

© 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 581.522.5(571.64)

<https://doi.org/10.30730/gtr.2022.6.4.360-379>
<https://www.elibrary.ru/saqhjo>

Особенности структурного отклика коры и древесины березы плосколистной (*Betula platyphylla*, Betulaceae) в ландшафтах морских побережий, магматических и грязевых вулканов Сахалина и Курильских островов

А. И. Тальских*, А. В. Копанина, И. И. Власова

*E-mail: anastasiya_talsk@mail.ru

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

Реферат. Береза плосколистная (*Betula platyphylla*) одна из основных лесообразующих пород в Северо-Восточной Азии. На Дальнем Востоке России она формирует чистые и разнообразные смешанные леса. Благодаря высокой всхожести и темпам роста, неприхотливости, устойчивости к ветру, засухе, низким и высоким температурам береза плосколистная доминирует после сплошных рубок, пожаров, на пирокластических вулканических отложениях, а в дальнейшем создает благоприятные условия для восстановления зональных хвойных лесов. В настоящей работе изучены популяции березы плосколистной в различных условиях среднегорных массивов, морских побережий, активных магматических и грязевых вулканов юга Сахалина и Курильских островов. В каждом местообитании с 15 деревьев измерены возраст и высота деревьев, определены макро- и микропризнаки коры и древесины стволов по сколам, кернам и спилам. Результаты исследования показали, что для березы плосколистной под действием природного стресса характерно формирование низкорослого многоствольного дерева со значительными повреждениями и деформациями кроны, искривленными эксцентричными стволами и структурными прикорневыми аномалиями – капами и сувелями. На охотоморском побережье и в условиях грязевого вулкана на Сахалине выявлена структурная реакция коры и древесины березы плосколистной, свойственная многим древесным растениям в экстремальных местообитаниях, – уменьшение ширины коры и ее ежегодного прироста у старовозрастных деревьев. В условиях газогидротермальных проявлений магматических вулканов годичный прирост коры увеличивается до 2.7 раза по сравнению с нормой, что, вероятно, связано с молодым возрастом деревьев (10–20 лет). Полученные нами данные дополнительно обосновывают адаптивную значимость жизненной стратегии березы плосколистной как быстрорастущего древесного вида и показывают, что ширина коры древесных растений и величина ее ежегодного прироста могут служить функциональными показателями, характеризующими природные системы ландшафтов с различной степенью напряженности экологических факторов.

Ключевые слова: *Betula platyphylla*, жизненная форма, кора, ширина коры, скорость прироста, структурные аномалии, капы, сольфатары, вулканическая активность, грязевой вулкан

Features of the structural response of the bark and wood of birch (*Betula platyphylla*, Betulaceae) in the landscapes of sea coasts, magmatic and mud volcanoes of Sakhalin and the Kuril Islands

Anastasiya I. Talskih*, Anna V. Kopanina, Inna I. Vlasova

*E-mail: anastasiya_talsk@mail.ru

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

Abstract. *Betula platyphylla* is one of the main forest-forming species in Northeast Asia. In the Russian Far East, it forms birch and diverse mixed forests. Due to high germinative ability and growth rates, unpretentiousness, resistance to wind, drought, low and high temperatures, *Betula platyphylla* dominates after clear-cutting, fires and on pyroclastic deposits of volcanoes, and further forms favorable conditions for the restoration of zone coniferous forests. This paper studies the populations of *Betula platyphylla* under the various conditions of mid-mountain massifs, sea shores, active magmatic and mud volcanoes in the south of Sakhalin and Kuril Islands. Tree age and height were measured and macro- and micro-characteristics of the bark and wood of stems were identified in each habitat from 15 trees using the

cleavages, cores and sections. The results of the study have shown that *Betula platyphylla* under the impact of natural stress is characterized by the formation of a low-growing multi-stemmed tree with significant damage and deformation of the crown, twisted eccentric stems and structural basal anomalies – woodknobs and gnarls. The structural reaction of the bark and wood of the *Betula platyphylla*, character for many woody plants adapted to extreme habitats, which manifests itself in a decrease in the bark thickness and its growth rate in mature trees was revealed on the Okhotsk coast and under the conditions of the mud volcano on Sakhalin. Under the conditions of gas-hydrothermal springs of magmatic volcanoes, the bark thickness growth rate increases up to 2.7 times compared to the norm, which is probably associated with the young age of trees (10–20 years). The data we have obtained additionally substantiate the adaptive significance of the life strategy of the *Betula platyphylla* as a fast-growing tree species and show that the bark thickness of woody plants and its growth rate can be the plant functional traits that characterize the natural landscape systems with varying degrees of intensity of ecological factors.

Keywords: *Betula platyphylla*, life-form, bark, bark thickness, growth rate, structural anomaly, woodknob, solfatara, volcanic activity, mud volcano

Для цитирования: Тальских А.И., Копанина А.В., Власова И.И. Особенности структурного отклика коры и древесины березы плосколистной (*Betula platyphylla*, *Betulaceae*) в ландшафтах морских побережий, магматических и грязевых вулканов Сахалина и Курильских островов. *Геосистемы переходных зон*, 2022, т. 6, № 4, с. 360–379. <https://doi.org/10.30730/gtr.2022.6.4.360-379>; <https://www.elibrary.ru/saqhjo>

For citation: Talskih A.I., Kopanina A.V., Vlasova I.I. Features of the structural response of the bark and wood of birch (*Betula platyphylla*, *Betulaceae*) in the landscapes of sea coasts, magmatic and mud volcanoes of Sakhalin and the Kuril Islands. *Geosistemy perhodnykh zon = Geosystems of Transition Zones*, 2022, vol. 6, no. 4, pp. 360–379. (In Russ., abstr. in Engl.). <https://doi.org/10.30730/gtr.2022.6.4.360-379>; <https://www.elibrary.ru/saqhjo>

Благодарности и финансирование

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

Авторы выражают благодарность рецензентам за внимательное прочтение рукописи, советы и ценные замечания.

Acknowledgements 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).

The Authors are grateful to the respected Reviewers for their careful reading of the manuscript, advices and valuable comments.

Введение

Береза плосколистная (*Betula platyphylla* Sukaczew) является важным хозяйственным лесообразующим видом на Дальнем Востоке России. Этот вид значим как быстрорастущая порода, дающая древесинное сырье, а также как пищевое и лекарственное растение. Береза плосколистная успешно применяется в защитном лесоразведении, для создания ползащитных полос, лесных полос вдоль транспортных путей, а также в лесомелиоративных целях [1, 2]. В нарушенных коренных таежных лесах она благодаря своим эколого-биологическим особенностям формирует благоприятную среду для восстановительных процессов хвойных пород [3, 4].

На российском Дальнем Востоке площадь березовых лесов составляет 9 млн га, главные лесообразующие породы – береза плосколистная, береза ребристая, или желтая (*B. costata* Trautv.), береза даурская, или черная (*B. davurica* Pall.), береза каменная, или Эрмана (*B. ermanii* Cham.) [5]. Леса из плосколистной и каменной берез находятся на втором месте на Дальнем Востоке по занимаемой площади и составляют 8 % всех лесов [6]. Наи-

большее промышленное значение на Дальнем Востоке имеет береза плосколистная, образующая обычно чистые березовые, иногда березово-осиновые древостои кустарниковых и реже травяно-кустарниковых типов леса, с запасом до 200 м³/га [5].

Благодаря высокой экологической пластичности в отношении факторов среды и конкурентным преимуществам, береза участвует в составе почти всех типов леса: широколиственных (с кленом *Acer*, липой *Tilia*, дубом *Quercus*), смешанных, светлохвойных (с лиственницей *Larix*) и темнохвойных (с елью *Picea* и пихтой *Abies*) [4, 7]. Береза плосколистная создает благоприятный полог для поселения под ним сосны кедровой (*Pinus*), ели, пихты, лиственницы и некоторых теневыносливых лиственных пород – липы, ильма (*Ulmus*), клена, граба (*Carpinus*) и др. [4]. При антропогенных или пирогенных сукцессиях восстановление зональных хвойных лесов, как правило, осуществляется через смену березы плосколистной. Чаще всего после вырубок или пожаров на всей территории ареала береза плосколистная образует чистые насаждения с примесью лиственницы Каяндера (*Larix*

cajanderi Mayr) [4, 7]. Береза плосколистная хоть и является светолюбивым растением, но не закрепляет за собой территории, пройденные рубками и пожарами. После смены хвойными породами в первом поколении эта береза в составе насаждений сохраняется в небольшом количестве (5–10 %), выполняя роль стабилизатора лесовосстановительной среды [3].

Сукцессионные смены с участием березы плосколистной, в том числе формирующей самостоятельные леса, в Северо-Восточной Азии возникали под влиянием вулканических извержений, уничтожавших хвойные леса [7]. Вулканический ландшафт является для березы плосколистной территорией экстремального произрастания и активного освоения наряду со специализированными экологическими группами растений, в том числе пионерными. Береза и другие древесные виды появляются в фитоценозах в процессе вулканогенных сукцессий на стадии образования ксеромезофитных сообществ с участием кустарников [7]. Значительное усложнение структуры сообществ происходит, когда начинают доминировать деревья, в частности лиственница и береза. При увеличении сомкнутости древостоя деревья играют все большую эдификаторную роль, под их пологом формируется покров из лесных мезофитов. Сообщества подобной структуры были отмечены на лавях 1500-летнего возраста, где сформировались лиственничные редколесья с участием березы плосколистной; при этом на лавовых потоках, выходящих на поверхность, все еще развиты синузии эпилитных лишайников [8]. В результате постоянной вулканической деятельности структура высотной поясности растительности горных вулканических массивов нередко оказывается нарушенной. К примеру, на восточном склоне Ключевского вулкана п-ова Камчатка на месте горнотаежного пояса елово-лиственничных лесов в настоящее время выражен пояс длительнопроизводных березняков из *B. platyphylla*, лиственничников из *L. cajanderi* [9].

Специфические стрессовые условия, свойственные ландшафтам грязевых и магматических вулканов, способствуют формированию у растений различных адаптивных механизмов, обеспечивающих приспособление их жизненных процессов к этим усло-

виям обитания. Деятельность вулканов, как магматических, так и грязевых, оказывает колоссальное воздействие на растительность, в том числе древесную, инициирует первичные и вторичные сукцессии [10–14]. Результатом эксплозивной деятельности вулканов могут быть полное или частичное уничтожение растительного покрова на территориях различной площади, повреждение растительности, изменение физических и химических свойств местообитаний [15]. Свойства атмосферного воздуха и подстилающего субстрата в зонах газогидротермальных проявлений позволяют рассматривать эти зоны как природную лабораторию для отбора видов и форм растений, устойчивых к воздействию токсичных газов и своеобразным эдафическим и микроклиматическим условиям [16]. Крупные грязевые вулканы состоят из обширного поля глинистых отложений с несколькими группами небольших эруптивных аппаратов (грифонов и сальз), через которые продукты грязевулканической деятельности постоянно выбрасываются на поверхность. На отложениях сопочной брекчии, сформированной вулканом на протяжении нескольких десятилетий и, вероятно, столетий, формируются различные по структурно-функциональным характеристикам сообщества с участием древесных растений, в том числе березы плосколистной [17, 18].

В пределах своего ареала, в том числе на о. Сахалин, береза плосколистная произрастает также на морских побережьях [19]. Растительность в таких местообитаниях формируется в условиях засоления субстрата и воздуха и под воздействием ряда механических факторов (ветер, затопление, нестабильность почв). К выживанию в таких условиях приспособляются лишь галофильные либо толерантные виды, устойчивые к засолению субстрата [20]. Так как Сахалин находится под влиянием холодных водных масс Охотского моря, на побережьях растительность подвергается действию сильных частых ветров с моря, холодных морских туманов, тайфунов и т.д. Ветер на побережьях холодных морей существенно влияет на внешний облик древесной растительности, нарушая нормальный рост деревьев, определяя наклон ствола, формируя однобокость кроны или плоскую,

так называемую флагообразную крону [21]. В лесах дерева с подветренной и штормовой стороны имеют в основном низкорослую, а некоторые стелющуюся жизненную форму. В местах, менее подверженных воздействию ветров и штормов, формируются деревья средней высоты [20].

