

УДК 581.522.5(571.64)

СТРУКТУРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ КОРЫ ОДНОЛЕТНЕГО СТЕБЛЯ *BETULA ERMANII* CHAM. ПОД ВОЗДЕЙСТВИЕМ ГАЗО-ГИДРОТЕРМАЛЬНЫХ ВЫХОДОВ ВУЛКАНА БАРАНСКОГО

А.И. Тальских, А.В. Копанина, И.И. Власова
Институт морской геологии и геофизики ДВО РАН,
ул. Науки 1Б, г. Южно-Сахалинск, 693022,
e-mail: anastasiya_talsk@mail.ru,
anna_kopanina@mail.ru, iivlasova@gmail.com

Изучены структурные изменения в тканях коры однолетнего стебля Betula ertmanii Cham. (Betulaceae Gray) в различных экологических условиях. Образцы Betula ertmanii были собраны в типичных для этого вида местообитаниях и в условиях поствулканической деятельности влк. Баранского на о. Итуруп: на сольфатарном поле и возле термальных источников. Сравнительный количественный анализ анатомических признаков коры однолетнего стебля Betula ertmanii позволил выделить структурные изменения, происходящие в условиях газо-гидротермальных проявлений влк. Баранского в сравнении с типичными условиями. К изменившимся параметрам относятся: количество кристаллов на поперечном срезе в паренхиме кортекса и флоэмы на 1 мм²; диаметры члеников ситовидных трубок; общее количество и число однорядных флоэмных лучей, длина однорядных флоэмных лучей. Остальные показатели тканей коры Betula ertmanii из исследуемых местообитаний не изменяются либо изменяются только в одном из местообитаний с неблагоприятными условиями. Ширина феллемы, число клеток феллемы в радиальном ряду и ширина вторичной флоэмы претерпевают изменения в условиях Старозаводского сольфатарного поля, а в условиях термальных Голубых озер изменяется удельная площадь склеренхимы. Структурная реакция в коре однолетнего стебля Betula ertmanii в экстремальных условиях газо-гидротермальных источников в первую очередь связана с изменением показателей вторичной флоэмы – параметров члеников ситовидных трубок и лучевой паренхимы.

Ключевые слова: *Betula ertmanii*, структура коры, вулканическая деятельность, адаптация.

Образец цитирования: Тальских А.И., Копанина А.В., Власова И.И. Структурные особенности коры однолетнего стебля *Betula ertmanii* Cham. под воздействием газо-гидротермальных выходов вулкана Баранского // Региональные проблемы. 2022. Т. 25, № 1. С. 16–30. DOI: 10.31433/2618-9593-2022-25-1-16-30.

Сахалин и Курильские острова – это острова с уникальными экосистемами, сформировавшиеся под воздействием различных экологических факторов, значительная часть которых находится в зоне пессимума для живых организмов. Одним из таких ключевых экологических факторов, преобразующих природные системы островов, является магматический вулканизм [9, 12, 31 и др.]. Вулканизм обуславливает динамику рельефообразующих процессов, придает специфику геохимическим процессам, оказывает влияние на прозрачность и состав атмосферы и выступает в качестве одного из основных факторов почвообразования [24, 25, 32].

Вулканические ландшафты магматических вулканов обладают рядом специфических условий, которые характеризуются как стрессовые. Современная деятельность вулканов очень раз-

нообразна, а ее воздействие на растительность зависит прежде всего от типа вулканической активности. Эксплозивная деятельность вулканов или процесс выброса из земных недр через вулканическую постройку газов и пирокластического материала (пепел, лапilli, бомбы, шлаки) влияет на растительность на больших, в ряде случаев огромных площадях путем отложения пирокластики (обломочных горных пород) и изменения среды. Эффузивная деятельность или излияние лавы выражается в полном уничтожении всех растительных группировок. Лавы имеют очень широкий спектр химического состава, в момент излияния температура лавового потока может превышать 1000 °С. Также одним из проявлений вулканической активности является сольфатарная и гидротермальная деятельность, которая характеризуется выделением сернистого газа и паров

