volcano, (d) – *S. beauverdiana* in a *Salix*–*Rhododendron*–*Spiraea* plant community; (e) – landscapes of the mouth of the Teplaya River, the Ksudach volcano caldera, (f) – *S. beauverdiana* in a *Phyllodoce*–*Oxytropis* plant community; (g) – landscapes of Shtyubel volcano in the Ksudach volcano caldera, (h) – *S. beauverdiana* in the *Salix*–*Rhododendron*–*Oxytropis*–*Maianthemum* plant community. All photos by A.V. Kopanina

лаборатории экологии растений и геоэкологии ИМГиГ ДВО РАН методами световой микроскопии [51]. Для изготовления поперечных, радиальных и тангентальных микросрезов стеблей толщиной 10–25 мкм использовали санный микротом HM 430c с замораживающим столиком (Thermo Scientific, США). Окрашивали микросрезы регрессивным методом с использованием сафранина и нильского синего, с последующей отмывкой в растворах этилового спирта возрастающей концентрации (от 50 до 96 %) и заключительным обезвоживанием в карбоксиле и ксиле по методическим рекомендациям [54]. Постоянные препараты изготавливали с использованием синтетических заливочных сред. Компьютерную обработку изображений микросрезов для измерения биометрических параметров и микрофотографии делали при помощи программного обеспечения ZEN 2 lite на световом микроскопе Axio Scope.A1, Carl Zeiss.

Мы проанализировали 7 количественных показателей тканей коры однолетних стеблей. Объем выборки для каждого параметра составлял не менее 30 измерений с каждой особи. По особям объем выборки усредняли. При анализе параметров тканей и клеток в однолетних стеблях с 8 местообитаний рассчитаны выборочное среднее (Mcp), коэффициент вариации, границы математического ожидания (для доверительной вероятности 95 %) (табл. 4).

Описание тканей коры выполняли на основе аналитических подходов, принятых The International Association of Wood Anatomists – IAWA по анатомии коры древесных растений [55]. Следуя рекомендациям IAWA, под корой мы понимаем все ткани, расположенные снаружы от сосудистого камбия. В однолетнем стебле древесного растения это эпидерма или перидерма, колленхима, кортекс, эндодерма, первичные механические элементы (склереиды или волокна), первичная и вторичная флоэма.

Результаты и обсуждение

Внутренняя структура коры однолетнего стебля *S. beauverdiana* была описана нами в более ранних работах [31, 32]. В литературе есть сведения о структуре коры других видов рода *Spiraea*: *Spiraea alpina* Pall. var. *nana*, *Spiraea betulifolia* Pall., *Spiraea crenata* L., *Spiraea*

Таблица 1. Краткая геолого-морфологическая характеристика вулканов, на склонах которых изучена *S. beauverdiana* (по литературным данным).
Table 1. Brief geological and morphological characteristics of the volcanoes, on the slopes of which *S. beauverdiana* was studied (according to the literature data)

Название вулкана	Влк. Кудрявый	Влк. Баранского	Кальдера влк. Головина	Влк. Менделеева	Влк. Мугновский	Кальдера влк. Ксудач
Форма вулкана	Стратовулкан [46]	Вулкан [46]	Супервулкан (кальдера) [46]	Стратовулкан [46]	Щитовой [3]	Супервулкан (кальдера) [50]
Абсолютная высота вулкана, м	991 [46]	1125 [46]	541 [46]	888 [46]	2322 [3]	1079 [50]
Последнее извержение вулкана, год	1883 [46]	1951 [46]	1948 [46]	1880 [46]	2000 [3]	1907 [50]
Вид современной деятельности вулкана	Фумарольная активность [46, 47]	Фумарольная и термальная активность [46]	Фумарольная и газогидротермальная активность [46, 48, 49]			Фумарольная и гидротермальная активность [50]
Породы, из которых сложен вулкан	Двуфазные андезиты [46, 47]	Андезиты [1]	Туфогенно-осадочные образования [46]	Андезитовые и андезитово-базальтовые лавы. Основной состав лав – кварцевый оливинсо-державший дацит [46]	Породы от базальтов до риодацитов. Преобладают высокоглиноземистые базальты [48, 49]	Обширный покров пемз дацитового состава, отложения черных шлаков андезитово-базальтов [50]

Таблица 2. Характеристики исследованных местобитаний *S. beaverdiana* на южных Курильских о-вах и п-ове Камчатка (по [45–49])
Table 2. Characteristics of the studied habitats of *S. beaverdiana* on the southern Kuril Islands and the Kamchatka Peninsula (according to [45–49])

Местообитание	О. Итуруп		О. Кунашир			П-ов Камчатка	
	Влк. Кудрявый, западный склон, средний комплекс лавового потока	Влк. Баранского, подножие, северо-западный склон, каменистое русло временного водотока	Кальдера влк. Головинна, Центральное Восточное сольфатарное поле, берег оз. Кипящее	Кальдера влк. Головинна, дно кальдеры в 1 км на юго-запад от оз. Кипящее	Влк. Менделеева, Северо-Восточное сольфатарное поле, верхняя группа источников ручья Кислый, правый борт	Влк. Мутновский, газогидротермальные источники «Дачные» (в 1.5 км от геотермальной станции)	Кальдера влк. Ксудач, южный склон постройки влк. Штубеля
Координаты пунктов сбора	N 45°23'16"; E 148°48'19"	N 45°3'45"; E 147°35'34"	N 43°51'58"; E 145°29'56"	N 43°51'43"; E 145°30'0"	N 43°59'16"; E 145°43'35"	N 52°31'49"; E 158°11'32"	N 51°50'8"; E 157°32'10"
Дата сбора	29.07.2015	31.07.2018	10.10.2007	28.07.2019	10.09.2006	15.07.2016	22.07.2016
Высота пунктов сбора над уровнем моря, м	567	289	160	170	180	809	424
Тип термальной воды	–	–	От субнейтральных до кислых (гидрокарбонатно-сульфатные, натриево-кальциевые) [46]	–	Кислые, углекислые, сульфатные натриево-кальциево-магниево-сульфатные [46]	Сульфатно-кальциевые гидрокарбонатно-натриевые с невысокой общей минерализацией [48, 49]	–
Газовый состав выбросов фумарол	Выбросы с верхнего комплекса: CO ₂ , H ₂ S, SO ₂ , HCl, H ₂ , CO, N ₂ [46, 47]. Кислотные дожди и туманы	–	CO ₂ , SO ₂ , H ₂ S, HCl [46]. Кислотные дожди и туманы	–	H ₂ S, SO ₂ [46]. Кислотные дожди и туманы	CO ₂ [48, 49]. Кислотные дожди и туманы	–
Температура парогазовой смеси	870–940 °C [46]	–	90–100 °C [46]	–	90–98.5 °C [46]	95 °C [48, 49]	–
Присутствие тяжелых металлов в породах	Re [46]	–	Pb–Cd, Rb–As [46]	–	Zn, Pb, Mn [45]	Cu, Mn, Zn, As, Sb [48, 49]	–

Примечание. Проверк означает отсутствие признака.

Note. Dash means that feature is absent.

Таблица 3. Краткая характеристика *S. beauverdiana* в местообитаниях на южных Курильских о-вах и п-ове Камчатка по данным полевых обследований
 Table 3. Brief characteristics of *S. beauverdiana* in the habitats on the southern Kuril Islands and the Kamchatka Peninsula according to field survey data