Эколого-физиологическое состояние деревьев в различных природно-климатических районах успешно оценивают по данным о структуре коры и древесины [22–25]. В последние годы внимание исследователей сосредоточено на оценке структурных особенностей коры деревьев, ее макро- и микропризнаков, поскольку она является единственным барьером между растением и окружающей средой, а также важнейшей транспортной магистралью для синтезируемого растением углерода. Активно исследуется влияние различных экологических факторов (пожары, засухи, влияние экстремальных температур и т.д.) на внутреннюю структуру коры древесных растений [26–28]. Изучается структурная реакция коры древесных растений на последствия пожаров, в связи с тем, что относительная ширина коры существенно влияет на выживание деревьев под действием критически высоких температур [29–34].

Кора – комплекс высокоспециализированных клеток и тканей, располагающихся с внешней стороны от камбия и выполняющих защитную, проводящую, ассимиляционную синтетическую и запасующую функции [35]. Кора составляет значительную долю (от 5 до 28 %) общего объема дерева, эта доля зависит не только от древесной породы, но также от возраста дерева и условий роста [36]. Результаты наших исследований коры другого вида березы – березы каменной позволяют говорить о возможности использования данных о структуре коры для оценки адаптивного потенциала и экологической стратегии берез в экстремальных местообитаниях [37–40].

Целью настоящей работы является изучение структурных особенностей коры и древесины, в частности их ширины и скорости прироста, в стволах березы плосколистной на Сахалине и Курильских островах в различных экологических условиях, обусловленных влиянием холодного моря и современной вулканической деятельностью.

Материал и методы исследования

Объект исследования

Береза плосколистная, *Betula platyphylla*, относится к семейству березовые (*Betulaceae*), роду береза (*Betula*) [41]. Не все ботаники признают существование березы плосколистной как отдельного вида. В частности, И.Ю. Коропачинский [42, 43] утверждает, что территорию азиатской части России занимает единственный вид березы повислой *Betula pendula* Roth. А.К. Скворцов [44] считает наименование береза плосколистная синонимом наименования береза повислая. Китайские ученые относят березу плосколистную к отдельному виду, но в связи с нечеткими морфологическими признаками объединяют под этим названием следующие разновидности или отдельные виды: береза японская (*B. japonica* Thunb.), береза маньчжурская (*B. mandshurica* Nakai) и береза шехуанская (*B. szechuanica* (C.Schneid.) C.A. Jansson) [45]. Мы придерживаемся в данном случае систематической позиции В.А. Недолужко [46], которая обосновывает существование самостоятельного вида березы плосколистной (*B. platyphylla* Sukaczew) на российском Дальнем Востоке.

Береза плосколистная – мелколиственное листопадное дерево, высотой до 18–25 м, с диаметром стволов до 60 см и рыхлой кроной [2, 4]. Ствол прямой, с гладкой белой, реже светло-серой или розовато-белой корой, на старых стволах образуется темно- или черно-серая, продольно-груботрециноватая корка. Имеет пирамидальную или овальную форму кроны с тонкими, раскидистыми, слегка свисающими или торчащими ветвями. Листья треугольно-яйцевидные или широкояйцевидные голые с усеченным основанием, 5–7 см длиной и 3–6 см шириной [1, 2, 41]. Вид однодомный. Опыляется ветром. Плод – плоский односемянный двукрылый орешек длиной от 1.5 до 2.5 мм [41]. Регулярное и обильное плодоношение начинается с 15–30 лет [2]. Предельный возраст составляет 120–140 лет [2, 4], отдельные деревья доживают до 200 лет [1].

Береза плосколистная широко распространена в Северо-Восточной Азии – в России, в северо-восточных районах Китая, в Монголии, Северной Корее и Японии (рис. 1) [1, 41, 45]. На территории России ареал вида охва-

тывает Восточную Сибирь, а именно южную часть Бурятии, Читинскую область, Якутию, встречается в Красноярском крае к востоку от р. Енисей; на Дальнем Востоке – Приамурье, Хабаровский край, Магаданскую область, юг Чукотки, п-ов Камчатка, о. Сахалин [1, 7, 47] и южные Курильские острова (Итуруп, Кунашир, Шикотан) [19, 48].

Береза плосколистная засухоустойчива, морозостойка и способна хорошо расти в различных условиях окружающей среды, в том числе экстремальных [41]. Предпочитает мощные среднеувлажненные почвы. Оптимальные почвенные условия для нее – аллювиальные суглинки. Корневая система березы плосколистной пластична и может приспосабливаться к различным условиям. В низменностях на тяжелых суглинистых почвах береза плосколистная образует поверхностную корневую систему, выдерживая сезонное переувлажнение [4].

Произрастает береза плосколистная в долинах, на склонах гор и на береговых морских террасах [7, 19]: на п-ове Камчатка поднимается в горы до 500–600 м над ур. м. до верхней границы лиственных редколесий [7]; на Сахалине и Курильских островах встречается не выше 300–350 м над ур. м. в хвойно-широколиственных, широколиственных и смешанных лесах [48]; на юге Приморья поднимается до 1000 м над ур. м., а севернее – не выше 600 м [49]. В Китае произрастает в широком высотном диапазоне 700–4200 м над ур. м. [45]. В Монголии доходит по склонам гор до 1000–1500 м над ур. м. [50].

Сбор материалов, измерения

Материал собран в ходе полевых и экспедиционных работ, проводившихся с 2015 по 2020 г. на Сахалине и Кунашире – в ландшафтах морских побережий Охотского моря, активных магматических и грязевых вулканов (рис. 1). В качестве образца из типичных (нормальных) условий произрастания береза плосколистная была отобрана на о. Сахалин в березняке ольхово-ивовом высокотравном в северо-западной части Сусунайской долины в междуречье притоков р. Сусуя – р. Магомедка и р. Пута, а также в березняке разнотравном с участием высокотравья у западного подножья горы Большевик Сусунайского хребта (рис. 1, 2 а). В приморских ландшафтах береза пло-

сколистная описана в дубняке вейниково-высокотравном на охотском побережье Сахалина вблизи оз. Русское (рис. 1, 2 с); на Южно-Сахалинском грязевом вулкане (ЮСГВ) – в березово-ольховом бамбучково-высокотравном лесе на юго-западной границе современного эруптивного центра вулкана (рис. 1, 2 b) и в березняке бамбучково-высокотравном в 500 м на северо-запад от современного эруптивного центра на левом берегу р. Алат, притока р. Сусуя. В ландшафтах магматических вулканов Курильских островов исследуемый вид описан на о. Кунашир с кальдеры влк. Головнина и влк. Менделеева. В ландшафтах кальдеры Головнина образцы березы плосколистной были собраны в кедровостланиковом багульничково-кустарниковом сообществе в 60 м на юго-восток от оз. Кипящее и в 150 м от юго-восточного участка Центрального Восточного сольфатарного поля (рис. 1, 2 d), на влк. Менделеева – на границе елово-пихтового бамбучкового леса на берегу правого борта среднего течения ручья Кислый вблизи Нижнеменделеевских источников (рис. 1, 2 e).

В исследуемых сообществах с участием березы плосколистной отбор образцов провели на пробных площадях размером 10×10 м в кустарниковых сообществах и 20×20 м в лесных сообществах. В границах пробных площадей на 15 деревьях определяли следующие признаки: жизненная форма, степень повреждения кроны, наличие корки и ее морфологическая структура, диаметр стволов. Определение жизненных форм изучаемого объекта проводили по И.Г. Серебрякову [51]. Высоту деревьев измеряли при помощи электронного высотомера Haglof, диаметр стволов – мерной вилкой Haglof. Степень повреждения крон оценивали, вычисляя процент поврежденных скелетных (крупных) ветвей от общего числа таких ветвей в кроне.

В каждом местообитании с 15 деревьев взяли сколы и керны стволов на высоте 50 см от почвы. Сколы брали с корой и древесиной шириной 2–2.5 см. Керны стволов отбирали при помощи возрастного бура Haglof. Также в каждом местообитании были сделаны спилы стволов разного возраста с 3 модельных деревьев. Спилы после сушки в комнатных условиях полировали шлифовальной машинкой. Все сколы со стволов и спилов стволов фиксировали в день сбора в 96 %-м этаноле и глицерине

в соотношении 3:1 и выдерживали в этой смеси не менее 2 мес.

Лабораторный анализ образцов методами световой микроскопии

Лабораторный анализ образцов выполнен в лаборатории экологии растений и геоэкологии Института морской геологии и геофизики ДВО РАН. На спилах, сколах и кернах стволов в лаборатории определяли возраст и измеряли ширину коры (по 3 промера на каждое дерево) на стереоскопическом микроскопе МСП-1 (ЛОМО, Россия). Ширину древесины опреде-

ляли по радиусу ствола от сердцевины до камбия (по 2 промера на каждое дерево). Возраст деревьев устанавливали путем подсчета годовичных приростов древесины на спилах стволов модельных деревьев и на ствольных кернах, используя стереоскопический микроскоп МСП-1 (ЛОМО, Россия).

Перед изготовлением микросрезов образцы коры ствольной части выдерживали в воде от 12 до 24 ч для удаления из тканей этанола и глицерина. Поперечные, радиальные и тангентальные срезы толщиной 10–25 мкм изготавливали на санном микротоме НМ 430с

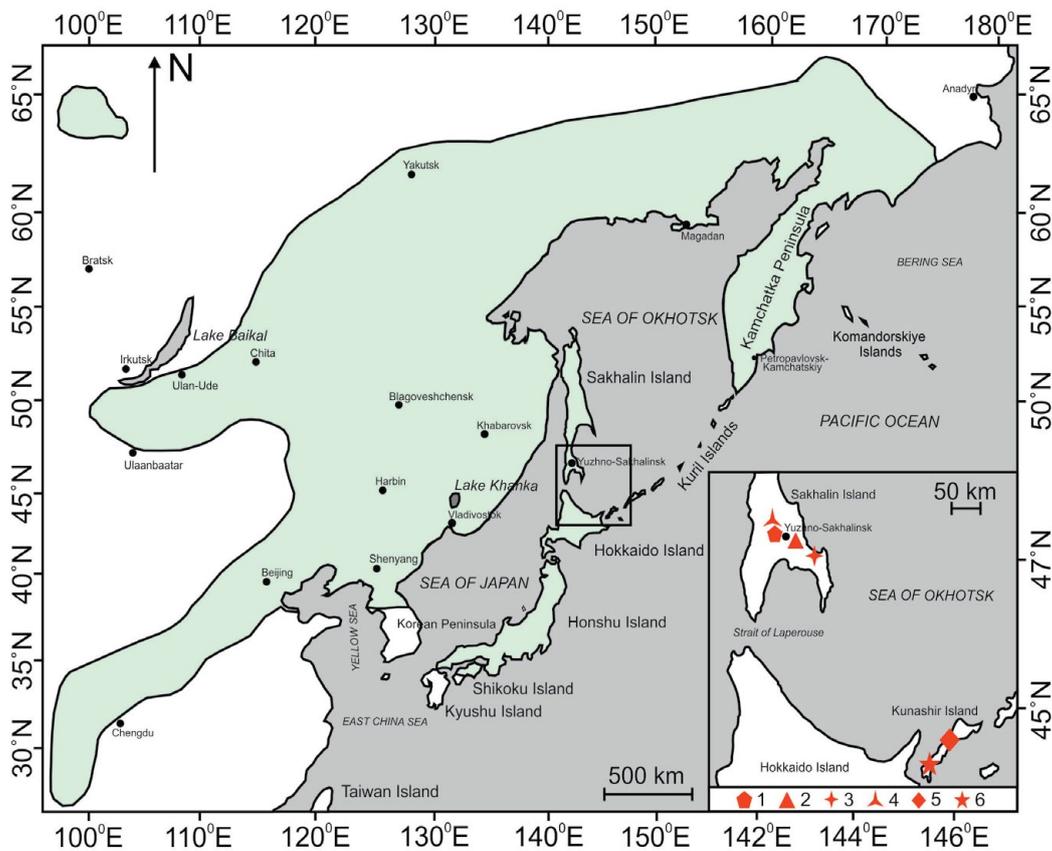


Рис. 1. Ареал *Betula platyphylla* [7, 19, 41, 45, 47, 48]. На схеме обозначены места сбора образцов: (1) березняк ольхово-ивовый высокотравный в северо-западной части Сусунайской долины в междуречье притоков р. Сусуя – р. Магомедка и р. Пута (типичные условия); (2) березняк разнотравный в предгорье западного склона Сусунайского хребта, подножье горы Большевик (типичные условия); (3) дубняк веяниково-высокотравный на охотском побережье вблизи оз. Русское; (4) березняк ольховый бамбучково-высокотравный и березняк бамбучково-высокотравный на Южно-Сахалинском грязевом вулкане; (5) елово-пихтовый бамбучковый лес в среднем течении ручья Кислый вблизи Нижнеменделеевских источников влк. Менделеева; (6) кедровостлавново-багульниково-кустарниковое сообщество вблизи юго-восточного участка Центрального Восточного сольфатарного поля кальдеры влк. Головнина.