воды с примесью углекислого газа, азота, серо-содержащих и других веществ, в результате чего происходит закисление субстрата, содержащего большое количество солей и химических элементов; повышенными температурами в приземном слое [24, 26, 32]. Влияние газо-гидротермальных проявлений на растительные сообщества и их компоненты происходит на относительно небольших участках. Видовой состав и структура растительного покрова газо-гидротермальных местообитаний зависят от температуры источников, температуры субстрата, степени увлажненности местообитания и химического состава почв, термальных вод и газов, а также состава окружающей растительности и истории развития растительного покрова [29]. Формирование растительности в этих условиях тесно связано с жизненными стратегиями отдельных видов, направленными на выживание растений в конкретных экологических условиях. У таких видов сформировались различные адаптивные механизмы, обеспечивающие приспособление жизненных процессов к стрессовым условиям обитания [25].

Известно, что активная вулканическая и поствулканическая деятельность нарушает растительный покров и изменяет структуру сообществ [26]. В настоящее время существует большое количество зарубежной и российской ботанической литературы, в которой представлены результаты исследований динамики растительного покрова и процессов первичных и вторичных сукцессий, происходящих на вулканических ландшафтах [5–8, 22, 23, 28, 44, 48]. В большинстве работ особое внимание уделено различным аспектам вулкано-генных нарушений растительного покрова, изучению ранних стадий восстановительной динамики и механизмам формирования растительного покрова на вулканогенных субстратах.

В связи с неподвижностью растений именно у них возникает множество структурных приспособлений, позволяющих выживать в стрессовых ситуациях. Большой интерес представляют адаптации растений к различным экстремальным факторам на тканевом и клеточном уровне. Множество работ посвящено изучению анатомии древесины и дендрохронологическим исследованиям древесных растений, подверженных воздействиям вулканической активности [38, 40, 42, 43, 52, 53]. Структурные изменения древесины в результате воздействия вулканов выражены в формировании узких годовичных колец, узкой поздней древесины, ложных годовичных колец, уменьшении толщины клеточных стенок и увеличении доли паренхимы

в поздней древесине [52].

Кора древесных растений представляет собой высокоспециализированный комплекс клеток и тканей, расположенных снаружи от сосудистого камбия. Она выполняет ряд важных биологических функций (защитную, транспортную, ассимиляционную и синтетическую), что характеризует ее как физиологически активную и «отзывчивую» к воздействию экологических факторов [36, 37]. Кора может испытывать как прямое, так и опосредованное (косвенное) воздействие стрессовых факторов через изменения физиологических процессов в ней [50, 51], вследствие чего происходит изменение не только качественных признаков элементов коры, но и их количественных параметров.

Исследования, посвященные влиянию различных экологических факторов (пожары, засухи, воздействие экстремальных температур и т.д.) на внутреннюю структуру коры древесных растений, широко представлены в современной научной литературе [45, 46, 49–51, 54]. Однако среди них редко встречаются работы, посвященные воздействию вулканической деятельности на анатомию коры. Последние десятилетия исследования в этом направлении ведутся в лаборатории экологии растений и геоэкологии Института морской геологии и геофизики ДВО РАН. Так, например, в работах Копаниной А.В. и Еремина В.М. [19–21] была изучена кора представителей семейства *Ericaceae* Juss., произрастающих в условиях микроландшафтов, измененных гидротермальной деятельностью влк. Менделеева (о. Кунашир). В результате было показано, что у растений, обитающих вблизи гидротерм активных вулканов, в коре однолетних и молодых стеблей покровные ткани меньшей толщины по сравнению с нормой, клетки их более крупные и тонкостенные; у отдельных видов первый феллоген закладывается несколько позже и фрагментарно; первичные ткани коры дольше сохраняют свое функциональное значение; увеличивается число кристаллов на единицу площади поперечного среза в паренхиме первичной коры, а также мощность склерификации в непродводящей флоэме, общее число флоэмных лучей и диаметр ситовидных трубок по сравнению с нормой; изменяется соотношение паренхимных тканей и проводящих элементов. В работах Копаниной А.В. с соавторами [2, 14–18] в стеблях *Spirea beauverdiana* С.К. Schneid. в условиях сольфатарного поля кальдеры Головнина выявлены отклонения от нормального строения и аномалии тканей коры как крайняя форма структурной адаптации к вулканическому стрессу. Таким образом, изуче-

ние структурного отклика древесных растений на стрессовые условия вулканических ландшафтов позволяет выявлять адаптивные черты внутренней структуры коры древесных растений.