Местообитание	Растительное сообщество местообитания	Жизненная форма	Высота	Жизненность
Влк. Кудрявый, лавовый поток	Несомкнутые шикшево-кассиопево-камеломковыми группировки (<i>Empetrum sibiricum</i> , <i>Cassiope lycorodioides</i> , <i>Saxifraga merkitii</i>), расстojание между которыми от 1 до 5–7 м. Куртины и пятна <i>S. beauverdiana</i> встречаются совместно с доминантами группировок.	Кустарничек	До 30 см	Вегетирует, цветет, плодоносит
Влк. Баранского, подножие	Бамбучково-кустарниковое сообщество (<i>Sasa</i> sp., <i>S. beauverdiana</i>). Отдельные кусты <i>S. beauverdiana</i> встречаются между валунами осыпи у бортов временного водотока.	Кустарник	До 60 см	Вегетирует, цветет, плодоносит
Кальдера влк. Головнина, берег оз. Кипящего	Разреженные травяно-кустарниковые группировки (<i>Ledum hypoleucum</i> и <i>Empetrum sibiricum</i> , <i>S. beauverdiana</i> , <i>Reynoutria sachalinensis</i>). Отдельные компактные кусты <i>S. beauverdiana</i> встречаются между каменными отдельностями осыпи над сольфатарами.	Кустарничек	До 20 см	Вегетирует, цветет, плодоносит. Химические некрозы на листьях и стеблях.
Кальдера влк. Головнина, дно кальдеры	Бамбучник кедровостлапниково-кустарниковый (<i>Sasa</i> sp., <i>Pinus pumila</i> , <i>Ledum hypoleucum</i> , <i>S. beauverdiana</i> , <i>Empetrum sibiricum</i>). Крупные кусты и куртины <i>S. beauverdiana</i> располагаются среди пятен доминант сообщества, образуя плотный растительный покров.	Кустарник	До 60 см	Вегетирует, цветет, плодоносит
Влк. Менделеева, сольфатарное поле	Несомкнутые кедровостлапниково-бамбучниковые (<i>Pinus pumila</i> , <i>Sasa</i> sp., <i>Hydrangea paniculata</i> , <i>Menziesia pentandra</i> , <i>Ledum hypoleucum</i> , <i>S. beauverdiana</i>) и кустарниково-миксантусово-рейнутриевые группировки (<i>Ledum hypoleucum</i> , <i>Gaultheria miqueliana</i> , <i>Sasa</i> sp., <i>Miscanthus sinensis</i> , <i>Reynoutria sachalinensis</i>). Разреженные куртины и пятна <i>S. beauverdiana</i> встречаются совместно с доминантами группировок.	Кустарничек	До 20 см	Вегетирует, цветет, плодоносит. Химические некрозы на листьях и стеблях.
Влк. Мутновский, источники «Дачные»	Ивово-рододендрово-спирейное (<i>Salix arctica</i> , <i>Rhododendron kamtschaticum</i> , <i>S. beauverdiana</i>) сообщество. Куртины и пятна <i>S. beauverdiana</i> встречаются совместно с доминантами группировок.	Кустарничек	До 30 см	Вегетирует, цветет, плодоносит. Химические некрозы на листьях и стеблях.
Кальдера влк. Кеудач, устье р. Теплая	Филлоцеево-остролодочниковое (<i>Phyllocladus aleutica</i> , <i>Oxytropis revoluta</i> , <i>S. beauverdiana</i>) сообщество. Куртины и пятна <i>S. beauverdiana</i> встречаются совместно с доминантами группировок.	Кустарник	До 60 см	Вегетирует, цветет, плодоносит.
Кальдера влк. Кеудач, влк. Штубеля	Ивово-рододендровое остролодочниково-майниковое (<i>Salix arctica</i> , <i>Rhododendron kamtschaticum</i> , <i>Oxytropis revoluta</i> , <i>Maianthemum dilatatum</i> , <i>S. beauverdiana</i>) сообщество. Разреженные куртины и пятна <i>S. beauverdiana</i> встречаются совместно с доминантами группировок.	Кустарничек	До 30 см	Вегетирует, цветет, плодоносит.

Таблица 4. Количественная характеристика тканей коры *S. beauverdiiana* в контрастных экологических условиях на Курильских о-вах и п-ове Камчатка
Table 4. Quantitative characteristics of *S. beauverdiiana* bark tissues under the contrasting environmental conditions in the Kuril Islands (Kunashir and Iturup Islands) and the Kamchatka Peninsula

Параметр	О. Итуруп		О. Кунашир			П-ов Камчатка		
	Влк. Кудрявый, лавовый поток	Влк. Баранского, подножие	Кальдера влк. Головинина, берег оз. Кипящее	Кальдера влк. Головинина, дно кальдеры	*Влк. Менделеева, солончатое поле	*Влк. Мутновский, источники «Дачные»	Кальдера влк. Ксудач, устье р. Теплая	Кальдера влк. Ксудач, влк. Штгобея
Типы анатомического строения коры	I	III	II	I	I	III	III	III
Диаметр стебля, мм	1.13±0.06 (0.14)	1.03±0.04 (0.06)	0.94±0.07 (0.28)	0.91±0.01 (0.04)	0.96±0.06 (0.24)	0.62±0.03 (0.14)	0.80±0.02 (0.09)	0.70±0.03 (0.14)
Ширина коры, мкм	110.4±3.19 (0.08)	177.9±5.89 (0.06)	113.7±6.13 (0.21)	100.5±3.32 (0.09)	104.6±3.72 (0.14)	77.3±4.69 (0.16)	110.6±7.14 (0.17)	88.5±9.73 (0.29)
Ширина коры в аномальной зоне, мкм	-	-	166.9±8.63 (0.17)	-	-	-	-	-
Ширина аномальной феллемы, мкм	-	-	49.1±3.94 (0.27)	-	-	-	-	-
Ширина аномальной феллодермы, мкм	-	-	28.7±2.43 (0.28)	-	-	-	-	-
Ширина прироста вторичной флоэмы, мкм	24.3±1.98 (0.22)	25.8±1.96 (0.14)	15.3±0.93 (0.24)	18.5±0.72 (0.10)	18.9±1.13 (0.23)	13.1±0.55 (0.11)	9.9±0.76 (0.21)	13.1±1.17 (0.24)

*Неспецифические аномальные зоны были обнаружены в более взрослых стеблях (2 и более лет).

*Non-specific abnormal zones were found in older stems (2 or more years).

Примечания. Приведена средняя арифметическая величина ± границы для математического ожидания (коэффициент вариации). Прочерк – признак отсутствует.

Notes. Arithmetical mean±boundaries for mathematical expectation (coefficient of variation) is given. Dash means that feature is absent.

humilis Pojark., *Spiraea japonica* L., *Spiraea salicifolia* L. [56, 57].

Тканевый состав коры *S. beauverdiana* существенно меняется в течение первого вегетационного сезона за счет смены первичного строения коры на вторичное в первой половине сезона в результате заложения и деятельности вторичных меристем – феллогена и сосудистого камбия. Заложение феллогена у *S. beauverdiana* происходит в глубоких слоях коры, и все ткани, расположенные снару́жи от него, отмирают, так как он образует непроницаемому феллему.

В конце первого вегетационного сезона ткани коры *S. beauverdiana* (эпидерма; кортекс, включающий колленхиму, основную паренхиму и эндодерму), расположенные снару́жи от перидермы, почти полностью отмирают и деформируются, но не слущиваются с поверхности стебля (рис. 4 а). Эндодерма также деформируется после суберинизации феллемы. К концу лета вся нару́жная часть стебля отмирает до эндодермы, которая начинает функционировать как покровная ткань. Перидерма и ее нару́жная часть – феллема длительное время прикрыта эндодермой и лишь к середине или даже к концу следующего вегетационного сезона (на второй год роста), после опадения эндодермы, начинает выполнять функцию покровной ткани. Внешняя часть молодой коры – эпидерма, эндодерма или, позже, перидерма – выполняет роль защиты внутренних тканей от абиотических и биотических стрессов. Внутренняя часть коры *S. beauverdiana* представлена флоэмой, которая осуществляет транспорт ассимилятов, их запас и синтез вторичных метаболитов.

В конце вегетационного сезона в стебле *S. beauverdiana* по направлению от периферии к центру в коре располагаются следующие ткани: деформированная эпидерма; деформированный кортекс, включающий колленхиму, основную паренхиму и эндодерму; перидерма, включающая однослойную феллему, феллоген и 1-2-слойную феллодерму; протофлоэма, протофлоэмные волокна и склереиды; метафлоэма и вторичная флоэма (рис. 4 а).

В коре однолетних ассимиляционных стеблей *S. beauverdiana* в различных вулканических ландшафтах наблюдаются различные отклонения от типичной анатомии. Анализируя эти отклонения, мы выявили 3 типа анатомической организации коры однолетних стеблей.

I типу свойственно равномерное заложение феллогена, который формирует перидерму по всей окружности однолетнего стебля (рис. 4 а, б). Такой тип анатомического строения мы обнаружили на о. Итуруп у образцов с лавового потока влк. Кудрявый, у подножия северо-западного склона влк. Баранского, а на о. Кунашир у образцов, собранных внутри кальдеры влк. Головнина (дно кальдеры), на сольфатарном поле влк. Менделеева. Этот тип анатомической организации коры характерен для однолетних стеблей *S. beauverdiana* с типичной анатомией.

II тип характеризуется наличием зон неспецифического аномального строения тканей коры. Этим зонам свойственна интенсивная склерификация и дилатация флоэмной паренхимы, а главная особенность – аномальная деятельность феллогена, в результате которой за несколько недель вегетации формируются многослойные феллема и феллодерма (рис. 4 с, d), в отличие от «типичного» строения, когда феллема состоит из 1 слоя клеток, а феллодерма из 1–2 слоев. Эти зоны носят локальный характер и чередуются в стебле с участками обычного строения. Благодаря этому аномальные зоны отчетливо различимы на микросрезках молодой коры. К этому типу относятся образцы с берега оз. Кипящее в кальдере влк. Головнина, о. Кунашир. На сольфатарном поле влк. Менделеева и на источниках «Дачные» влк. Мутновский зоны неспецифического аномального строения тканей коры были обнаружены в более взрослых стеблях (2 и более лет). Впервые эти зоны во внутренней структуре коры у *S. beauverdiana* мы выявили на сольфатарном поле кальдеры влк. Головнина [31, 32] и предположили, что наличие аномалий в коре – наиболее яркое проявление адаптации древесных растений к экстремальным условиям среды. Зоны неспецифического аномального строения могут образовываться в перидерме или более глубоких слоях – во вторичной флоэме [30, 31, 58].

В коре **III** типа перидерма отсутствует, т.е. феллоген не закладывается в первый вегетационный период (рис. 4 е, f). Такие особенности мы обнаружили в образцах с лавового потока влк. Кудрявый, кальдеры влк. Ксудач (устье р. Теплая и влк. Штюбеля) и на источниках «Дачные» влк. Мутновский.