Fig. 1. Natural habitat of *Betula platyphylla* [7, 19, 41, 45, 47, 48]. The layout shows the sampling sites: (1) birch alder-willow tall-grass forest in the northwestern part of the Susunai Valley between the tributaries of Susuya River – Magomedka River and Puta River (typical conditions); (2) birch forest with tall herbs in the foothills of the western slope of the Susunai Range, foothills of Mount Bolshevik (typical conditions); (3) reed-tall-grass oak forest, on the Okhotsk coast near Russkoye Lake; (4) birch-alder bamboo-tall grass and birch bamboo forest with tall grass in the landscapes of the Yuzhno-Sakhalinsk mud volcano; (5) spruce-fir bamboo forest in the middle flow of the Kisly stream near the Nizhnemendelevskie springs of Mendelev volcano; (6) dwarf pine wild rosemary phytocenosis in the vicinity of the southeastern part of the Central Eastern solfataric field of the caldera of Golovnin volcano.

с замораживающим столиком (Thermo Scientific, США). Полученные срезы окрашивали сафранином и нильским синим [52], а затем обезвоживали и промывали в растворах возрастающих концентраций этанола. Заключительную дегидратацию проводили в ксилоле и заключали в синтетическую монтирующую среду. Для каждого местообитания изготовили 20 постоянных микропрепаратов коры. Постоянные микропрепараты анализировали

ли на световом микроскопе Axio Scope.A1 (Carl Zeiss, Германия). Для качественного и количественного анализа, а также для изготовления микрофотографий использовали программу ZEN 2. Трактовку терминов коры выполняли по методическим рекомендациям International Association of Wood Anatomists (IAWA) [53]. Кору взрослого дерева разделяют на две части – внутреннюю и внешнюю, различающиеся анатомическим строением



Рис. 2. *Betula platyphylla* в различных местообитаниях: (а) предгорье западного склона Сусунайского хребта, подножье горы Большевик на о. Сахалин; (б) юго-западная граница современного эруптивного центра Южно-Сахалинского грязевого вулкана на о. Сахалин; (с) охотское побережье вблизи оз. Русское на о. Сахалин; (д) на берегу оз. Кипящее в 150 м от юго-восточного участка Центрального Восточного сольфатарного поля, кальдера влк. Головнина на о. Кунашир; (е) среднее течение ручья Кислый вблизи Нижнеменделеевских источников, влк. Менделеева на о. Кунашир.

Фото: а, d, e – А.И. Тальских; б, с – А.В. Копаниной.

Fig. 2. *Betula platyphylla* in various habitats: (a) the foothills of the western slope of the Susunai Range, the foothills of Mount Bolshevik on Sakhalin Island; (b) southwestern boundary of the modern eruptive center of the Yuzhno-Sakhalinsk mud volcano, Sakhalin Island; (c) the Okhotsk coast near Russkoye Lake, Sakhalin Island; (d) on the shore of Kipyashcheye Lake, 150 m from the southeastern part of the Central Eastern solfataric field, the caldera of Golovnin volcano, Kunashir Island; (e) the middle flow of the Kislyy stream near the Nizhmemendelevskie springs, Mendeleev volcano, Kunashir Island. Photo: a, d, e – by A.I. Talskih; b, c – by A.V. Kopanina.

ем и функциями. Внутренняя кора включает в себя флоэму, наружная – корку (ритидом) (у старовозрастных деревьев) или только перидерму и кортекс (в случае его сохранения в коре) (рис. 3) [35, 53].

Статистическая обработка

Статистическая выборка для каждого признака коры составляла 45 измерений, а для признаков древесины 30 измерений по каждому местообитанию.

Структурные показатели коры, древесины и стебля в целом определяли исходя из следующих соотношений:

средняя величина прироста коры в год – ширина коры (мм) / возраст стебля (ствола), или возраст дерева (лет) [33, 34];

относительная ширина коры – ширина коры (мм) / внутренний диаметр стебля (мм) [33, 34];

средняя величина прироста древесины в год – ширина древесины (мм) / возраст стебля (ствола), или возраст дерева (лет) [33, 34];

коэффициент эксцентricности стволов – максимальный радиус стебля (мм) / минимальный радиус стебля (мм) [38].

Статистический анализ проводили стандартными методами [54, 55]. Для каждого местообитания провели анализ признаков коры и древесины для расчета среднего значения, границы математического ожидания для среднего значения и коэффициента вариации. Границы математического ожидания вычисляли с помощью *t*-распределения Стьюдента (для доверительной вероятности 95 %). Чтобы оценить, есть ли разница в значениях признака в экстремальных местообитаниях и типичных, мы оценили средние значения выборок путем сравнения границ математического ожидания для средних. Если границы математического ожидания не пересекались, то считали, что средние различны. Таким образом, мы сравнили средние значения каждого признака в экстремальных местообитаниях с типичными (см. таблицу).

Результаты исследования

В типичных условиях на юге о. Сахалин *Betula platyphylla* исследована нами в двух фитоценозах: березняке ольхово-ивовом высоко-

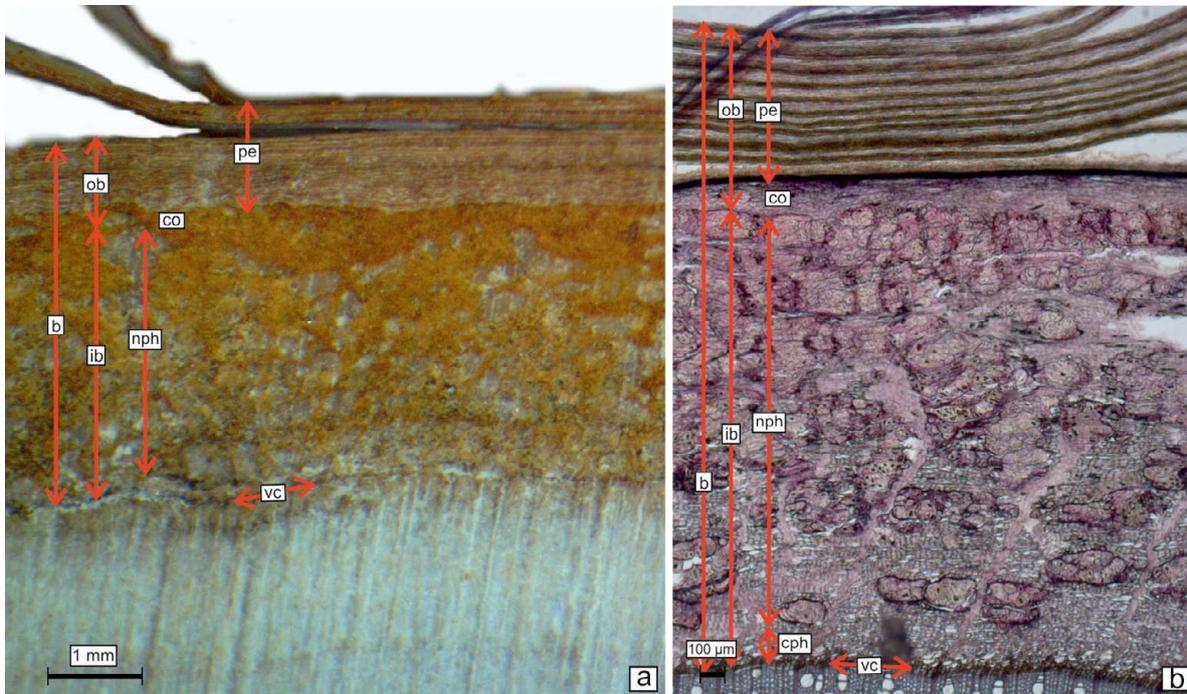


Рис. 3. Структура коры *Betula platyphylla*: (а) микрофотография в отраженном свете при увеличении 10х; (б) микрофотография коры молодого ствола в проходящем свете с применением красителей при увеличении 50х. Обозначения: b – кора; co – кортекс; cph – проводящая флоэма; ib – внутренняя кора; np – непроводящая флоэма; ob – внешняя кора; pe – перидерма; vc – камбий.

Fig. 3. Structure of the bark of *Betula platyphylla*: (a) micrograph in reflected light at 10x magnification; (b) micrograph of the bark of a young trunk in transmitted light with the use of dyes at a magnification of 50x. Designations: b – bark; co – cortex; cph – conductive phloem; ib – inner bark; np – nonconductive phloem; ob – outer bark; pe – periderm; vc – cambium.