Целью настоящего исследования является изучение структурных изменений в тканях коры однолетнего стебля *Betula ermanii*, произрастающей в экстремальных условиях действующего влк. Баранского на о. Итуруп (Курильские острова).

Материалы и методы исследований

Береза Эрмана, или Береза каменная (*Betula ermanii* Cham.) – вид деревьев рода Береза (*Betula* L.) семейства Березовые (*Betulaceae* Gray). Это однодомное, листопадное, анемофильное дерево первой (высотой до 20 м, при диаметре ствола 50–75 см, до 90 см), второй, третьей величины или крупный кустарник (на границе распространения до 3–5 м высоты ствола). *Betula ermanii* – одна из основных лесообразующих пород Дальнего Востока, формирует как чистые, так и смешанные леса в горах и предгорьях, а также обладает широкой экологической амплитудой, произрастая на вертикальном пределе древесной растительности, на морских субарктических побережьях, внедряясь в сообщество кедрового стланика и субальпийской растительности в виде кустарниковой биоморфы [13]. Ареал вида охватывает юг Сибири, большую часть территории Дальнего Востока России, в том числе Сахалина и Курильских островов (Итуруп, Кунашир, Шикотан, Расшуа, Ушишир, Кетой, Симушир, Уруп) [1], а также Китай, Корейский полуостров и Японию [35].

Материал для исследования собран в ходе экспедиционных работ с 2015 по 2018 гг. Образцы коры *Betula ermanii* из типичных для вида условий обитания собраны на о. Сахалин в пихтово-каменноберезовом кустарниково-разнотравном лесу на г. Красной (Сусунайский хребет, о. Сахалин) 25 октября 2015 г., а также на территории Дендрологического парка Института морской геологии и геофизики ДВО РАН 13 августа 2018 г. На влк. Баранского (о. Итуруп) образцы *Betula ermanii* собраны на Старозаводском сольфатарном поле в каменноберезовом бамбучковом лесу 2 августа 2018 г. Гидротермальные выходы Старозаводского сольфатарного поля характеризуется температурой воды около 100 °С. Вода сульфатная натриево-кальциевая, кремнистая, кислая (pH=3.5). В составе газов преобладает углекислый газ (64%), содержание азота 28%, кислорода 6%, серосодержащие газы – менее 2%. Вблизи термальных Голубых озер образцы *Betula ermanii* собраны 31 июля 2018 г. в каменноберезово-лиственничном бамбуч-

ковом лесу. Термальные источники Голубые озера представляют собой две глубокие воронки, наполненные опалесцирующей голубоватой водой, с яркими каймами дисперсной серы по краям. Вода сульфатно-хлоридная, ультракислая (pH=1.2), температура достигает 107.5 °С. В составе выделяющихся газов преобладает азот (51%), содержание углекислого газа 38%, кислорода 9%, метана и других углеводородов 0.05% [12, 41]. У бортов газогидротермальных источников вулкана растительность представлена мозаично кустарниковыми и кустарничковыми сообществами. В нескольких метрах встречаются сообщества с *Betula ermanii*.

В каждом местообитании отбор однолетних побегов *Betula ermanii* произведен на трех модельных деревьях возрастом 60–80 лет с диаметром стволов 14–22 см. Фиксацию образцов стеблей для анатомического анализа проводили в день сбора в 96% этиловый спирт согласно методическим подходам, предложенным Р.П. Барыкиной с соавторами (2004) и модифицированным в нашей лаборатории [3, 57].