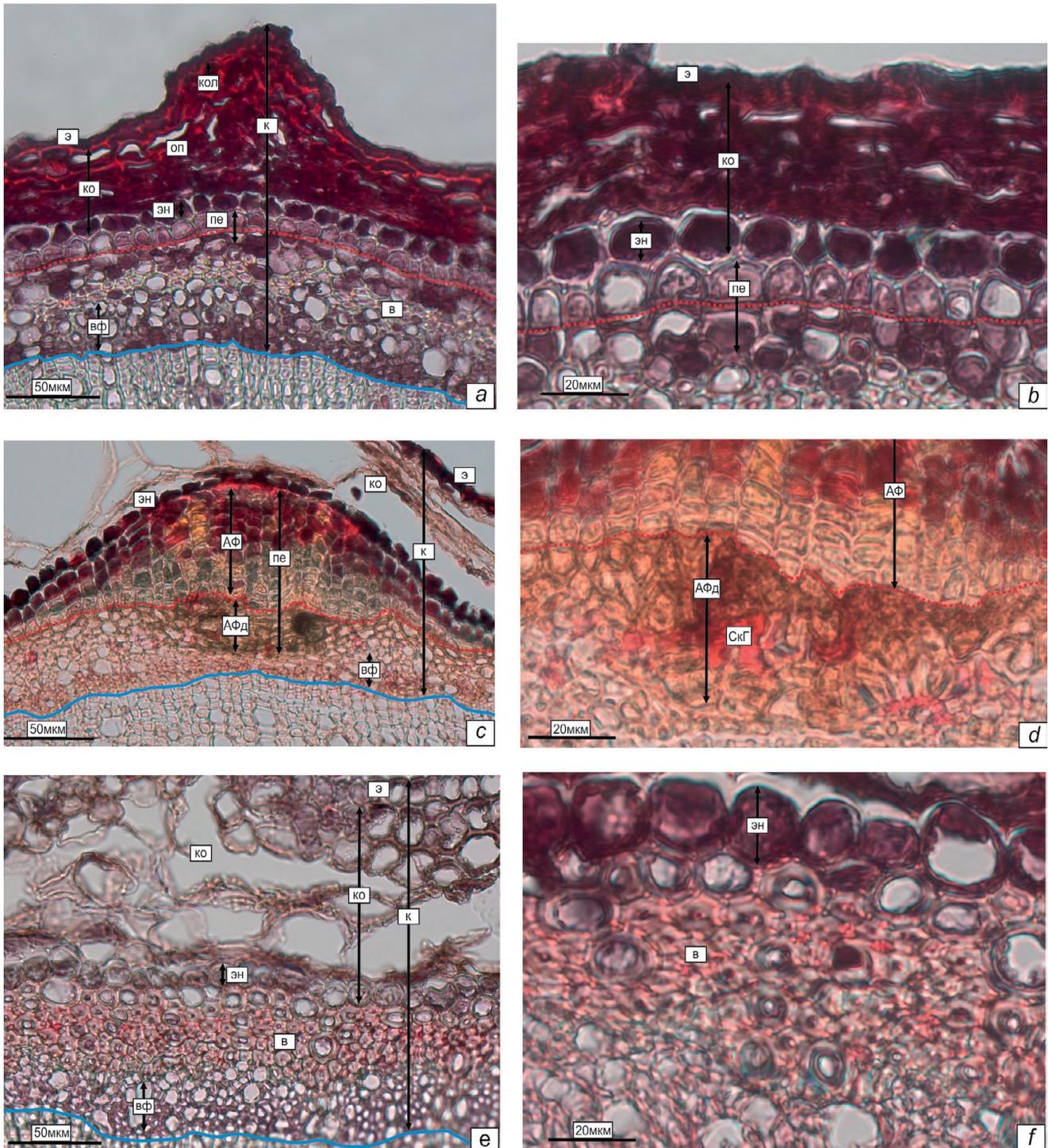


Рис. 4. Типы анатомического строения тканей коры однолетнего стебля *S. beauverdiana*: а, б – I тип (образцы с лавового потока влк. Кудрявый); с, д – II тип (образцы с кальдеры влк. Головнина, берег оз. Кипящее); е, ф – III тип (образцы с лавового потока влк. Кудрявый). (а, с, е) – кора однолетнего стебля; (б, д, ф) – внешняя часть коры. Обозначения: К – кора, КО – кортекс, Э – эпидерма, КОЛ – колленхима, ОП – основная паренхима, ЭН – эндодерма, ПЕ – перидерма, АФ – аномальная феллема, АФд – аномальная феллодерма, СкГ – склереидные группы, В – волокна, ВФ – вторичная флоэма. Красная пунктирная линия – феллоген; синяя сплошная линия – сосудистый камбий.

Fig. 4. Types of the anatomical structure of the bark tissues of the annual stem of *S. beauverdiana*: а, б – I type (samples from the lava flow of Kudryavy volcano); с, д – II type (samples from the Golovnin volcano caldera, the shore of Lake Kipyashcheye); е, ф – III type (samples from the lava flow of Kudryavy volcano). (а, с, е) – bark of an annual stem; (б, д, ф) – outer part of the bark. Abbreviations: К – bark; КО – cortex; Э – epidermis; КОЛ – collenchyma; ОП – main parenchyma; ЭН – endodermis; ПЕ – periderm; АФ – abnormal phelloderm; АФд – abnormal phelloderm; СкГ – sclereids group; В – fibers; ВФ – secondary phloem; red dotted line – phellogen; solid blue line – vascular cambium.

Других характерных отличий для каждого типа анатомического строения однолетней коры не выявлено. Интенсивность склерификации первичной флоэмы разная у растений разных местообитаний, но наиболее она выражена у образцов с подножия влк. Баранского (I тип) и с лавового потока влк. Кудрявый (III тип). Годичный прирост флоэмы, сформированный сосудистым камбием, экстремально узкий у образцов с кальдеры влк. Ксудач и экстремально широкий у образцов с лавового потока влк. Кудрявый, при этом у них один III тип анатомического строения коры.

В ландшафтах подножия влк. Баранского и кальдеры влк. Головнина (дно кальдеры) нет существенного вулканического воздействия на растительность (табл. 2, 3). На старых вулканических отложениях уже сформировался плотный растительный покров, в том числе с участием *S. beauverdiana* (рис. 2 с, g; табл. 3). В этих местообитаниях растения занимают большие пространства, формируют крупные пятна и куртины. Здесь растения обладают полной жизненностью, они цветут и вегетируют, видимых повреждений на листьях нет (рис. 2 d, h; табл. 3). Экологические факторы обитания в этих районах позволяют растению находиться практически в своем экологическом оптимуме. Эти местообитания *S. beauverdiana* можно охарактеризовать как типичные для исследуемого вида (табл. 2). Средний комплекс лавового потока влк. Кудрявый тоже близок к типичному местообитанию, так как здесь при снеготаяниях происходит снос дополнительных растительных остатков, на основе которых формируется почва, где древесные растения закрепляются и могут нормально произрастать (табл. 2, 3).

На сольфатарном поле влк. Менделеева в результате действия сероводорода и сернистых газов породы видоизменены и обогащены сульфидами металлов (табл. 2), поэтому данное местообитание не является благоприятным для произрастания древесных растений, в том числе *S. beauverdiana*.

Статистический анализ структурных показателей коры однолетних стеблей *S. beauverdiana*, сформированной по I типу (табл. 4), показал общность количественных признаков коры этого типа. В этом типе нет экстремально малых значений ширины коры и флоэмы. Ширина коры у *S. beauverdiana* с подножия

влк. Баранского на 19 % больше, чем у образцов с кальдеры влк. Головнина (дно кальдеры). Эта разница создается за счет увеличения ширины склеренхимного кольца. Ширина вторичной флоэмы у образцов с подножия влк. Баранского (I тип) и дна кальдеры влк. Головнина (I тип) имеет близкие значения. Вышеперечисленные ткани в этих местообитаниях не имеют экстремально малых значений. Ширина коры и ширина вторичной флоэмы у образцов с сольфатарного поля влк. Менделеева (I тип) имеют близкие значения с образцами с кальдеры влк. Головнина (дно кальдеры) и меньше на 16 % ширины коры образцов с подножия влк. Баранского. Ширина коры у образцов с лавового потока влк. Кудрявый (I и III типы) меньше, чем у образцов с подножия влк. Баранского (I тип), на 11 % и больше по сравнению с образцами с дна кальдеры влк. Головнина (I тип) на 9 %. Ширина вторичной флоэмы образцов с лавового потока влк. Кудрявый (I и III типы) больше, чем у растений с I типом коры из всех местообитаний, на 20–22 % за счет крупных клеток вторичной флоэмы (флоэмной паренхимы).