Таблица. Характеристики скелетных стеблей (стволов и стволиков) березы плосколистной (*Betula platyphylla*), произрастающей в различных экологических условиях Сахалина и Курильских островов

Table. Characteristics of main stems (mature stems and trunks) of *Betula platyphylla*, growing under the various environmental conditions of Sakhalin and Kuril Islands

Место сбора	Сахалин						Кунашир	
	Суеунайская долина	Подножье г. Большойвик	ЮСГВ (юго-западная граница грязевого поля)	ЮСГВ, (левобережье р. Алат)	Охотское побережье, оз. Русское	Влк. Менделеева, среднее течение р. Кислый	Кальдера влк. Головинна, побережье оз. Кипящее	
Дата сбора (число, месяц, год)	11.09.2018	02.09.2020	15.10.2015	25.10.2018	01.10.2010	29.07.2019	28.07.2019	
Координаты столпожения	N 47°2'55 E 142°40'12	N 46°56'45 E 142°46'11	N 47°4'49 E 142°34'38	N 47°05'06 E 142°34'25	N 46°47'17 E 143°21'18	N 43°59'52 E 145°46'03	N 43°51'46 E 145°30'5	
Высота над уровнем моря, м	77	141	284	260	6	103	144	
Растительное сообщество	Березняк ольхово-ивовый высокоотравный	Березняк разноотравный	Березняк ольховый бамбучково-высокоотравный	Березняк бамбучково-высокоотравный	Дубняк вейниково-высокоотравный с участием <i>Larix cajanderi</i>	Ельник пихтовый бамбучковый с участием <i>Duschekia maximowiczii</i>	Кедровостликово-багульниково-кустарниковое сообщество с участием <i>B. platyphylla</i>	
Жизненная форма	Одноствольное дерево	Одноствольное дерево	Одноствольное дерево	Одноствольное дерево	Низкорослое одноствольное или многоствольное дерево	Низкорослое одноствольное или многоствольное дерево	Низкорослое многоствольное дерево	
Возраст, лет	55–57	77–85	49–55	76–80	73–80	12–15	16–22	
Высота, м	17–19	16–20	10–12	18–20	3.5–4.5	3.5–4	2.0–2.5	
Сомкнутость крон	0.6	0.7	0.3–0.4	0.6	0.5	0.5–0.6	–	
Повреждение кроны, %	5	5	10–15	5	40–50	50–60	40–60	
Структурные аномалии ствола	–	–	–	–	Прикорневые капы и сувели	Группы спящих почек в прикорневой зоне	Группы спящих почек в прикорневой зоне	
Наличие корки (ритидом)	Есть	Есть	Нет	Есть	Есть	Нет	Нет	
Диаметр ствола, см	24.5–25.3	35.8–37.1	12.4–13.6	36.5–37.4	15.7–19.0	5.1–6.9	3.3–3.7	
Коэффициент ксцентричности	1.13	1.43	1.24	1.65	2.21	1.76	1.82	
Ширина коры, мм	5.36±0.32 / 0.15	9.01±0.67	3.91±0.22 / 0.11*	9.77±0.56 / 0.16	4.51±0.22 / 0.13*	3.54±0.47 / 0.23*	2.64±0.13 / 0.12*	
Ширина внешней коры, мм	1.41±0.16 / 0.25	2.46±0.32 / 0.21	0.91±0.12 / 0.23*	2.36±0.27 / 0.24	1.07±0.14 / 0.22	0.56±0.05 / 0.16*	0.48±0.06 / 0.25*	

Ширина внутренней коры, мм	4.00±0.24 / 0.14	6.51±0.36 / 0.15	3.05±0.14 / 0.09*	7.38±0.32 / 0.12*	3.43±0.45 / 0.23	3.04±0.24 / 0.15*	2.12±0.18 / 0.18*
Ширина древесины по радиусу, мм	107.94±3.48 / 0.04	165.65±14.20 / 0.18	62.59±2.18 / 0.07*	182.63±12.22 / 0.15	77.46±14.09 / 0.30*	23.46±2.95 / 0.21*	15.13±1.12 / 0.17*
Ширина прироста коры в год, мм	0.10±0.01 / 0.04	0.11±0.01 / 0.21	0.07±0.01 / 0.11*	0.12±0.01 / 0.16	0.06±0.003 / 0.13*	0.27±0.04 / 0.23*	0.15±0.01 / 0.12*
Ширина прироста древесины в год, мм	1.93±0.06 / 0.15	2.06±0.18 / 0.18	1.21±0.04 / 0.07*	2.32±0.16 / 0.15	1.06±0.19 / 0.30*	1.80±0.23 / 0.21	0.83±0.06 / 0.17*
Относительная ширина коры	0.02±0.003 / 0.16	0.02±0.002 / 0.21	0.03±0.002 / 0.12*	0.03±0.002 / 0.24*	0.03±0.005 / 0.25*	0.08±0.009 / 0.19*	0.09±0.009 / 0.22*

Примечания. Средняя арифметическая величина ± границы математического ожидания / коэффициент вариации. Звездочкой отмечены средние значения, отклоняющиеся от значений типичных местообитаний. Прочерк – признак отсутствия.

Notes. Arithmetic mean ± confidence interval / coefficient of variation. The asterisk marks the mean values deviating from the values of typical habitats. Dash – the characteristics is absent.

травном в северо-западной части Сусунайской долины и березняке разнотравном у подножья горы Большевик в центральной части Сусунайской долины.

В первом фитоценозе береза плосколистная формирует древесный ярус вместе с ольхой волосистой *Alnus hirsuta* (Spach) Rupr. и ивой козьей *Salix caprea* L. Береза плосколистная в этом фитоценозе представлена одноствольными, пряморастущими деревьями. Их высота достигает 19 м, а диаметр стволов 25.3 см в возрасте 55–57 лет (см. таблицу). Кроны берез равномерные, раскидистые, сформированы в верхней половине и верхней трети ствола, без повреждений. Ствол покрыт перидермой белесо-серого цвета, у основания наблюдается почти сплошная мелкочешуйчатая корка (ритидом) темно-серого цвета, вверх по стволу до одного метра корка сформирована локальными участками в местах отмерших ветвей и повреждений (рис. 4 а). Ширина коры березы плосколистной в этом местообитании составляет в среднем 5.04–5.68 мкм (рис. 5 а). Внутренняя часть коры занимает 75 %, а внешняя – 25 % от общей ширины коры. Скорость ежегодного прироста коры оценена в 0.09–0.11 мкм, древесины – 1.87–1.99 мкм (см. таблицу; рис. 5 б). Относительная ширина коры березы 0.02.

Во втором фитоценозе береза плосколистная формирует древесный ярус вместе с ольхой волосистой. Березы одноствольные, прямые, высотой от 16 до 20 м, диаметр стволов не более 44 см при возрасте от 77 до 85 лет (рис. 2 а; таблица). Кроны с незначительными повреждениями нижних ветвей занимают половину высоты деревьев. Перидерма серо-белого цвета с коричневыми и розоватыми пятнами от покрывающих поверхность ствола лишайников. У основания и по стволу локальными участками образуется мелкочешуйчатая корка темно-серого цвета. Вся корка имеет раневое происхождение, в том числе в местах отпавших ветвей. У большинства деревьев в основании ствола имеется прикорневая поросль. Ширина коры березы плосколистной в рассматриваемом фитоценозе составляет в среднем от 8.34 до 9.68 мкм (рис. 5 а). Доля ширины внутренней части коры в общей ширине коры 72 %, а внешней – 28 %. Скорость ежегодного прироста коры в этом местообитании в среднем 0.1–0.12 мкм, древесины 1.88–2.24 мкм (рис. 5 б). Относительная ширина коры равна 0.02 (см. таблицу).

На охотском побережье о. Сахалин береза плосколистная участвует в дубовом вейниково-высокотравном сообществе с участием лиственницы Каяндера. В этих условиях она представлена одноствольным или многоствольным низкорослым деревом высотой 3.5–4.5 м, со значительным искривлением ствола у основания или менее выраженным искривлени-

ем по всей его высоте (рис. 2 с). В основании стволов имеются капы и сувели. Диаметр основных скелетных осей деревьев достигает 20 см, их возраст 73–80 лет, а дополнительно формирующихся скелетных осей – 45 лет. Стволы покрыты перидермой светло-розового цвета, и у комля локальными участками сформирована корка бурого цвета (рис. 4 б).

Стволы с выраженной эксцентричностью 2.21. Крона флагообразная, повреждена на 30–50 % за счет усыхания крупных ветвей со стороны моря. В условиях морского побережья ширина коры березы плосколистной меньше нормы в предгорье западного склона Сусунайского хребта в 2 раза, при этом возраст рассматриваемых деревьев находится в одном диапазоне (см. таблицу; рис. 5 а). Процентное соотношение ширины внутренней и внешней коры к общей ширине коры в условиях морского побережья соответствует типичным местообитаниям. Скорость ежегодного прироста коры в условиях морского побережья меньше нормы в 2 раза; а древесины – на 49 % (рис. 5 б). Относительная ширина коры в рассматриваемых условиях несколько больше значений в типичных условиях (см. таблицу).

На юго-западной границе современного эруптивного центра ЮСГВ береза плосколистная участвует в сложении березово-ольхового бамбучково-высокоствольного леса и формирует древесный ярус совместно с березой каменной и ольхой волосистой. Береза плосколистная представлена одноствольными деревьями высотой 10–12 м, с диаметром стволов 12.4–13.6 см и возрастом 49–55 лет (рис. 2 б). Крона деревьев сформирована в верхней трети ствола, повреждена на 10–15 %. Стволы деревьев покрыты перидермой светло-бурого цвета с белыми пятнами, корка отсутствует (рис. 4 с). Ширина коры деревьев на 27 % меньше, чем в норме на Сусунайской низменности при близких значе-



Рис. 4. Поверхность коры, спилы стволов и стволиков *Betula platyphylla* в исследованных местообитаниях: (а) предгорье западного склона Сусунайского хребта, подножье горы Большевик, о. Сахалин; (б) охотское побережье вблизи оз. Русское, о. Сахалин; (с) юго-западная граница современного эруптивного центра Южно-Сахалинского грязевого вулкана, о. Сахалин; (д) левобережье р. Алат в ландшафтах Южно-Сахалинского грязевого вулкана, о. Сахалин; (е) среднее течение ручья Кислый вблизи Нижнеменделеевских источников, влк. Менделеева, о. Кунашир; (ф) на берегу оз. Кипящее, в 150 м от юго-восточного участка Центрального Восточного сольфатарного поля, кальдера влк. Головнина, о. Кунашир.

Fig. 4. Bark surface, stem and trunk sections of the *Betula platyphylla* in study habitats: (a) the foothills of the western slope of the Susunai Range, the foothills of Mount Bolshevik on Sakhalin Island; (b) the Okhotsk coast near Russkoye Lake, Sakhalin Island; (c) southwestern boundary of the modern eruptive center of the Yuzhno-Sakhalinsk mud volcano, Sakhalin Island; (d) left bank of the Alat River in the landscapes of the Yuzhno-Sakhalinsk mud volcano, Sakhalin Island; (e) the middle flow of the Kislyy stream near the Nizhnemendeleevskie springs, Mendeleev volcano, Kunashir Island; (f) on the shore of Kipyashcheye Lake, 150 m from the southeastern part of the Central Eastern solfataric field, the caldera of Golovnin volcano, Kunashir Island.

ниях возраста деревьев (см. таблицу; рис. 5 а). Соотношение ширины внутренней и внешней коры и общей ширины коры идентично соотношению в типичных условиях. Скорость ежегодного прироста коры меньше нормы на 30 %, скорость ежегодного прироста древесины – на 37 % (см. таблицу; рис. 5 б).

В ландшафтах ЮСГВ береза плосколистная описана еще в одном сообществе – березово-бамбучковом с участием высокотравья, которое располагается в 500 м на северо-запад от современного эруптивного центра на левом берегу р. Алат. Береза плосколистная там формирует древесный ярус вместе с березой каменной. Рассматриваемый вид в этом сообществе представлен крупными одноствольными деревьями, ствол которых на высоте 10–12 м раздваивается. Деревья высотой до 20 м с диаметром стволов до 40 см в возрасте 76–80 лет. Крона деревьев раскидистая, сформирована в верхней трети ствола с незначительными повреждениями (см. таблицу). Ствол берез покрыт перидермой белосерого цвета, отслаивающейся тонкими лентами, в нижней части ствола фрагментарно представлена крупночешуйчатая корка (рис. 4 d). Ширина коры деревьев не отличается от таковой в норме (см. таблицу; рис. 5 а). Процентное отношение внутренней и внешней ширины коры к общей ширине коры, а также скорость ежегодного прироста коры и древесины в данных условиях соответствуют типичным (рис. 5 б). Относительная ширина коры березы плосколистной в двух рассматриваемых местообитаниях на ЮСГВ немного больше, чем в нормальных условиях (см. таблицу).