Анализ образцов коры однолетнего стебля выполнен на оборудовании лаборатории экологии растений и геоэкологии ИМГиГ ДВО РАН. Изготовление поперечных, радиальных и тангентальных микросрезов стеблей толщиной 10–25 мкм выполнено на санном микротоме HM 430c с устройством быстрой заморозки (Thermo Scientific, США). Окрашивание микросрезов проведено регрессивным методом с использованием сафранина и нильского синего. Отмывку микросрезов осуществляли в растворах этилового спирта возрастающих концентраций, а завершающее обезживание и осветление проводили карбол-ксилолом и ксилолом [33]. Постоянные препараты изготавливали с использованием синтетических заливочных сред. Для уточнения структуры проводящих элементов во флоэме однолетнего стебля *Betula ermanii* выполнена мацерация коры по методической схеме, предложенной G. Wang с соавторами [58]. Для определения химической природы кристаллов в тканях коры проведены гистохимические реакции [33].

Компьютерная обработка изображений микросрезов для измерения биометрических параметров сделана с использованием программного обеспечения ZEN 2 lite Carl Zeiss на световом микроскопе Axio Scope.A1, Carl Zeiss. Описание тканей коры выполнено на основе аналитических подходов, принятых в ксилотомии, и в соответствии с современными рекомендациями The Inter-

national Association of Wood Anatomists – IAWA по анатомии коры древесных растений [39]. Проанализированы 17 показателей тканей коры на поперечных и продольных срезах для каждого модельного дерева. Данные по трем модельным деревьям усреднены и представлены в таблице. Для каждого параметра рассчитаны выборочное среднее и доверительный интервал (для доверительной вероятности 95%). Объем выборки по каждому параметру для каждого модельного дерева составлял не менее 32 измерений. Статистический анализ выполнен по А.А. Минько (2004) в Microsoft Excel 2016.

Результаты и их обсуждение

Тканевой состав коры *Betula ermanii* был описан нами ранее [10], однако настоящее исследование позволило дополнить его данными о строении коры однолетнего стебля во второй половине вегетационного периода. В связи с тем, что образцы *Betula ermanii* на о. Итуруп были собраны летом, в период активной работы камбия, мы выполнили сравнительный анализ показателей для летних и осенних образцов коры растений *Betula ermanii*, произрастающих в типичных условиях (см. табл.). Эти данные позволили скорректировать результаты исследования, а именно сравнивать ткани и клетки в сходном онтогенетическом состоянии.

От периферии к центру расположены: эпидерма; перидерма, включающая в свой состав гетерогенную феллему, однослойный феллоген и феллодерму; кортекс, состоящий из колленхимы и основной паренхимы; первичная флоэма с протофлоэмами волокнами и склереидами и вторичная флоэма (рис. 1). Все ткани и элементы коры однолетнего стебля *Betula ermanii*, которые являются

ее составными частями, вполне сформированы уже к началу августа. Количественно несколько различаются параметры перидермы, то есть число клеток феллемы в радиальном ряду – их меньше в летний период (см. табл.). Следовательно, можно предположить, что до конца вегетационного сезона сформируется еще в среднем до 3 слоев клеток феллемы. Кроме того, во второй половине вегетационного сезона происходит деформация верхних тонкостенных слоев феллемы, то есть их сужение в радиальном направлении. Поэтому ширина этой ткани в осенний и летний периоды практически не различается (см. табл.). Количественные показатели первичной и вторичной флоэмы и их элементов – удельная площадь перициклических волокон и склереид; ширина вторичной флоэмы; диаметр и длина члеников ситовидных трубок; общее число и число однорядных флоэмных лучей на 1 мм – не отличаются у образцов, взятых в разные периоды вегетационного сезона (см. табл.). При сравнении образцов, взятых в типичных для вида и экстремальных условиях, мы учитывали изменения показателей, происходящие в течение вегетационного периода.

Кора однолетнего стебля *Betula ermanii* снаружи покрыта однослойной эпидермой, которая функционирует до конца вегетационного периода. Феллоген образуется субэпидермально в слое колленхиматозной паренхимы и формирует гетерогенную феллему и феллодерму, состоящую из 1 слоя паренхимных клеток (рис. 2). Место заложения феллогена и структура феллемы в коре однолетнего стебля *Betula ermanii* сходны в различных экологических условиях. Ширина феллемы в условиях Старозаводского сольфатарного поля несколько больше – на 7% по сравнению с