Количественные показатели коры однолетнего стебля *S. beauverdiana*, сформированной по II типу (табл. 4), обнаруживают аномальные значения, т.е. в такой коре формируются зоны неспецифического аномального строения тканей коры. Кора этого типа встречается в ассимиляционных побегах *S. beauverdiana* только в одном местообитании – на берегу оз. Кипящее кальдеры влк. Головнина. Ширина коры в аномальной зоне у этих образцов больше на 25 %, чем у образцов с подножия влк. Баранского (I тип), и на 39 % больше, чем у образцов с кальдеры влк. Головнина (дно кальдеры) (I тип). Эти увеличения ширины коры происходят за счет большего числа слоев феллемы и феллодермы в аномальной зоне (рис. 4 с). Ширина вторичной флоэмы у образцов с берега оз. Кипящее кальдеры влк. Головнина (II тип) меньше, чем у образцов с подножия влк. Баранского (I тип) и дна кальдеры влк. Головнина (I тип), в среднем на 17 %.

Стрессовые факторы, включая кислотные дожди и туманы, которые формируются на берегу оз. Кипящее (табл. 1, 2), создают крайне неблагоприятные условия для произрастания древесных растений, в том числе *S. beauverdiana*.

Статистический анализ структурных показателей коры однолетних стеблей *S. beauverdiana*, сформированной по III типу (табл. 4), показал общность количественных признаков коры этого типа. В этом типе у некоторых образцов есть экстремально малые значения ширины коры и флоэмы. Ширина коры у образцов с кальдеры влк. Ксудач, влк. Штюбеля, и источников «Дачные» влк. Мутновский (III тип) меньше, чем у образцов с подножия влк. Баранского (I тип), на 30–37 % за счет отсутствия перидермы. А ширина коры образцов с кальдеры влк. Ксудач, берег р. Теплая (III тип), меньше по сравнению с образцами с подножия влк. Баранского на 11 %. Несмотря на то что у растений с берега р. Теплая также отсутствует перидерма, степень уменьшения ширины коры здесь ниже за счет того, что клетки кортекса еще не деформированы, в отличие от образцов с кальдеры влк. Ксудач, влк. Штюбеля, и источников «Дачные» влк. Мутновский (III тип), у которых клетки кортекса уже смяты.

Значения ширины коры у образцов с кальдеры влк. Ксудач (влк. Штюбеля и берег р. Теплая) (III тип) и с кальдеры влк. Головнина (дно кальдеры) (I тип) близки. А у образцов с источников «Дачные» влк. Мутновский (III тип) по сравнению с образцами с кальдеры влк. Головнина (дно кальдеры) ширина коры меньше на 23 %.

Наибольшие значения ширины коры у образцов с лавового потока влк. Кудрявый (I и III типы) – в 1.6–2.2 раза выше, чем у образцов с влк. Ксудач (влк. Штюбеля, берег р. Теплая) и источников «Дачные» влк. Мутновский (III тип), и в 1.5–1.7 раза выше, чем у образцов с подножия влк. Баранского и дна кальдеры влк. Головнина (I тип). Это объясняется бóльшим приростом вторичной флоэмы и недеформированной паренхимы кортекса.

Ширина вторичной флоэмы образцов с кальдеры влк. Ксудач (влк. Штюбеля, берег р. Теплая) и источников «Дачные» влк. Мутновский (III тип) в 1.5–2.0 раза меньше, чем у образцов с подножия влк. Баранского и кальдеры влк. Головнина (дно кальдеры) (I тип), и в 1.9–2.5 раза меньше, чем в образцах с лавового потока влк. Кудрявый (I и III типы), за счет меньшего числа слоев вторичной флоэмы.

Значительно дренированные пирокластические отложения в кальдере влк. Ксудач

(влк. Штюбеля и берег р. Теплая) и участки с кислой и сильнокислой реакцией в субстратах различной обводненности (источники «Дачные») (табл. 1, 2) создают неблагоприятные условия для произрастания древесных растений.

В условиях лавового потока влк. Кудрявый у особей *S. beauverdiana* наблюдается формирование двух типов (I и III) структуры коры однолетних побегов. Формирование двух типов коры здесь происходит, возможно, в связи с прерыванием работы феллогена на отдельных стеблях, что может свидетельствовать о локальном стрессогенном эффекте, например, при концентрации кислотных осадков в процессе испарения с ассимиляционной поверхности молодых побегов *S. beauverdiana*.

Структурные особенности в коре *S. beauverdiana* в условиях оз. Кипящее кальдеры влк. Головнина свидетельствуют о некотором сходстве зон неспецифического аномального строения с аномалией древесины, связанной с синдромом ямчатости стебля, которая встречается у *Betula pendula* var. *carelica* (Merckl.) [30, 31, 58]. Ямчатость стебля может быть вызвана как биотическими факторами – заражением некоторыми вирусами или группой вирусов (переносится насекомыми, повреждающими побеги, или передается при прививках), так и определенным сочетанием абиотических факторов [59, 60]. Кроме того, в условиях засушливого климата Нижнего Поволжья у однолетних стеблей некоторых видов берез было отмечено увеличение ширины коры за счет активного нарастания феллемы [61]. В отличие от берез, у *S. beauverdiana* в норме не образуется многослойная феллема, но в условиях крайнего стресса в микроландшафтах сольфатарных полей она может формироваться как аномальная структура.

Анализируя структурную реакцию коры однолетних ассимиляционных побегов на вулканический стресс у разных видов древесных растений, имеющих различные жизненные формы – деревья, кустарники, кустарнички и лианы, мы обратили внимание на ее разнонаправленность. В однолетних стеблях *Toxicodendron orientale* Greene в условиях Верхнедокторских групп термальных источников влк. Менделеева происходит уменьшение ширины коры, а в однолетних стеблях *Betula*

ermanii в условиях Южно-Сахалинского грязевого вулкана (о. Сахалин), Старозаводского сольфатарного поля и вблизи гидротермальных Голубых озер влк. Баранского (о. Итуруп) ширина коры близка к типичным показателям [34, 62]. В условиях гидротермальных источников влк. Менделеева в однолетних стеблях представителей *Ericaceae* (*Menziesia pentandra* Maxim., *Vaccinium hirtum* Thunb., *Gaultheria miqueliana* Takeda., *Vaccinium praestans* Lamb.) наблюдается увеличение ширины коры. В условиях терм первичные ткани коры в однолетних и малолетних стеблях, включая эпидерму, дольше сохраняют свое функциональное значение [57]. Впервые этот эффект разнонаправленности структурного ответа на вулканический стресс мы выявили у *B. ermanii* [63]. Мы полагаем, что этот эффект свидетельствует о высокой пластичности коры ассимиляционных побегов. Возможно, он свойствен только видам, обладающим широкой экологической валентностью, имеющим обширный широтный диапазон распространения. Для проверки высказанного предположения необходимы дополнительные исследования на широком видовом материале.

Мы полагаем, что разнообразие типов анатомического строения однолетних ассимиляционных побегов *S. beauverdiana* связано с нарушением деятельности латеральных меристем стебля – феллогена и камбия под давлением неблагоприятных факторов вулканических ландшафтов. Функциональная активность этих меристем в условиях вулканического стресса может носить как постоянный, так и прерывистый характер в течение вегетационного сезона, а может вообще отсутствовать, когда эти меристемы переходят к вынужденному временному покою. В состоянии вынужденного временного покоя в вегетационный сезон феллоген и сосудистый камбий не производят флоэму и перидерму, что приводит к формированию экстремально узких и неравномерных годовичных приростов этих тканей. Таким образом, в пределах даже одного экстремального местообитания можно обнаружить структуру коры двух типов.

Сочетание различных экологических факторов – высокие температуры в корневой зоне, высокая концентрация растворимых солей в кислой среде, редкоземельных элементов и тяжелых металлов в почве на сольфатарных полях и газогидротермальных ис-

точниках, а также высокая инсоляция, низкая влагоемкость пирокластического чехла и его нестабильность на шлаковых полях вызывает у древесных растений и *S. beauverdiana* состояние физиологической засухи. В этих условиях чрезвычайной ограниченности всех анаболических процессов, и прежде всего фотосинтеза, в ассимиляционных побегах создается острый дефицит пластического материала. Все меристемы: и феллоген и сосудистый камбий – являются активными зонами поглощения питательных веществ, как органических, так и минеральных, а также воды [64]. В условиях ограничения снабжения этими веществами меристемы ассимиляционных побегов крайне нестабильно работают, что приводит к образованию аномальных тканей в коре и структурным изменениям перидермы и флоэмы [65], а также к различным структурным отклонениям, описанным в настоящем исследовании.

Заключение

Исследованы структурные особенности коры однолетних ассимиляционных побегов *S. beauverdiana*, произрастающей в контрастных экологических условиях в условиях фумарольной, газогидротермальной активности и на пирокластических отложениях в вулканогенных ландшафтах южных курильских островов Кунашира и Итурупа и п-ова Камчатка.

Выявлены различные отклонения от типичной анатомии в структурной организации тканей коры ассимиляционных побегов *S. beauverdiana*, которые выполняют основную функциональную нагрузку углеродного питания, ближнего и дальнего транспорта углерода, защиты внутренней среды тела растения от внешних абиотических и биотических воздействий. По совокупности структурно-функциональных признаков выделены 3 типа анатомической организации коры однолетних стеблей *S. beauverdiana* под давлением вулканического стресса, которые, как мы полагаем, являются адаптационными. Разные анатомические структуры коры складываются в этих условиях в результате различных комбинаций работы феллогена и сосудистого камбия, функциональная активность которых может носить как постоянный, так и прерывистый характер или быть в состоянии вынужденного временного покоя. Мы полагаем, что структурные от-

клонения коры однолетнего стебля могут быть использованы в качестве диагностики физиологического состояния древесного растения в тот или иной период развития или в том или ином местообитании.