На о. Кунашир в кальдере влк. Головнина береза плосколистная участвует в формировании несомкнутого кедровостланиково-багульниково-кустарникового сообщества на побережье внутрикальдерного оз. Кипящее на гидротермально-измененных породах сольфатарного поля. В наших сборах она представлена низкорослым многоствольным молодым деревом, с двумя живыми и тремя отмершими стволами, прижатыми к почве и часто искривленными, с группами спящих почек в прикорневой зоне (рис. 2 d). На двух отмерших стволах по одному побегу формирования. Стволики с выраженной эксцентричностью, равной 1.82. Высота такой жизненной формы

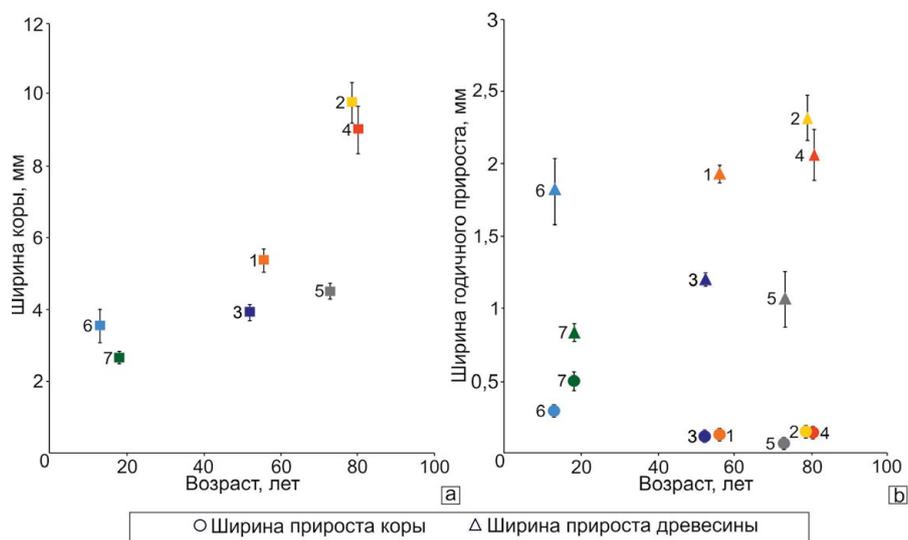


Рис. 5. Макропризнаки коры и древесины стволов *Betula platyphylla* в различных экологических условиях Сахалина и Курильских островов: (а) ширина коры, (б) ширина годичного прироста коры и древесины. Местообитания: (1) северо-западная часть Сусунайской долины в междуречье притоков р. Сусуя – р. Магомедка и р. Пута, о. Сахалин; (2) предгорье западного склона Сусунайского хребта, подножье горы Большевик, о. Сахалин; (3) юго-западная граница современного эруптивного центра ЮСГВ, о. Сахалин; (4) левобережье р. Алат, ландшафт ЮСГВ, о. Сахалин; (5) охотское побережье вблизи оз. Русское, о. Сахалин; (6) среднее течение ручья Кислый вблизи Нижнеменделеевских источников, влк. Менделеева, о. Кунашир; (7) на берегу оз. Кипящее, в 150 м от юго-восточного участка Центрального Восточного сольфатарного поля, кальдера влк. Головнина, о. Кунашир.

Fig. 5. Macro-characteristics of the bark and wood of *Betula platyphylla* stems under the various environmental conditions of Sakhalin and the Kuril Islands: (a) bark thickness; (b) width of bark and wood growth rate. Habitats: (1) northwestern part of the Susunay Valley between the tributaries of the Susuya River – the Magomedka River and the Puta River, Sakhalin Island; (2) the foothills of the western slope of the Susunai Range, the foothills of Mount Bolshevik, Sakhalin Island; (3) southwestern boundary of the modern eruptive center of the Yuzhno-Sakhalinsk mud volcano, Sakhalin Island; (4) left bank of the Alat River in the landscapes of the Yuzhno-Sakhalinsk mud volcano, Sakhalin Island; (5) Okhotsk coast near Russkoye Lake, Sakhalin Island; (6) the middle flow of the Kislyy stream near the Nizhnemendeleevskie springs, Mendeleev volcano, Kunashir Island; (7) on the shore of Kipyashcheye Lake, 150 m from the southeastern part of the Central Eastern solfataric field, the caldera of Golovnin volcano, Kunashir Island.

березы не превышает 2.5 м (рис. 2 е). Скелетные оси диаметром до 3.7 см, возрастом до 22 лет. Стволики покрыты отслаивающейся тонкими лентами перидермой буро-серого цвета, корка отсутствует (рис. 4 е). Крона повреждена на 40–60 % за счет усыхания части скелетных осей.

На влк. Менделеева береза плосколистная участвует в сложении елово-пихтового бамбучкового леса с примесью ольховника Максимовича (*Duschekia maximowiczii* (Callier) Rouza) в непосредственной близости от Нижнеменделеевских источников. Здесь березы представлены низкорослыми одноствольными или многоствольными молодыми (возраст 12–15 лет) деревьями, с группами спящих почек в прикорневой зоне, высотой до 4 м, с диаметром стволов до 7 см. Поверхности стволов на 10 % поражены термальными и химическими ожогами. На стволе раны, затянутые перидермой. Перидерма бурого цвета, отслаивающаяся тонкими лентами (рис. 4 ф). Крона повреждена на 50–60 % за счет усыхания части скелетных осей, на листьях в нижней части кроны обнаружены ожоговые поражения (см. таблицу). В ходе экспедиций, проведенных с 2006 по 2019 г., нами не было найдено здесь деревьев березы плосколистной старше 25 лет. Можно предположить, что стволы березы в 20–25 лет усыхают, а в прикорневой зоне из спящих почек формируются новые скелетные оси. Это же явление мы наблюдали в ландшафтах влк. Головнина, где береза плосколистная также представлена низкорослой многоствольной экологической формой с группами спящих почек в прикорневой зоне. Ширина коры берез в ландшафтах вулканов Головнина и Менделеева меньше нормы в связи с небольшим возрастом деревьев (см. таблицу). Ширина внутренней коры по отношению к общей ширине коры составляет 82–85 %. По сравнению с нормой у молодых особей березы плосколистной в этих условиях процентное соотношение ширины внутренней коры к общей ширине коры увеличено, а ширины внешней коры – уменьшено на 8–10 %. Скорость ежегодного прироста коры больше нормы на влк. Головнина в 1.5 раза, а на влк. Менделеева в 2.7 раза (рис. 5 а). Скорость ежегодного прироста древесины на влк. Головнина меньше нормы в 2.3 раза, а на влк. Менделеева соответствует норме. Коэф-

фициент эксцентricности ствола в условиях вулканов больше нормы на 19–21 % (рис. 5 б). Относительная ширина коры также больше нормы (см. таблицу).

Обсуждение результатов

В результате анализа собранного материала выявлено, что береза плосколистная на обследованных участках в условиях Сахалина и Кунашира может формировать первый ярус, а в форме низкорослого одноствольного или многоствольного дерева с различными искривлениями ствола и стволиков занимать подчиненное положение в лесных сообществах или встречаться единично среди кустарниковых группировок. Так, на юго-западной границе современного эруптивного центра ЮСГВ, где береза плосколистная отобрана в максимальном приближении к грязевому полю вулкана, в возрасте 49–55 лет высота деревьев рассматриваемого вида ниже, чем в типичных условиях. Здесь береза плосколистная произрастает на грязевулканической брекчии, образовавшейся после крупных извержений вулкана 1959, 1966 и 1979 гг., которая спустя годы сохраняет щелочность с содовым засолением, повышенное содержание редкоземельных и тяжелых металлов [56]. Щелочность почвенного раствора определяется высоким содержанием основных солей, в частности карбонатов и гидрокарбонатов. Соли повышают осмотическое давление почвенного раствора и создают условия физиологической засухи для растений. При этом увеличиваются значения соотношения связанной и свободной воды и повышается осмотический потенциал растительной клетки [57]. Мы полагаем, что в таких условиях в многолетнем режиме у древесных растений, в том числе березы плосколистной, замедлен фотосинтез и синтез структурных углеводов и белков.

На охотском побережье, где наблюдаются сильные ветра, туманы с моря и засоленность субстрата и воздуха, береза плосколистная представлена низкорослым деревом до 4.5 м высотой (см. таблицу). Близкая экологическая форма березы плосколистной наблюдается также вблизи газогидротермальных проявлений вулканов Менделеева и Головнина, которые характеризуются выделением сернистого газа и паров воды с примесью углекислого

газа, азота, серосодержащих и других веществ. В условиях морского побережья и газогидротермальной деятельности вулканов отчетливо выражена эксцентричность стволов и стволиков, за счет различной ширины годичных приростов древесины по окружности (см. таблицу). Эксцентричность скелетных осей может быть обусловлена неравномерным или однонаправленным воздействием негативных абиотических факторов, связанных с экспозицией склона, направлением преобладающих ветров и других микроклиматических факторов. В этих условиях у березы плосколистной наблюдаются также значительные повреждения (40–60 %) и деформация кроны, из-за воздействия сильных ветров и химически агрессивных веществ и паров в данных местообитаниях.

Структурные неспецифические аномалии – прикорневые капы и сувели – в местообитаниях на охотском побережье юга Сахалина формируются у березы плосколистной в сравнительно молодом возрасте. В кальдере Головнина и на склонах влк. Менделеева на Кунашире при достижении ею большего возраста образуются группы спящих почек в прикорневой зоне, которые в последующем могут преобразоваться в капы. У близкого вида березы повислой образование прикорневых капов связывают с процессами старения дерева [58, 59], а также с проявлением яркой адаптивной стратегии выживания в условиях крайних физиологических ограничений, в результате чего сформировалась самостоятельная экологическая разновидность березы повислой – береза карельская (*Betula pendula* var. *carelica* (Merckl.) Namet-Ahti) [59, 60].

Таким образом, чем напряженнее экологическая обстановка, тем сильнее изменяется, по сравнению с типичным, внешний облик (габитус) березы плосколистной, вплоть до смены жизненной формы. Такая же реакция на стрессовые условия местообитания проявляется и у другого вида березы, широко представленного на юге Сахалина и Курильских островов – березы каменной, на что указано в работе Н.Е. Кабанова [61]. Кабанов писал, что неблагоприятные для березы каменной климатические условия, такие как низкие температуры, сильные ветра, частые туманы, навалы снега, приводят к искривленности стволов, а в оптимальных экологических условиях она всегда является деревом

первой величины [61]. Подобная реакция березы каменной отмечена и в наших исследованиях [38, 39]. В условиях кальдеры влк. Ксудач на п-ове Камчатка береза каменная изменяет свою жизненную форму на кустарниковую [38, 39]. Такие глубокие изменения проявляются и в структуре коры [40].

В исследуемых стрессовых условиях у деревьев березы плосколистной старше 50 лет наблюдалось уменьшение ширины коры, за исключением образцов с левого берега р. Алат в ландшафте ЮСГВ. В условиях охотского побережья Сахалина ширина коры в 2 раза меньше нормы. При этом процентное соотношение внутренней и внешней коры в рассматриваемых условиях соответствует типичным местообитаниям. В местообитаниях у магматических вулканов Головнина и Менделеева у молодых особей березы плосколистной наблюдается увеличение внутренней части коры и, следовательно, уменьшение внешней по сравнению с типичными условиями. Мы предполагаем, что у молодых особей березы плосколистной происходит активное нарастание вторичной флоэмы. Увеличение ширины непроводящей флоэмы было выявлено у березы каменной в молодом возрасте в условиях воздействия термальных Голубых озер влк. Баранского на о. Итуруп [40]. К увеличению ширины коры у березы плосколистной в стрессовых условиях может приводить и развитие запасающей паренхимы вторичной флоэмы в коре. Существенное изменение обмена веществ и усиление функции запасаания под влиянием стрессовых экологических условий было отмечено у березы карельской [59]. Подобное предположение в отношении березы плосколистной требует дополнительных исследований структуры коры.