В зависимости от интенсивности давления неблагоприятных факторов среды происходят изменения физиологических процессов, протекающих в коре стебля древесных растений, что находит отражение в структурном изменении этого тканевого комплекса: увеличении или уменьшении ширины коры и ширины прироста вторичной флоэмы однолетнего стебля. Изучение структуры однолетнего стебля *S. beauverdiana* в различных экстремальных условиях позволяет нам сделать вывод о формировании сложного разнонаправленного процесса адаптации у древесных растений, в том числе в виде неспецифических аномальных зон.

Список литературы

- Манько Ю.И. 1980. Вулканизм и динамика растительности. *Ботанический журнал*, 65(4): 457–469.
- Лаверов Н.П. 2005. *Новейший и современный вулканизм на территории России*. М.: Наука, 604 с.
- Манько Ю.И., Сидельников А.Н. 1989. *Влияние вулканизма на растительность*. Владивосток: ДВО АН СССР, 163 с.
- Гришин С.Ю. 1992. Сукцессии подгольцовой растительности на лавовых потоках Толбачинского дола. *Ботанический журнал*, 77(1): 92–100.
- Гришин С.Ю. 2014. Излияние лавовых потоков на Курильских островах в XX и начале XXI в.: масштабы и глубина изменения экосистем. *Известия Русского географического общества*, 6: 1–13.
- Нешатаева В.Ю. 2009. *Растительность полуострова Камчатка*. М.: КМК, 537 с.
- Боголицын К.Г., Сурсо М.В., Гусакова М.А., Зубов И.Н. 2016. Влияние стрессовых воздействий на компонентный состав и строение древесины можжевельника. *Лесной журнал*, 6: 33–41. <https://doi.org/10.17238/issn0536-1036.2016.6.33>
- Islam M., Rahman M., Brauning A. 2019. Impact of extreme drought on tree-ring width and vessel anatomical features of *Chukrasia tabularis*. *Dendrochronologia*, 53: 63–72. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2018.11.007>
- Кузьмичев А.М., Золотухин А.И. 2012. Повреждения древесных растений экстремально высокими температурами и засухой летом 2010 г. в Среднем Прихоперье. *Вестник Саратовского государственного университета им. Н.И. Вавилова*, 1: 32–36.
- Золотухин А.И., Занина М.А. 2015. Адаптации древесных растений после теплового стресса в Прихоперье. *Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия: Химия. Биология. Экология*, 15(1): 93–98.
- Farahat E., Gartner H. 2019. Anatomy and dendrochronological potential of *Moringa peregrina* from the hyper-arid desert in Egypt. *Dendrochronologia*, 56: 125606. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2019.125606>
- Фахрутдинова В.В., Бенькова В.Е., Шашкин А.В. 2017. Изменчивость структуры годичных колец у лиственницы Гмелина на северной границе леса (полуостров Таймыр). *Сибирский лесной журнал*, 2: 62–69. <https://doi.org/10.15372/sjfs20170207>
- Фонти М.В., Фахрутдинова В.В., Калинина Е.В., Тычков И.И., Попкова М.И., Шишов В.В., Николаев А.Н. 2018. Многолетняя изменчивость анатомических параметров годичных колец хвойных пород в криолитозоне средней Сибири. *Лесоведение*, 6: 403–416.
- Cruz-Munoz A.R., Rodriguez-Fernandez L., Calva-Vazquez G., Ruvalcaba-Sil J.L. 2008. Effects due to Popocatepetl volcano eruptions on the elemental concentrations in tree growth rings. *X-Ray Spectrometry*, 37(2): 163–168. <https://doi.org/10.1002/xrs.1057>
- Alfaro Sanchez R., Camarero J.J., Querejeta J.I., Sagra J., Moya D., Rodriguez-Trejo D.A. 2020. Volcanic activity signals in tree-rings at the treeline of the Popocatepetl, Mexico. *Dendrochronologia*, 59: 125663. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2020.125663>
- Battipaglia G., Cherubini P., Saurer M., Siegwolf T.W., Strumia S., Cotrufo F. 2007. Volcanic explosive eruptions of the Vesuvio decrease tree-ring growth but not photosynthetic rates in the surrounding forests. *Global Change Biology*, 13: 1122–1137. <http://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01350.x>
- Carlón Allende T., Macías J.L., Mendoza M.E., Villanueva Díaz J. 2020. Evidence of volcanic activity in the growth rings of trees at the Tacana Volcano, Mexico-Guatemala border. *Canadian J. of Forest Research*, 50(1): 65–72. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2019-0214>
- Schweingruber F.H. 2007. *Wood structure and environment*. Berlin: Springer-Verlag, 279 p. <https://doi.org/10.1007/978-3-540-48548-3>
- Боровикова М.Г. 2013. Изменчивость ширины годичных слоев ствольной древесины и коры березы пушистой. *Вестник КрасГАУ*, 2(77): 76–80.
- Барыкина Р.П., Кудряшев Л.В. 1973. Анатомическое исследование гипоарктических кустарников *Betula exilis* Sukacz. и *Betula pana* L. *Ботанический журнал*, 58(3): 421–428.
- Corvalan P., Naulin P., Contreras A. 2019. Variación del espesor de corteza en el perfil fustal de *Nothofagus obliqua* en la precordillera de Maule, Chile. *Interciencia*, 44: 644–648.
- Стасова В.В., Зубарева О.Н., Иванова Г.А. 2015. Анатомические характеристики луба ствола сосны обыкновенной после лесного пожара. *Сибирский лесной журнал*, 1: 74–86.
- Pausas J.G. 2015. Bark thickness and fire regime. *Functional Ecology*, 29: 315–327. <http://doi.org/10.1111/1365-2435.12372>
- Pausas J.G. 2017. Bark thickness and fire regime: another twist. *New Phytologist*, 213: 13–15. <https://doi.org/10.1111/nph.14277>
- Shearman T.M., Wang G.G., Ma P.T., Guan S. 2018. Patterns of bark growth for juvenile trees of six common hardwood species in the eastern United States and the implications to fire-tolerance. *Trees*, 32: 519–524. <https://doi.org/10.1007/s00468-017-1649-9>
- Kidd K.R., Varner J.M. 2019. Differential relative bark thickness and aboveground growth discriminates fire resistance among hardwood sprouts in the southern Cascades, California. *Trees*, 33: 267–277. <https://doi.org/10.1007/s00468-018-1775-z>

27. Тальских А. И., Копанина А.В., Власова И.И. **2019**. Структурные особенности коры молодых стеблей *Betula ermanii* Cham. в условиях Южно-Сахалинского грязевого вулкана (о-в Сахалин). В кн.: *Геодинамические процессы и природные катастрофы: тез. докл. III Всерос. науч. конф. с междунар. участием, Южно-Сахалинск, 27–31 мая*. Южно-Сахалинск: ИМГиГ ДВО РАН, с. 181.
28. Kopanina A.V., Talskikh A.I., Vlasova I.I., Kotina E.L. **2022**. Age-related pattern in bark formation of *Betula ermanii* growing in volcanic environments from southern Sakhalin and Kuril Islands (Northeast Asia). *Trees*, 36: 1–25. <https://doi.org/10.1007/s00468-021-02257-x>
29. Тальских А.И., Копанина А.В., Власова И.И. **2022**. Структурные особенности коры однолетнего стебля *Betula ermanii* Cham. под воздействием газо-гидротермальных выходов вулкана Баранского. *Региональные проблемы*, 25(1): 16–30. <http://doi.org/10.31433/2618-9593-2022-25-1-16-30>
30. Вацерионова Е.О., Копанина А.В. **2016**. Особенности структуры молодых стеблей *Spiraea beauverdiana* в условиях сольфатарных полей вулкана кальдеры Головинна, остров Кунашир. *Бюл. БСИ ДВО РАН*, 15: 8–10.
31. Копанина А.В., Власова И.И., Вацерионова Е.О. **2017**. Структурные адаптации древесных растений к условиям вулканических ландшафтов Курильских островов. *Вестник ДВО РАН*, 1: 88–96.
32. Вацерионова Е.О., Копанина А.В., Власова И.И. **2021**. Структура коры однолетнего стебля *Spiraea beauverdiana* (Rosaceae) в условиях сольфатарных полей кальдеры вулкана Головинна (о-в Кунашир, южные Курильские о-ва). *Бюл. БСИ ДВО РАН*, 25: 1–15. <http://doi.org/10.17581/bbgi2501>
33. Побережная Т.М., Копанина А.В. **2011**. Биогеохимические и анатомические особенности растений в местах проявления современного вулканизма. *Сибирский экологический журнал*, 18(2): 285–292.
34. Kopanina A.V., Vlasova I.I. **2019**. Structural changes of bark of the woody liana *Toxicodendron orientale* Greene (Anacardiaceae) in the extreme environments of gashydrothermal volcanic activity. *Botanica Pacifica*, 8(2): 3–17. <https://doi.org/10.17581/bp.2019.08212>
35. Копанина А.В., Еремин В.М. **2012**. Анатомия коры представителей семейства *Ericaceae*, произрастающих на Сахалине и Курильских островах. *Ботанический журнал*, 97(8): 1061a–1079.
36. Копанина А.В., Лебедева Е.В., Власова И.И. **2018**. Особенности восстановления растительности после извержения 1907 г. Кальдеры Ксудач на юге Камчатского полуострова. *Изв. РАН. Серия географическая*, 6: 57–69. <https://doi.org/10.1134/S2587556618060092>
37. Kopanina A.V., Lebedeva E.V., Vlasova I.I., Talskikh A.I. **2020**. Structural traits of woody plants and geomorphological conditions to the vegetation recovery at Ksudach caldera (Southern Kamchatka) since the explosive eruption in 1907. *J. of Mountain Science*, 17(7): 1613–1635. <https://doi.org/10.1007/s11629-019-5583-8>
38. Безделев А.Б., Безделева Т.А. **2006**. *Жизненные формы семенных растений российского Дальнего Востока*. Владивосток: Дальнаука, 295 с.
39. Кораблев А.П., Нешатаева В.Ю. **2016**. Первичные вулканогенные сукцессии растительности лесного пояса на плато Толбачинский дол (Камчатка). *Изв. РАН. Серия биологическая*, 4: 366–376.
40. Толмачев А.И. **1956**. *Деревья, кустарники и древесностые лианы острова Сахалина*. М.: Изд-во АН СССР, 159 с.
41. Смирнов А.А. **2002**. *Распространение сосудистых растений на острове Сахалин*. Южно-Сахалинск: ИМГиГ ДВО РАН, 245 с.
42. Якубов В.В., Недолужко В.А., Шанцер И.А., Тихомиров В.Н., Румянцев С.Д. **1996**. Семейство Розовые – Rosaceae. В кн.: *Сосудистые растения советского Дальнего Востока*. СПб.: Наука, т. 8, с. 125–246.
43. Баркалов В.Ю. **2009**. *Флора Курильских островов*. Владивосток: Дальнаука, 468 с.
44. Якубов В.В. **2007**. *Растения Камчатки: полевой атлас*. М.: Путь, Истина и Жизнь, 260 с.
45. Жарков Р.Ф., Побережная Т.М. **2008**. Влияние сольфатарно-гидротермальной деятельности вулканов на компоненты ландшафтов (влк. Менделеева, о-в Кунашир, Курильские острова). *Вестник ДВО РАН*, 1: 53–58.
46. Жарков Р.В. **2014**. *Термальные источники южных Курильских островов*. Владивосток: Дальнаука, 378 с.
47. Чаплыгин И.В. **2009**. *Рудная минерализация высокотемпературных fumarol вулкана Кудрявый (о. Итуруп, Курильские о-ва): автореф. дис. ... канд. геол.-минер. наук*, Москва.
48. Селянгин О.Б. **2009**. *К вулканам Мутновский и Горелый: вулканологический и туристический путеводитель*. Петропавловск-Камчатский: Новая книга, 108 с.
49. Панова Л.А. **2012**. Минералы геотермальных отложений Дачных источников вулкана Мутновский, Камчатка. *Металлогения древних и современных океанов*, 1: 78–81.
50. Мелекесцев И.В., Сулержицкий Л.Д. **1987**. Вулкан Ксудач (Камчатка) за последние 10 тыс. лет. *Вулканология и сейсмология*, 4: 28–39.
51. Vlasova I.I., Kopanina A.V. **2021**. Peculiarities of selecting woody plants for anatomy analysis in various environments. *IOP Conf. Series: Earth and Environmental Science*, 946: 012048. <https://doi.org/10.1088/1755-1315/946/1/012048>
52. Боголюбов А.С., Панков А.Б. **1996**. *Простейшая методика геоботанического описания леса: метод. пособие*. М.: Экосистема, 17 с.
53. Андреева Е.Н., Баккал И.Ю., Горшков В.В. и др. **2002**. *Методы изучения лесных сообществ*. СПб.: Ботанический институт им. В.Л. Комарова, 240 с.
54. Барыкина Р.П., Веселова Т.Д., Девятов А.Г. и др. **2004**. *Справочник по ботанической микротехнике: основы и методы*. М.: Изд-во МГУ, 312 с.
55. Angyalossy V., Pace M.R., Evert R.F., Marcati C.R., Oskolski A.A., Terrazas T., Kotina E., Lens F., Mazzoni-Viveiros S.C., Angeles G., Machado S.R., Crivellaro A., Rao K.S., Junikka L., Nikolaeva N., Baas P. **2016**. IAWA list of microscopic bark features. *IAWA J.*, 37(4): 517–615. <https://doi.org/10.1163/22941932-20160151>
56. Лотова Л.И., Тимонин А.К. **2005**. *Анатомия коры розовцветных (Rosaceae): разнообразие, эволюция, таксономическое значение*. М.: КМК, 264 с.
57. Ерёмин В.М., Копанина А.В. **2012**. *Атлас анатомии коры деревьев, кустарников и лиан Сахалина и Курильских островов*. Брест: Полиграфика, 896 с.
58. Копанина А.В. **2018**. Структурные адаптации *Spiraea beauverdiana* (Rosaceae) в экстремальных условиях. В кн.: *Материалы VI Междунар. симп. им. Б.Н. Уголева, посвящ. 50-летию регион. коорд. совета по совр. пробл. дресиноведения, Красноярск, 10–16 сент. 2018 г.* Ин-т леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, Новосибирск, с. 108–111.
59. Коровин В.В., Новицкая Л.Л., Курносков Г.А. **2003**. *Структурные аномалии стебля древесных растений*. М.: Москов. гос. ун-т леса, 259 с.