Поскольку ширина коры березы плосколистной изменяется под воздействием стрессовых экологических факторов, она может выступать в качестве интегрированного параметра для оценки реакции древесного растения на стрессовые условия среды. Как уже говорилось выше, по данным о структуре коры можно судить об эколого-физиологическом состоянии деревьев в условиях природного стресса (пожары, наводнения и затопления, температурный лимит в высокогорьях и др.). Активно ширина коры используется как признак, структурирующий многие древесные сообщества растений в подверженных пожарам экосистемах. J.G. Pausas [29] отмечает, что по

данным о ширине коры, как важном функциональном признаке растений (plant functional trait), может быть оценена значительная доля изменчивости растений экосистем Земли. Н. Bruelheide [62] также показал, что структурные характеристики растений и особенности строения тканей и органов растений являются ключом к пониманию и прогнозированию адаптации экосистем в условиях утраты биоразнообразия и глобальных изменений.

Относительная ширина коры березы плосколистной в исследованных местообитаниях изменяется неоднозначно. В условиях ландшафтов ЮСГВ и морского побережья увеличение относительной ширины коры по сравнению с нормой небольшое. А у образцов, собранных в ландшафтах магматических вулканов, данный показатель больше нормы в 4 раза (см. таблицу). Вероятно, с изменением жизненной формы до низкорослого дерева с малой продолжительностью жизни прирост древесины уменьшается. К увеличению относительной ширины коры у березы плосколистной в стрессовых условиях, как уже говорилось, может приводить и развитие запасующей паренхимы вторичной флоэмы в коре [59].

Показатель ежегодного прироста коры березы плосколистной значительно уменьшен в условиях охотского морского побережья. Влажный засоленный морской воздух является причиной засоления впоследствии и почвенного субстрата, что в свою очередь ведет к физиологической засухе у растений [20, 21]. Уменьшение ежегодного прироста коры наблюдается и у образцов, собранных у юго-западной границы грязевого поля ЮСГВ, где субстрат грязевого поля и прилегающих территорий характеризуется содовым засолением. Такая же реакция прироста коры на воздействие стрессовых факторов характерна и для березы каменной в условиях морского побережья и на ландшафтах ЮСГВ [38].

В ландшафтах магматических вулканов у образцов березы плосколистной, наоборот, наблюдается увеличение ежегодного прироста коры по сравнению с нормой. Наибольший ежегодный прирост коры отмечен в условиях термальных источников ручья Кислый на влк. Менделеева – в 2.7 раза больше нормы. В условиях газогидротермальных проявлений вулканов Менделеева и Головнина береза плосколистная представлена низкорослыми одноствольными или многоствольными де-

ревьями до 22 лет. Можно предположить, что ежегодное нарастание коры у молодых особей идет интенсивнее, а в более зрелом возрасте величина ежегодного прироста коры уменьшается. Кроме того, береза плосколистная относится к быстрорастущим видам [2]. Вероятно, в условиях газогидротермальных проявлений есть условия для рывков роста в течение онтогенеза, которые у березы плосколистной генетически определены и являются ее адаптивной стратегией и конкурентным преимуществом [4, 7] в напряженных условиях среды. Сходная тенденция к увеличению скорости прироста коры, вторичной флоэмы и ее структурных компонентов была выявлена нами в условиях газогидротермальных источников на влк. Баранского на о. Итуруп у березы каменной именно в молодом возрасте – 10–15 лет [40]. Подобный структурный ответ коры отмечен также для южноазиатской лианы – токсикодендрона восточного (*Toxicodendron orientale* Greene) в условиях газогидротермальных проявлений влк. Менделеева [63]. У низкорослых многоствольных деревьев березы плосколистной дополнительные скелетные оси образуются из побегов возобновления [64], прорастающих из спящих почек в прикорневой части стволов сравнительно молодых берез в экстремальных местообитаниях. Процесс формирования таких экологических форм у березы плосколистной, мы полагаем, реализуется в условиях природного стресса как ростовой скачок.

Годичный прирост древесины у березы плосколистной в исследуемых условиях ниже нормы в среднем на 40 %, за исключением особей, взятых на левом берегу р. Алат на ЮСГВ, где годичный прирост древесины берез не отличается от прироста в типичных условиях произрастания. Наименьший годичный прирост древесины отмечен в условиях Центрального Восточного сольфатарного поля оз. Кипящее в кальдере Головнина – он в 2.4 раза меньше по сравнению с нормой (см. таблицу). Сокращение приростов древесины приводит к существенному уменьшению диаметра ствола и стволиков с возрастом (см. таблицу). Такая же тенденция изменения годичного прироста древесины свойственна и березе каменной: у нее в экстремальных местообитаниях средний годичный прирост древесины уменьшается в среднем в 1.5 раза [38, 40].

Как упомянуто, особи березы плосколистной, взятые на левом берегу р. Алат на ЮСГВ, по рассматриваемым макроскопическим признакам (ширина коры и величина ее прироста, годичный прирост древесины) не отличаются от особей, обитающих в нормальных условиях. Исследуемый фитоценоз с березой плосколистной произрастает на старовозрастных грязевулканических отложениях, не затронутых задокументированными извержениями последнего столетия [13, 65, 66]. Эти старовозрастные брекчии значительно переработаны лесной растительностью и, вероятно, близки к типичным для юга Сахалина.

Для более детального исследования структурного отклика березы плосколистной на воздействия среды необходимо провести микроструктурный анализ коры для разных возрастных состояний деревьев.

Заключение

Betula platyphylla исследована в условиях среднегорных массивов, морских побережий, газогидротермальных проявлений магматических вулканов и грязевулканических отложений на юге Сахалина и Курильских островах. Для березы плосколистной, произрастающей в этих стрессовых экологических условиях, характерно формирование низкорослой многоствольной жизненной формы со значительными повреждениями и деформациями кроны, искривленными эксцентричными стволами и структурными аномалиями – капями и сувелями.

Реакция коры березы плосколистной на стрессовые условия среды проявляется уменьшением ее ширины у деревьев старше 50 лет по сравнению с одноствольными долгоживущими деревьями в типичных условиях. Структурный отклик березы плосколистной на воздействие стрессовых факторов выражается также в уменьшении величины ежегодного прироста коры у возрастных деревьев. Наиболее существенные изменения в этом плане проявляются у особей в условиях охотского морского побережья, где ширина коры и годичный прирост ее уменьшаются в 2 раза.

Тенденция изменения годичного прироста древесины березы плосколистной в условиях влияния стрессовых факторов аналогична. Наименьший годичный прирост древесины отмечен в условиях кальдеры влк. Головнина на

о. Кунашир – в 2.4 раза меньше нормы. Сокращение приростов древесины приводит к существенному изменению жизненной формы.

Годичный прирост коры березы плосколистной в исследованных местообитаниях имеет разнонаправленную реакцию и выражается как типичным для экстремальных условий уменьшением, так и увеличением. В условиях газогидротермальных источников магматических вулканов годичный прирост коры до 2.7 раза выше нормы, что, вероятно, определяется молодым возрастом деревьев, а именно 10–20 лет. Полученные нами данные дополнительно обосновывают адаптивную значимость жизненной стратегии березы плосколистной как быстрорастущего дерева.

Данные структурного анализа стволов березы плосколистной в различных экологических условиях демонстрируют, что ширина коры и величина ее ежегодного прироста могут являться функциональными показателями (plant functional trait) экосистем контрастных природных условий.

Список литературы

1. Воробьев Д.П. 1968. *Дикорастущие деревья и кустарники Дальнего Востока*. Л.: Наука, 277 с.
2. Усенко Н.В. 1984. *Деревья, кустарники и лианы Дальнего Востока*. Хабаровск: Хабаровское кн. изд-во, 270 с.
3. Соловьев К.П. 1958. *Кедрово-широколиственные леса и хозяйство в них*. Хабаровск: Хабаровское кн. изд-во, 368 с.
4. Агеенко А.С., Клинецов А.П., Попов Н.А., Розенберг В.А., Васильев Н.Г., Манько Л.И. 1969. *Леса Сахалинской области*. В кн.: *Леса СССР*. М.: Наука, т. 4: 668–700.
5. Алексеенко А.Ю., Брусова Е.В., Выводцев Н.В., Громыко С.А., Гуков Г.В., Гуль Л.П., Ефремов Д.Ф., Замалева В.К., Ковалев А.П. 2009. *Современное состояние лесов российского Дальнего Востока и перспективы их использования*. Хабаровск: ДальНИИЛХ, 470 с.
6. Шейнгауз А.С. 2005. *Лесной комплекс Дальнего Востока России: аналитический обзор*. Хабаровск: ДВО РАН, 160 с.
7. Нешатаева В.Ю. 2009. *Растительность полуострова Камчатка*. М.: КМК, 537 с.
8. Кораблев А.П., Нешатаева В.Ю., Головнева Л.Б. 2014. *Вулканогенная динамика растительности*. В кн.: *Растительный покров вулканических плато Центральной Камчатки (Ключевская группа вулканов)*. М.: КМК, с. 231–316.
9. Нешатаева В.Ю. 2007. *Динамика растительности Камчатки под влиянием современного вулканизма (на примере Ключевской группы вулканов)*. В кн.: *Актуальные проблемы геоботаники: лекции, Петрозаводск, 24–29 сентября 2007 года*. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, с. 408–418.
10. Гришин С.Ю., Перепелкина П.А., Бурдуковский М.Л. 2019. *Начало сукцессий растительности на лавовых потоках Толбачинского извержения 2012–2013 гг. (Камчатка)*. *Экология*, 3: 226–229. <https://doi.org/10.1134/S036705971903003X>