60. Новицкая Л.Л. **2008**. Карельская береза: механизмы роста и развития структурных аномалий. Петрозаводск: Verso, 144 с.
61. Талалуева Л.В. **1983**. Особенности анатомического строения коры стебля некоторых видов рода *Betula* (Betulaceae). *Ботанический журнал*, 70(4): 490–495.
62. Talskikh A.I., Kopanina A.V., Vlasova I.I. **2019**. Structural features of the bark in young stems of *Betula ermanii* Cham. in the conditions of Yuzhno-Sakhalinsky mud volcano (Sakhalin Island). *IOP Conference. Series Earth and Environmental Science*, 324: 012033. <https://doi.org/10.1088/1755-1315/324/1/012033>
63. Копанина А.В., Тальских А.И., Власова И.И. **2018**. Особенности строения коры и древесины *Betula ermanii* (Betulaceae S.F. Gray) в островных экосистемах. В кн.: *Материалы VI Междунар. симп. им. Б.Н. Уголева, посвящ. 50-летию регион. коорд. совета по совр. пробл. древесиноведения, Красноярск, 10–16 сент.* Новосибирск: СО РАН, с. 111–115.
64. Evert R.F. **2006**. *Esau's plant anatomy: meristems, cells, and tissues of the plant body: their structure, function, and development*. 3rd ed. Canada, 601 с. <https://doi.org/10.1002/0470047380>
65. Kopanina A.V. **2019**. Structure and formation of bark tissues of *Betula ermanii* (Betulaceae) in ontogenesis. In: *Plant anatomy: traditions perspectives: Materials of the Intern. Symp. ded. to the 90th anniversary of Prof. Ludmila Ivanovna Lotova, Sept. 16–22*. Pt 1. Moscow: MAKS Press, p. 131–133.
- References**
- Manko Yu.I. **1980**. [Volcanism and vegetation dynamics]. *Botanical J.*, 65(4): 457–469. (In Russ.).
 - Laverov N.P. **2005**. [*Newest and modern volcanism in Russia*]. Moscow: Nauka, 604 p. (In Russ.).
 - Manko Yu.I., Sidelnikov A.N. **1989**. [*Effect of volcanism on vegetation*]. Vladivostok: DVO AN SSSR, 163 p. (In Russ.).
 - Grishin S.Yu. **1992**. [Successions of subalpine vegetation on lava flows of the Tolbachinsky Dol]. *Botanical J.*, 77(1): 92–100. (In Russ.).
 - Grishin S.Yu. **2014**. Outpouring of lava flows on the Kuril Islands in XX and the beginning of XXI centuries: scope and depth of ecosystem changes. *Izvestiya Russkogo geograficheskogo obshchestva*, 6: 1–13. (In Russ., abstr. in Engl.).
 - Neshataeva V.Yu. **2009**. [*Vegetation of Kamchatka Peninsula*]. Moscow: KMK, 537 p. (In Russ.).
 - Bogolitsyn K.G., Surso M.V., Gusakova M.A., Zubov I.N. **2016**. The influence of stresses on the component composition and structure of juniper wood. *Lesnoj zhurnal = Russian Forestry J.*, 6: 33–41. (In Russ., abstr. in Engl.). <https://doi.org/10.17238/issn0536-1036.2016.6.33>
 - Islam M., Rahman M., Brauning A. **2019**. Impact of extreme drought on tree-ring width and vessel anatomical features of *Chukrasia tabularis*. *Dendrochronologia*, 53: 63–72. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2018.11.007>
 - Kuzmichev A.I., Zolotukhin A.I. **2012**. The damage of woody plants by extremely high temperatures and dry weather in summer 2010 in the middle Kholer river region. *Vestnik Saratovskogo gosagrouniversiteta im. N.I. Vavilova*, 1: 32–36. (In Russ., abstr. in Engl.).
 - Zolotukhin A.M., Zanina M.A. **2015**. The adaptations of woody plants after a thermal stress in the khopyor river region. *Izvestiya Saratovskogo universiteta. Novaya seriya. Seriya: Himiya. Biologiya. Ekologiya*, 15(1): 93–98. (In Russ., abstr. in Engl.).
 - Farhat E., Gartner H. **2019**. Anatomy and dendrochronological potential of *Moringa peregrina* from the hyper-arid desert in Egypt. *Dendrochronologia*, 56: 125606. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2019.125606>
 - Fakhrudinova V.V., Benkova V.E., Shashkin A.V. **2017**. Variability of the tree-rings structure of Gmelin's Larch at northern tree line (Peninsula of Taymyr). *Sibirskij lesnoj zhurnal = Siberian J. of Forest Science*, 2: 62–69. (In Russ., abstr. in Engl.). <https://doi.org/10.15372/sjfs20170207>
 - Fonti M.V., Fakhrudinova V.V., Kalinina E.V., Tychkov I.I. et al. **2019**. Long-term variability of anatomic features of annual tree rings of larch, pine and spruce in the permafrost zone in Central Siberia. *Contemporary Problems of Ecology*, 12(7): 692–702. <https://doi.org/10.1134/S1995425519070035>
 - Cruz-Munoz A.R., Rodriguez-Fernandez L., Calva-Vazquez G., Ruvalcaba-Sil J.L. **2008**. Effects due to Popocatepetl volcano eruptions on the elemental concentrations in tree growth rings. *X-Ray Spectrometry*, 37: 163–168. <https://doi.org/10.1002/XRS.1057>
 - Alfaro Sanchez R., Camarero J.J., Querejeta J.I., Sagra J., Moya D., Rodriguez-Trejo D. **2020**. Volcanic activity signals in tree-rings at the treeline of the Popocatepetl, Mexico. *Dendrochronologia*, 59: 125663. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2020.125663>
 - Battipaglia G., Cherubini P., Saurer M., Siegwolf T.W., Strumia S., Cotrufo F. **2007**. Volcanic explosive eruptions of the Vesuvio decrease tree-ring growth but not photosynthetic rates in the surrounding forests. *Global Change Biology*, 13: 1122–1137. <http://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01350.x>
 - Carlón Allende T., Macías J.L., Mendoza M.E., Villanueva Díaz J. **2020**. Evidence of volcanic activity in the growth rings of trees at the Tacana Volcano, Mexico-Guatemala border. *Canadian J. of Forest Research*, 50(1): 65–72. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2019-0214>
 - Schweingruber F.H. **2007**. *Wood structure and environment*. Berlin: Springer-Verlag, 279 p. <https://doi.org/10.1007/978-3-540-48548-3>
 - Borovikova M. G. **2013**. The year layer width variability of the fluffy birch stem wood and bark. *Vestnik KrasGAU*, 2(77): 76–80. (In Russ., abstr. in Engl.).
 - Barykina R.P., Kudryashev L.V. **1973**. [Anatomical study of the hypoarctic shrubs *Betula exilis* Sukacz. and *Betula nana* L.]. *Botanical J.*, 58(3): 421–428. (In Russ.).
 - Corvalan P., Naulin P., Contreras A. **2019**. Variación del espesor de corteza en el perfil fustal de *Nothofagus obliqua* en la precordillera de Maule, Chile. *Interciencia*, 44: 644–648.
 - Stasova V.V., Zubareva O.N., Ivanova G.A. **2015**. Anatomical features of the scots pine stem phloem after forest fire. *Sibirskij Lesnoj Zhurnal*, 1: 74–86. (In Russ., abstr. in Engl.).
 - Pausas J.G. **2015**. Bark thickness and fire regime. *Functional Ecology*, 29: 315–327. <http://doi.org/10.1111/1365-2435.12372>
 - Pausas J.G. **2017**. Bark thickness and fire regime: another twist. *New Phytologist*, 213: 13–15. <https://doi.org/10.1111/nph.14277>
 - Shearman T.M., Wang G.G., Ma P.T., Guan S. **2018**. Patterns of bark growth for juvenile trees of six common hardwood species in the eastern United States and the implications to fire-tolerance. *Trees*, 32: 519–524. <https://doi.org/10.1007/s00468-017-1649-9>

26. Kidd K.R., Varner J.M. **2019**. Differential relative bark thickness and aboveground growth discriminates fire resistance among hardwood sprouts in the southern Cascades, California. *Trees*, 33: 267–277. <https://doi.org/10.1007/s00468-018-1775-z>
27. Talskikh A.I., Kopanina A.V., Vlasova I.I. **2019**. [Structural features of the bark of young stems of *Betula ermanii* Cham. in the conditions of the Yuzhno-Sakhalinsk mud volcano (Sakhalin Island)]. In: *Geodynamic processes and natural disasters: Abstracts of the III All-Russian scientific conf. with intern. participation, Yuzhno-Sakhalinsk, May 27–31*. Yuzhno-Sakhalinsk: Institute of Marine Geology and Geophysics of the FEB RAS, p. 181. (In Russ.)
28. Kopanina A.V., Talskikh A.I., Vlasova I.I., Kotina E.L. **2022**. Age-related pattern in bark formation of *Betula ermanii* growing in volcanic environments from southern Sakhalin and Kuril Islands (Northeast Asia). *Trees*, 36: 915–939. <https://doi.org/10.1007/s00468-021-02257-x>
29. Talskikh A.I., Kopanina A.V., Vlasova I.I. **2022**. Structural features in the bark of the annual stem *Betula ermanii* Cham., exposed to the Baransky volcano hydrothermal gases and fluids. *Regional'nye problemy*, 25(1): 16–30. (In Russ., abstr. in Engl.). <http://doi.org/10.31433/2618-9593-2022-25-1-16-30>
30. Vazzerionova E.O., Kopanina A.V. **2016**. The internal structure of the young stems *Spiraea beauverdiana* formed under solfataric fields Golovnin volcano caldera, Kunashir Island. *Byull. Botanicheskogo sada-instituta DVO RAN*, 15: 8–10. (In Russ., abstr. in Engl.)
31. Kopanina A.V., Vlasova I.I., Vatsierionova E.O. **2017**. Structural adaptation of woody plants to volcanic landscapes of the Kuril Islands. *Vestnik of the FEB RAS*, 1: 88–96. (In Russ., abstr. in Engl.)
32. Vatsierionova E.O., Kopanina A.V., Vlasova I.I. **2021**. The structure of the bark of the annual stem of *Spiraea beauverdiana* (Rosaceae) in the conditions of the solfataric fields of the Golovnin volcano's caldera (Kunashir, south Kuril Islands). *Byull. Botanicheskogo sada-instituta DVO RAN*, 25: 1–15. (In Russ., abstr. in Engl.). <http://doi.org/10.17581/bbgi2501>
33. Poberezhnaya T.M., Kopanina A.V. **2011**. The biogeochemistry and anatomy of plants in areas of recent volcanism. *Contemporary Problems of Ecology*, 4(2): 212–217. <http://doi.org/10.1134/S1995425511020135>
34. Kopanina A.V., Vlasova I.I. **2019**. Structural changes of bark of the woody liana *Toxicodendron orientale* Greene (Anacardiaceae) in the extreme environments of gashydrothermal volcanic activity. *Botanica Pacifica*, 8(2): 3–17. <https://doi.org/10.17581/bp.2019.08212>
35. Kopanina A.V., Eremin V.M. **2012**. Bark anatomy of some *Ericaceae* species from Sakhalin and Kuril Islands. *Botanicheskij zhurnal*, 97(8): 1061a–1079. (In Russ., abstr. in Engl.)
36. Kopanina A.V., Lebedeva E.V., Vlasova I.I. **2018**. Features of vegetation restoration after the eruption of 1907 Ksudach caldera in the south of the Kamchatka peninsula. *Izvestiya Rossijskoj akademii nauk. Seriya geograficheskaya*, 6: 57–69. (In Russ., abstr. in Engl.). <https://doi.org/10.1134/S2587556618060092>
37. Kopanina A.V., Lebedeva E.V., Vlasova I.I., Talskikh A.V. **2020**. Structural traits of woody plants and geomorphological conditions to the vegetation recovery at Ksudach caldera (Southern Kamchatka) since the explosive eruption in 1907. *J. of Mountain Science*, 17: 1613–1635. <http://doi.org/10.1007/s11629-019-5583-8>
38. Bezdelev A.B., Bezdeleva T.A. **2006**. [*Life forms of seed plants of the Russian Far East*]. Vladivostok: Dal'nauka, 295 p. (In Russ.)
39. Korablev A.P., Neshataeva V.Y. **2016**. Primary plant successions of forest belt vegetation on the Tolbachinskii Dol volcanic plateau (Kamchatka). *Biology Bull.*, 43(4): 307–317. <http://doi.org/10.1134/S1062359016040051>
40. Tolmachev A.I. **1956**. [*Trees, shrubs and woody lianas of Sakhalin Island*]. Moscow: Academy of Sciences of the USSR, 159 p. (In Russ.)
41. Smirnov A.A. **2002**. [*Distribution of vascular plants on Sakhalin Island*]. Yuzhno-Sakhalinsk: IMGiG DVO RAN, 245 p. (In Russ.)
42. Yakubov V.V., Nedoluzhko V.A., Shantser I.A., Tikhomirov V.N., Rumyantsev S.D. **1996**. [Rosaceae family – Rosaceae]. In: *Vascular plants of the Soviet Far East*. St. Petersburg: Nauka, 8: 125–246. (In Russ.)
43. Barkalov V.Yu. **2009**. *Flora of the Kuril Islands*. Vladivostok: Dal'nauka, 468. (In Russ., abstr. in Engl.)
44. Yakubov V.V. **2007**. *Plants of Kamchatka (the Field Atlas)*. Moscow: Put', Istina i Zhizn', 260 p. (In Russ.)
45. Zharkov R.F., Poberezhnaya T.M. **2008**. Effect of solphataric hydrothermal activity of volcanoes on landscapes (taking Mendeleev volcano, Kunashir Island, Kuril Islands, as an example). *Vestnik of the FEB RAS*, 1: 53–58. (In Russ., abstr. in Engl.)
46. Zharkov R.V. **2014**. *Thermal springs of the South Kuril Islands*. Vladivostok: Dal'nauka, 378. (In Russ., abstr. in Engl.)
47. Chaplygin I.V. **2009**. [*Ore mineralization of high-temperature fumaroles of Kudryavy volcano (Iturup Island, Kuril Islands)*]: [extended abstr... Cand. Sci. (Geol.-Miner.)]. Moscow, 24 p. (In Russ.)
48. Selyangin O.B. **2009**. *To the Mutnovsky and Gorely volcanoes: volcanological and traveller's guide*. Petropavlovsk-Kamchatsky: Novaja kniga, 108 p. (In Russ.)
49. Panova L.A. **2012**. [Minerals of geothermal deposits of Dachnye springs of Mutnovsky volcano, Kamchatka]. *Metallogeny of Ancient and Modern Oceans*, 1: 78–81. (In Russ.)
50. Melekestsev I.V., Sulerzhitsky L.D. **1987**. [Ksudach volcano (Kamchatka) over the last 10 thousand years]. *Volcanology and Seismology*, 4: 28–39. (In Russ.)
51. Vlasova I.I., Kopanina A.V. **2021**. Peculiarities of selecting woody plants for anatomy analysis in various environments. *IOP Conf. Series: Earth and Environmental Science*, 946: 012048. <https://doi.org/10.1088/1755-1315/946/1/012048>
52. Bogolyubov A.S., Pankov A.B. **1996**. [*The simplest method of geobotanical description of the forest: a guidance manual*]. Moscow: Ecosystem, 17 p. (In Russ.)
53. Andreeva E.N., Bakkal I.Yu., Gorshkov V.V., et al. **2002**. [*Methods for studying forest communities*]. St. Petersburg: Komarov Botanical Institute of RAS, 240 p. (In Russ.)
54. Barykina R.P., Veselova T.D., Devyatov A.G., et al. **2004**. [*Handbook of botanical microengineering: fundamentals and methods*]. Moscow: Publ. House of Moscow State University, 312 p. (In Russ.)
55. Angyalossy V., Pace M.R., Evert R.F., Marcati C.R., Oskolski A.A., Terrazas T., Kotina E., Lens F., Mazzoni-Viveiros S.C., Angeles G., Machado S.R., Crivellaro A., Rao K.S., Junikka L., Nikolaeva N., Baas P. **2016**. IAWA list of microscopic bark features. *IAWA J.*, 37(4): 517–615. <https://doi.org/10.1163/22941932-20160151>