11. Гришин С.Ю., Перепелкина П.А., Бурдуковский М.Л., Лазарев А.Г. **2021**. Пеплопад вулкана Шивелуч (Камчатка) 29 августа 2019 г. и его воздействие на растительность. *Известия Русского географического общества*, 153(5): 34–37. <https://doi.org/10.31857/S0869607121050049>
12. 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. <https://doi.org/10.7868/S0002332916040056>
13. Корзников К.А. **2015**. Растительные сообщества грязевого вулкана Магунтан (о. Сахалин). *Бюл. Московского общества испытателей природы. Отдел биологический*, 120(1): 61–68.
14. Korablev A., Smirnov V., Neshataeva V., Kuzmin I., Nekrasov T. **2020**. Plant dispersal strategies in primary succession on the Tolbachinsky Dol volcanic plateau (Russia). *J. of Vegetation Science*, 31(6): 954–966. <https://doi.org/10.1111/jvs.12901>
15. Манько Ю.И., Сидельников А.Н. **1989**. *Влияние вулканизма на растительность*. Владивосток: ДВО АН СССР, 163 с.
16. Манько Ю.И. **1980**. Вулканизм и динамика растительности. *Ботанический журнал*, 65(4): 457–469.
17. Корзников К.А. **2015**. *Растительный покров грязевых вулканов о. Сахалин*: дис. ... канд. биол. наук. Москва, МГУ им. М.В. Ломоносова.
18. Kopanina A.V. **2019**. Vegetation of the Yuzhno-Sakhalinsky mud volcano as an indicator of activity. *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*, 324(1): 012032. <https://doi.org/10.1088/1755-1315/324/1/012032>
19. Воробьев Д.П. **1963**. *Растительность Курильских островов*. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 92 с.
20. Терлецкая А.Т. **2013**. *Растительный покров Дальнего Востока*. Хабаровск: Изд-во Тихоокеанского гос. ун-та, 116 с.
21. Березина Н.А. **2009**. *Экология растений*. М.: ИЦ «Академия», 400 с.
22. Schweingruber F.H. **2007**. *Wood structure and environment*. Berlin: Springer-Verlag, 279 p. <https://doi.org/10.1007/978-3-540-48548-3>
23. Williams V.L. **2007**. Relationship between bark thickness and diameter at breast height for six tree species used medicinally in South Africa. *South African Association of Botanists*, 73: 449–465.
24. Sonmez T. **2007**. Effect of aspect, tree age and tree diameter on bark thickness of *Picea orientalis*. *Scandinavian J. of Forest Research*, 22: 193–197.
25. Carlon Allende T., Macias J.L., Mendoza M.E., Villanueva Diaz 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>
26. Боровикова М.Г. **2013**. Изменчивость ширины годичных слоев стволочной древесины и коры березы пушистой. *Вестник КрасГАУ*, 2: 76–80.
27. Hempson G.P., Midgley J.J., Lawes M.J., Vickers K.J., Kruger L.M. **2014**. Comparing bark thickness: testing methods with bark – stem data from two South African fire-prone biomes. *J. of Vegetation Science*, 25: 1247–1256. <https://doi.org/10.1111/jvs.12171>
28. Corvalan P., Naulin P., Contreras A. **2019**. Variacion del espesor de corteza en el perfil fustal de *Nothofagus obliqua* en la precordillera de Maule, Chile. *Interciencia*, 44: 644–648.
29. Pausas J.G. **2015**. Bark thickness and fire regime. *Functional Ecology*, 29: 315–327. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12372>
30. 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>
31. Wang G.G., Wangen S.R. **2011**. Does frequent burning affect longleaf pine (*Pinus palustris*) bark thickness. *Canadian J. of Forest Research*, 41(7): 1562–1565. <https://doi.org/10.1139/X11-074>
32. Do Vale A.T., Elias P.S. **2014**. Bark thermal protection level of four tree species and the relationship between bark architecture and heat transfer. *Ciencia Florestal, Santa Maria*, 24(4): 979–987. <https://doi.org/10.1590/1980-509820142404017>
33. Midgley J.J., Lawes M.J. **2016**. Relative bark thickness; towards standardised measurement and analysis. *Plant Ecology*, 21: 677–681. <https://doi.org/10.1007/s11258-016-0587-8>
34. Midgley J.J. **2019**. Evidence from Cape Proteaceae that high relative bark thickness is correlated with high bark thickness growth rates. *South African J. of Botany*, 124: 36–38. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2019.04.021>
35. Эверт Р.Ф. **2016**. *Анатомия растений Эзау. Меристемы, клетки и ткани растений: строение, функции и развитие*. М.: БИНОМ, Лаборатория знаний, 600 с.
36. Пастори З., Горбачева Г.А., Санаев В.Г., Мохачине И.Р., Борчок З. **2020**. Состояние и перспективы использования древесной коры. *Лесной вестник*, 24(5): 74–88. <https://doi.org/10.18698/2542-1468-2020-5-74-88>
37. 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>
38. Тальских А.И., Копанина А.В., Власова И.И. **2021**. Структурные особенности коры *Betula ermanii* (Betulaceae) в ландшафтах морских побережий и активных вулканов Дальнего Востока России. *Растительные ресурсы*, 57(2): 124–144. <https://doi.org/10.31857/S0033994621020096>
39. 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>
40. 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>
41. Недолужко В.А., Скворцов А.К. **1996**. Сем. Березовые. Betulaceae. В кн.: *Сосудистые растения советского Дальнего Востока*. СПб.: Наука, т. 8: 13–24.
42. Коропачинский И.Ю., Милютин Л.И. **2006**. *Естественная гибридизация древесных растений*. Новосибирск: ГЕО, 223 с.
43. Коропачинский И.Ю. **2016**. *Арборифлора Сибири*. Новосибирск: ГЕО, 578 с.
44. Скворцов А.К. **2002**. Новая система рода *Betula* L. – Береза. *Бюл. Московского общества испытателей природы. Отдел биологический*, 107(5): 73–76.
45. Wu Z., Raven P.H., Hong D. (ed) **1999**. *Betula* Linnaeus, Sp. Pl. 2: 982. 1753. In: *Flora of China*, 4: 304–313.

46. Недолужко В. А. **1995**. *Конспект дендрофлоры российского Дальнего Востока*. Владивосток: Дальнаука, 208 с.
47. Серегин А.П. (ред.) **2022**. *Цифровой гербарий МГУ*: электронный ресурс. М.: МГУ. URL: <https://plant.depo.msu.ru/> (дата обращения 05.08.2022).
48. Баркалов В.Ю. **2009**. *Флора Курильских островов*. Владивосток: Дальнаука, 468 с.
49. Шемакина А.В., Дегтярева А.Ю., Выводцев Н.В., Тагильцев Ю.Г., Цюпко В.А., Колесникова Р.Д. **2015**. Дальневосточные представители рода *Betula* L.: распространение, экология, испытание новых продуктов. *Вестник Тихоокеанского государственного университета*, 36(1): 35–44.
50. Данилин И.М. **2009**. Структура послепожарных березняков на южном пределе распространения. *Лесоведение*, 3: 20–31.
51. Серебряков И.Г. **1964**. Жизненные формы высших растений и их изучение. В кн.: *Полевая геоботаника*. М.; Л.: Наука, т. 3: 146–205.
52. Барыкина Р.П., Веселова Т.Д., Девятков А.Г., Джалилова Х.Х., Ильина Г.М., Чубатова Н.В. **2004**. *Справочник по ботанической микротехнике: Основы и методы*. М.: Изд-во МГУ, 312 с.
53. 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 Journal*, 37(4): 517–615. <http://dx.doi.org/10.1163/22941932-20160151>
54. Зайцев Г.Н. **1973**. *Методика биометрических расчетов. Математическая статистика в экспериментальной ботанике*. М.: Наука, 256 с.
55. Минько А.А. **2004**. *Статистический анализ в MSExcel*. М.: Диалектика, 448 с.
56. Ершов В.В., Копанина А.В. **2017**. Химический состав водных вытяжек из почв грязевулканических ландшафтов. В кн.: *География: развитие науки и образования. Ч. I. Коллективная монография по материалам ежегодной Междунар. науч.-практ. конф. LXX Герценовские чтения, посвящ. году экологии в России, 220-летию Герценовского университета, 85-летию факультета географии, 145-летию со дня рождения проф. Владимира Петровича Буданова, Санкт-Петербург, РГПУ им. А. И. Герцена, 20–23 апреля 2017 года*. СПб., с. 142–147.
57. Яковец О.Г. **2010**. *Фитофизиология стресса: курс лекций*. Минск: БГУ, 103 с.
58. Коровин В.В. **2002**. *Структурные аномалии стебля древесных растений*. М.: Московский гос. ун-т леса, 259 с.
59. Новицкая Л.Л. **2008**. *Карельская береза: механизмы роста и развития структурных аномалий*. Петрозаводск: Verso, 144 с.
60. Николаева Н.Н., Воробьев В.В. **2016**. Роль тканей коры в создании рельефа поверхности ствола *Betula pendula* var. *carelica*. *Вестник Московского государственного университета леса – Лесной вестник*, 20(4): 25–28.
61. Кабанов Н.Е. **1972**. *Каменноберезовые леса в ботанико-географическом и лесоводственном отношении*. М.: Наука, 136 с.
62. Bruelheide H., Dengler J., Purschke O. et al. **2018**. Global trait – environment relationships of plant communities. *Nature Ecology & Evolution*, 2: 1906–1917. <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0699>
63. 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>
64. Мазуренко М.Т., Хохряков А.П. **1977**. *Структура и морфогенез кустарников*. М.: Наука, 160 с.
65. Никитенко О.А., Ершов В.В. **2020**. Гидрогеохимическая характеристика проявлений грязевого вулканизма на острове Сахалин. *Геосистемы переходных зон*, 4(3): 321–335. <http://doi.org/10.30730/trz.2020.4.3.321-335.336-350>
66. Kopanina A.V., Shvidskaya K.A. **2021**. Possibility of using satellite-based monitoring for large-scale mapping and research of dynamics of mud volcanic landscapes. *IOP Conf. Series: Earth and Environmental Science*, 946: 012040. <http://doi.org/10.1088/1755-1315/946/1/012040>

References

- Vorob'yev D.P. **1968**. [*Wild trees and shrubs of the Far East*]. Leningrad: Nauka, 277 p. (In Russ.).
- Usenko N.V. **1984**. [*Trees, shrubs and lianas of the Far East*]. Khabarovsk: Khabarovskoye kn. izd-vo, 270 p. (In Russ.).
- Solov'yev K.P. **1958**. [*Cedar-broadleaved forests and management in them*]. Khabarovsk: Khabarovskoye kn. izd-vo, 368 p. (In Russ.).
- Ageyenko A.C., Klintsov A.P., Popov H.A., Rozenberg V.A., Vasil'yev N.G., Man'ko L.I. **1969**. [Forests of the Sakhalin region]. In: [*Forests of the USSR*]. Moscow: Nauka, vol. 4, p. 668–700. (In Russ.).
- Alekseenko A.Yu., Brusova E.V., Vyvodtsev N.V., Gromyko S.A., Gukov G.V., Gul L.P., Efremov D.F., Zamaleev V.K., Kovalev A.P. **2009**. [*The current state of the forests of the Russian Far East and the prospects for their use*]. Khabarovsk: Dal'NIILKH, 470 p. (In Russ.).
- Sheingauz A.S. **2005**. [*Forest sector of the Russian Far East: An analytical survey*]. Khabarovsk: DVO RAN, 160 p. (In Russ.).
- Neshatayeva V.Yu. **2009**. [*Vegetation of the Kamchatka Peninsula*]. Moscow: KMK, 537 p. (In Russ.).
- Korablev A.P., Neshataeva V.Yu., Golovneva L.B. **2014**. [Volcanogenic dynamics of vegetation]. In: [*Vegetation cover of the volcanic plateaus of Central Kamchatka (Klyuchevskaya group of volcanoes)*]. Moscow: KMK, 231–316. (In Russ.).
- Neshataeva V.Yu. **2007**. [Vegetation dynamics of Kamchatka under the influence of modern volcanism (on the example of the Klyuchevskaya group of volcanoes)]. In: [*Actual problems of geobotany: Lectures, Petrozavodsk, September 24–29, 2007*]. Petrozavodsk: Karelian Scientific Center of RAS, p. 408–418. (In Russ.).
- Grishin S.Y., Perepelkin P.A., Burdukovskii M.L. **2019**. Beginning of vegetation succession on lava flows from the 2012–2013 eruption of Tolbachik volcano, Kamchatka. *Russian J. of Ecology*, 50(3): 300–303. <https://doi.org/10.1134/s1067413619030032>
- Grishin S.Yu., Perepelkina P.A., Burdukovsky M.L., Lazarev A.G. **2021**. Ashfall of the Shiveluch volcano (Kamchatka) on August 29, 2019 and its impact on vegetation. *Izvestiya Russkogo geograficheskogo obshchestva = Proceedings of the Russian geographical society*, 153(5): 34–37. (In Russ., abstr. in Engl.). <https://doi.org/10.31857/S0869607121050049>
- Korablev A.P., Neshataeva V.Yu. **2016**. Primary plant successions of forest belt vegetation on the Tolbachinsky Dol volcanic plateau (Kamchatka). *Izv. RAN. Seriya biologicheskaya = Biology Bulletin*, 4: 366–376. (In Russ., abstr. in Engl.). <https://doi.org/10.7868/S000232916040056>

13. Korznikov K.A. **2015**. Plant communities of the Maguntan mud volcano (Sakhalin Island). *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdel biologicheskii = Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series*, 120(1): 61–68. (In Russ., abstr. in Engl.).
14. Korablev A., Smirnov V., Neshataeva V., Kuzmin I., Nekrasov T. **2020**. Plant dispersal strategies in primary succession on the Tolbachinsky Dol volcanic plateau (Russia). *J. of Vegetation Science*, 31(6): 954–966. <https://doi.org/10.1111/jvs.12901>
15. Man'ko Yu.I., Sidel'nikov A.N. **1989**. [The influence of volcanism on vegetation]. Vladivostok: DVO AN SSSR, 163 p. (In Russ.).
16. Man'ko Yu.I. **1980**. [Volcanism and vegetation dynamics]. *Botanicheskii zhurnal = Botanical J.*, 65(4): 457–469. (In Russ.).
17. Korznikov K.A. **2015**. *Rastitel'nyy pokrov gryazevykh vulkanov o. Sakhalin* [Vegetation cover of mud volcanoes of Sakhalin Island]: thesis for a Cand. degree (Biol.). Moscow, Lomonosov Moscow State University. (In Russ.).
18. Kopanina A.V. **2019**. Vegetation of the Yuzhno-Sakhalinsky mud volcano as an indicator of activity. *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*, 324(1): 012032. <https://doi.org/10.1088/1755-1315/324/1/012032>
19. Vorob'yev D.P. **1963**. [Vegetation of the Kuril Islands]. Moscow; Leningrad: Izdatel'stvo AN SSSR, 92 p. (In Russ.).
20. Terletskaya A.T. **2013**. [Vegetation cover of the Far East]. Khabarovsk: Izdatel'stvo Tikhookeanskogo gosudarstvennogo universiteta, 116 p. (In Russ.).
21. Berezina N.A. **2009**. [Plant ecology]. Moscow: Academy Publ. Center, 400 p. (In Russ.).
22. Schweingruber F.H. **2007**. *Wood structure and environment*. Berlin: Springer-Verlag, 279 p. <https://doi.org/10.1007/978-3-540-48548-3>
23. Williams V.L. **2007**. Relationship between bark thickness and diameter at breast height for six tree species used medicinally in South Africa. *South African Association of Botanists*, 73: 449–465.
24. Sonmez T. **2007**. Effect of aspect, tree age and tree diameter on bark thickness of *Picea orientalis*. *Scandinavian J. of Forest Research*, 22: 193–197.
25. Carlon Allende T., Macias J.L., Mendoza M.E., Villanueva Diaz J. **2020**. Evidence of volcanic activity in the growth rings of trees in the Tacana Volcano, Mexico-Guatemala. *Canadian J. of Forest Research*, 50(1): 65–72.
26. Borovikova M.G. **2013**. The year layer width variability of the fluffy birch stem wood and bark. *Vestnik KrasGAU = Bulletin of KSAU*, 2: 76–80. (In Russ., abstr. in Engl.).
27. Hempson G.P., Midgley J.J., Lawes M.J., Vickers K.J., Kruger L.M. **2014**. Comparing bark thickness: testing methods with bark – stem data from two South African fire-prone biomes. *J. of Vegetation Science*, 25: 1247–1256. <https://doi.org/10.1111/jvs.12171>
28. Corvalan P., Naulin P., Contreras A. **2019**. Variacion del espesor de corteza en el perfil fustal de *Nothofagus obliqua* en la precordillera de Maule, Chile. *Interciencia*, 44: 644–648.
29. Pausas J.G. **2015**. Bark thickness and fire regime. *Functional Ecology*, 29: 315–327. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12372>
30. 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>
31. Wang G.G., Wangen S.R. **2011**. Does frequent burning affect longleaf pine (*Pinus palustris*) bark thickness. *Canadian J. of Forest Research*, 41(7): 1562–1565. <https://doi.org/10.1139/X11-074>
32. Do Vale A.T., Elias P.S. **2014**. Bark thermal protection level of four tree species and the relationship between bark architecture and heat transfer. *Ciencia Florestal, Santa Maria*, 24(4): 979–987. <https://doi.org/10.1590/1980-509820142404017>
33. Midgley J.J., Lawes M.J. **2016**. Relative bark thickness; towards standardised measurement and analysis. *Plant Ecology*, 21: 677–681. <https://doi.org/10.1007/s11258-016-0587-8>
34. Midgley J.J. **2019**. Evidence from Cape Proteaceae that high relative bark thickness is correlated with high bark thickness growth rates. *South African J. of Botany*, 124: 36–38. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2019.04.021>
35. Evert R.F. **2016**. *Esau's plant anatomy. Meristems, cells and tissues of the plants body: their structure, function, and development*. Moscow: BINOM, Knowledge Laboratory, 600 p. (In Russ.).
36. Pasztorzy Z., Gorbacheva G.A., Sanaev V.G., Mohacsine I.R., Borcsok Z. **2020**. Status and prospects of tree bark use. *Lesnoy vestnik = Forestry Bulletin*, 24(5): 74–88. (In Russ., abstr. in Engl.). <https://doi.org/10.18698/2542-1468-2020-5-74-88>
37. 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. *Izv. RAN. Seriya geograficheskaya*, 6: 57–69. (In Russ., abstr. in Engl.). <https://doi.org/10.1134/S2587556618060092>
38. Talskikh A.I., Kopanina A.V., Vlasova I.I. **2021**. Structural features of *Betula ermanii* (Betulaceae) in coastal and active volcanic landscapes of the Russian Far East. *Rastitel'nyye resursy*, 57(2): 124–144. (In Russ., abstr. in Engl.). <https://doi.org/10.31857/S0033994621020096>
39. 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>
40. 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>
41. Nedoluzhko V.A., Skvortsov A.K. **1996**. [Fam. Betulaceae]. In: [Vascular plants of the Soviet Far East]. St.-Petersburg: Nauka, 8: 13–24. (In Russ.).
42. Koropachinskiy I.Yu., Milyutin L.I. **2006**. [Natural hybridization of woody plants]. Novosibirsk: GEO, 223 p. (In Russ.).
43. Koropachinskiy I.Yu. **2016**. [Arboriflora of Siberia]. Novosibirsk: GEO, 578 p. (In Russ.).
44. Skvortsov A.K. **2002**. A new system of the genus *Betula*. *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdel biologicheskii = Bull. of Moscow Society of Naturalists. Biological series*, 107(5): 73–76. (In Russ., abstr. in Engl.).
45. Wu Z., Raven P. H., Hong D. (ed). **1999**. *Betula* Linnaeus, Sp. Pl. 2: 982. 1753. In: *Flora of China* 4: 304–313.
46. Nedoluzhko V.A. **1995**. [Synopsis of the dendroflora of the Russian Far East]. Vladivostok: Dal'nauka, 208 p. (In Russ.).
47. Seregin A.P. (ed.) **2022**. *Moscow Digital Herbarium*: Electronic resource. Moscow: Moscow State University. URL: <https://plant.depo.msu.ru/> (accessed 05.08.2022).

48. Barkalov V.Yu. **2009**. *Flora of the Kuril Islands*. Vladivostok: Dal'nauka, 468 p. (In Russ., abstr. in Engl.).
49. Shemyakina A.V., Degtyareva A.Yu., Vyvodtsev N.V., Tagiltsev Yu.G., Tsyupko V.A., Kolesnikova R.D. **2015**. Far-Eastern representatives of the genus *Betula* L.: distribution, ecology, test of new products. *Vestnik Tikhookeanskogo gosudarstvennogo universiteta*, 36(1): 35–44. (In Russ., abstr. in Engl.).
50. Danilin I.M. **2009**. The structure of post-fire birch forests at their southern range. *Lesovedeniye*, 3: 20–31. (In Russ., abstr. in Engl.).
51. Serebryakov I.G. **1964**. [Life forms of higher plants and their study]. In: [*Field Geobotany*]. Moscow; Leningrad: Nauka, vol. 3: 146–205. (In Russ.).
52. Barykina R., Veselova T., Devyatov A., Dzhililova Kh., Iljina G., Chubatova N. **2004**. [*Manual on botanical microtechnique: Basic principles and methods*]. Moscow: Publ. House MSU, 312 p. (In Russ.).
53. 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 Journal*, 37(4): 517–615. <http://dx.doi.org/10.1163/22941932-20160151>
54. Zaitsev G.N. **1973**. [*Technique of biometric calculations. Mathematical statistics in experimental botany*]. Moscow: Nauka, 256 p. (In Russ.).
55. Min'ko A.A. **2004**. [*Statistical analysis in MS Excel*]. Moscow: Dialectics, 448 p. (In Russ.).
56. Ershov V.V., Kopanina A.V. **2017**. [The chemical composition of water extracts from the soils of mud volcanic landscapes]. In: [*Geography: development of science and education. Pt I. Collective monograph on materials of the annual Intern. scientific and practical conf. LXX Gertsenovskiy readings, to the year of ecology in Russia, to the 220th anniversary of Gertsenovskiy university, to the 85th anniversary of faculty of geography, to the 145th anniversary since the birth of professor Vladimir Petrovich Budanov, St. Petersburg, RSPU of A.I. Herzen, on April 20–23, 2017*]. Saint Petersburg, p. 142–147. (In Russ.).
57. Yakovets O.G. **2010**. [*Phytophysiology of stress: a course of lectures*]. Minsk: BGU, 103 p. (In Russ.).
58. Korovin V.V. **2002**. [*Structural anomalies in the stem of woody plants*]. Moscow: Moscow State Forest University, 259 p. (In Russ.).
59. Novitskaya L.L. **2008**. *Karelian Birch: mechanisms of growth and development of structural abnormalities*. Petrozavodsk: Verso, 144 p. (In Russ.).
60. Nikolaeva N.N., Vorobiev V.V. **2016**. Role of the bark tissues complex in formation of the trunk surface relief in *Betula pendula* var. *carelica*. *Vestnik Moskovskogo gosudarstvennogo universiteta lesa – Lesnoy vestnik = Moscow State Forest University bulletin – Forestry bulletin*, 20(4): 25–28. (In Russ., abstr. in Engl.).
61. Kabanov N.E. **1972**. [*Botanical-geographic and silvicultural aspects of Erman's birch forests*]. Moscow: Nauka, 136 p. (In Russ.).
62. Bruelheide H., Dengler J., Purschke O. et al. **2018**. Global trait – environment relationships of plant communities. *Nature Ecology & Evolution*, 2: 1906–1917. <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0699>
63. Kopanina A.V., Vlasova I.I. **2019**. Structural changes of bark of the woody liana *Toxicodendron orientale* Greene (Anacardiaceae) in the extreme environments of gas-hydrothermal volcanic activity. *Botanica Pacifica*, 8(2): 3–17. <https://doi.org/10.17581/bp.2019.08212>
64. Mazurenko M.T., Khokhryakov A.P. **1977**. [*Structure and morphogenesis of shrubs*]. Moscow: Nauka, 160 p. (In Russ.).
65. Nikitenko O.A., Ershov V.V. **2020**. Hydrogeochemical characteristic of mud volcanism manifestations on Sakhalin Island. *Geosistemy perekhodnykh zon = Geosystems of Transition Zones*, 4(3): 321–350. <https://doi.org/10.30730/gtr.2020.4.3.321-335.336-350> (In Russ. & Engl.).
66. Kopanina A.V., Shvidskaya K.A. **2021**. Possibility of using satellite-based monitoring for large-scale mapping and research of dynamics of mud volcanic landscapes. *IOP Conf. Series: Earth and Environmental Science*, 946: 012040. <http://doi.org/10.1088/1755-1315/946/1/012040>

Об авторах

Тальских Анастасия Игоревна (<https://orcid.org/0000-0003-0488-2824>), научный сотрудник, Институт морской геологии и геофизики ДВО РАН, Южно-Сахалинск, anastasiya_talsk@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>), кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, Институт морской геологии и геофизики ДВО РАН, Южно-Сахалинск, iivlasova@gmail.com

Поступила 23.08.2022

После доработки 16.11.2022

Принята к публикации 05.12.2022

About Authors

Talskih, Anastasiya I. (<https://orcid.org/0000-0003-0488-2824>), Researcher, Institute of Marine Geology and Geophysics of the Far Eastern Branch of RAS, Yuzhno-Sakhalinsk, anastasiya_talsk@mail.ru

Kopanina, Anna V. (<https://orcid.org/0000-0001-5354-3584>), Candidate of Sciences (Biology), Leading Researcher, Leader of the laboratory of plant ecology and geoecology, Institute of Marine Geology and Geophysics of the Far Eastern Branch of RAS, Yuzhno-Sakhalinsk, anna_kopanina@mail.ru

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

Received 23 August 2022

Revised 16 November 2022

Accepted 5 December 2022