56. Lotova L.I., Timonin A.K. **2005**. [*Anatomy of the Rosaceae bark: diversity, evolution, taxonomic significance*]. Moscow: KMK, 264 p. (In Russ.).
57. Eremin V.M., Kopanina A.V. **2012**. [*Atlas of the anatomy of the bark of trees, shrubs and lianas of Sakhalin and the Kuril Islands*]. Brest: Polygraphics, 896 p. (In Russ.).
58. Kopanina A.V. **2018**. Structural adaptations of *Spiraea beauverdiana* (Rosaceae Juss.) in extreme conditions. In: *Materialy VI Mezhdunarodnogo simpoziuma imeni B.N. Ugoleva, posvyashchennogo 50-letiyu Regional'nogo koordinatsionnogo soveta po sovremennym problemam drevesinovedeniya, Krasnoyarsk, 10–16 September*. Novosibirsk: SB RAS, p. 108–111. (In Russ., abstr. in Engl.).
59. Korovin V.V., Novitskaya L.L., Kurnosov G.A. **2003**. [*Structural stem anomalies of woody plants*]. Moscow: MGUL, 259 p. (In Russ.).
60. Novitskaya L.L. **2008**. *Karelian birch: mechanisms of growth and development of structural abnormalities*. Petrozavodsk, Verso, 144 p. (In Russ., abstr. in Engl.).
61. Talalueva L.V. **1983**. [Features of the anatomical structure of the stem bark of some species of the genus *Betula* (Betulaceae)]. *Botanical J.*, 70(4): 490–495. (In Russ.).
62. Talskikh A.I., Kopanina A.V., Vlasova I.I. **2019**. Structural features of the bark in young stems of *Betula ermanii* Cham. in the conditions of Yuzhno-Sakhalinsky mud volcano (Sakhalin Island). *IOP Conference Series Earth and Environmental Science*, 324: 012033. <https://doi.org/10.1088/1755-1315/324/1/012033>.
63. Kopanina A.V., Talskikh A.I., Vlasova I.I. **2018**. Features of the structure of the bark and wood of *Betula ermanii* (Betulaceae S.F. Gray) in island ecosystems. In: *Materialy VI Mezhdunarodnogo simp. imeni B.N. Ugoleva, posvyashch. 50-letiyu Regional'nogo koordinatsionnogo soveta po sovremennym problemam drevesinovedeniya, Krasnoyarsk, 10–16 September*. Novosibirsk: SB RAS, p. 111–115. (In Russ., abstr. in Engl.).
64. Evert R.F. **2006**. *Esau's plant anatomy: meristems, cells, and tissues of the plant body: their structure, function, and development*. 3rd ed. Canada, 601 p. <https://doi.org/10.1002/0470047380>.
65. Kopanina A.V. **2019**. Structure and formation of bark tissues of *Betula ermanii* (Betulaceae) in ontogenesis. In: *Plant anatomy: traditions and perspectives: Materials of the Intern. Symp. ded. to the 90th anniversary of Prof. Ludmila Ivanovna Lotova, Sept. 16–22*. Pt 1. Moscow: MAKS Press, p. 131–133. https://msu-botany.ru/gallery/10-29003-m664-conf-lotova2019_part1.pdf

Об авторах

Ватсерionova Екатерина Олеговна (<https://orcid.org/0000-0002-2280-083X>), научный сотрудник лаборатории экологии растений и геоэкологии, Институт морской геологии и геофизики ДВО РАН, Южно-Сахалинск, katya.vatserionova.85@mail.ru

Копанина Анна Владимировна (<https://orcid.org/0000-0001-5354-3584>), кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, руководитель лаборатории экологии растений и геоэкологии, Институт морской геологии и геофизики ДВО РАН, Южно-Сахалинск, anna_kopanina@mail.ru

Власова Инна Ивановна (<https://orcid.org/0000-0002-9365-266X>), старший научный сотрудник лаборатории экологии растений и геоэкологии, Институт морской геологии и геофизики ДВО РАН, Южно-Сахалинск, iivlasova@gmail.com

About Authors

Vatserionova, Ekaterina O. (<https://orcid.org/0000-0002-2280-083X>), Researcher of the Laboratory of plant ecology and geoeology, Institute of Marine Geology and Geophysics of the Far East Branch of RAS, Yuzhno-Sakhalinsk, katya.vatserionova.85@mail.ru

Kopanina, Anna V. (<https://orcid.org/0000-0001-5354-3584>), Cand. Sci. (Biology), Leading Researcher, Head of the Laboratory of plant ecology and geoeology, Institute of Marine Geology and Geophysics of the Far East Branch of RAS, Yuzhno-Sakhalinsk, anna_kopanina@mail.ru

Vlasova, Inna I. (<https://orcid.org/0000-0002-9365-266X>), Senior Researcher of the Laboratory of plant ecology and geoeology, Institute of Marine Geology and Geophysics of the Far East Branch of RAS, Yuzhno-Sakhalinsk, iivlasova@gmail.com

Поступила 17.08.2022

После доработки 20.11.2022

Принята к публикации 01.12.2022

Received 17 August 2022

Revised 20 November 2022

Accepted 1 December 2022