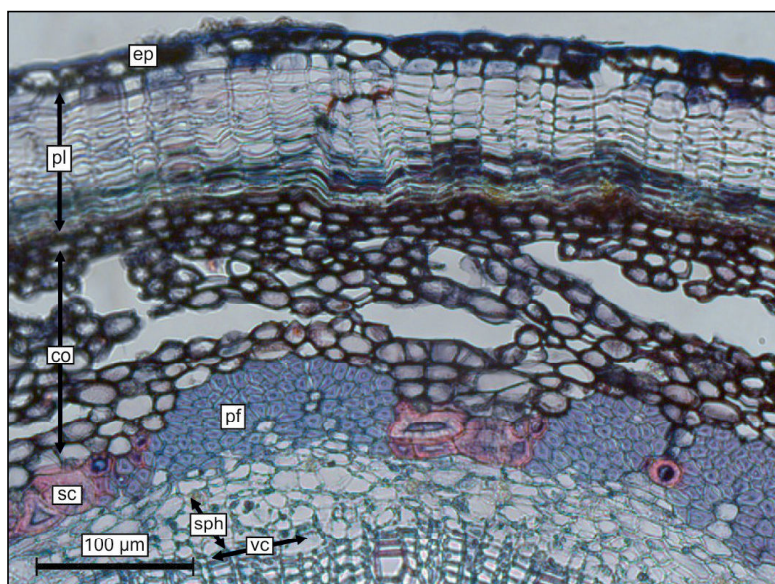


Рис 1. Внутренняя структура коры однолетнего стебля *Betula ermanii*: ep – эпидерма; co – кортекс; pe – перидерма; pf – протофлоэзные волокна; pl – феллема; sph – вторичная флоэма; vc – камбий

Fig. 1. Internal structure of the bark in an annual stem *Betula ermanii*: ep – epidermis; co – cortex; pe – periderm; pf – protophloem fibers; pl – phellem; sph – secondary phloem; vc – cambium

Количественные характеристики тканей коры *Betula ermani* в различных экологических условиях

Table

Quantitative characteristics of the *Betula ermani* bark tissues in various environmental conditions

Показатели	Остров Сахалин		Остров Итуруп	
	Дендрологический парк ИМГиГ ДВО РАН (типичные условия)	Сусунайский хребет, гора Красная (типичные условия)	Вулкан Баранского, Старозаводское сольфатарное поле	Вулкан Баранского, термальные источники Голубые озера
Ширина коры, мкм	384,5±14,9	355,4±6,88	366,3±8,53	372,9±11,2
Ширина феллемы, мкм	89,0±2,63	88,8±1,86	95,3±2,94	90,6±3,90
Число клеток феллемы в радиальном ряду, шт	13,8±0,42	16,2±0,26	14,7±0,31	14,2±0,77
Радиальный диаметр клеток феллемы, мкм	6,31±0,58	5,8±0,19	6,65±0,48	6,55±0,42
Тангентальный диаметр клеток феллемы, мкм	18,3±1,37	19,8±0,67	23,5±1,54	21,9±1,66
Удельная площадь перициклических волокон и склерейд, %	23,0±0,93	22,4±0,48	23,5±0,96	33,1±1,04
Удельное число кристаллов в паренхиме кортекса и паренхимы флоэмы, шт./мм ²		74,4±2,68	20,4±3,02	17,5±2,80
Ширина вторичной флоэмы, мкм	44,0±2,29	41,4±1,24	51,1±3,07	45,0±2,75
Радиальный диаметр ситовидных трубок, мкм	4,63±0,36	4,08±0,19	5,76±0,53	6,47±0,45
Тангентальный диаметр ситовидных трубок, мкм	10,6±0,90	10,6±0,43	12,5±0,98	14,2±0,83
Длина члеников ситовидных трубок, мкм	146,3±7,96	149,1±5,56	149,9±10,19	154,6±8,87
Общее число флоэмных лучей на 1 мм, шт	28,06±0,69	27,1±0,49	23,0±0,55	23,9±0,82
Число 1-рядных лучей на 1 мм, шт	26,5±0,70	25,9±0,50	22,6±0,56	23,7±0,85
Максимальная рядность луча, шт.	2,31±0,28	2,05±0,13	1,44±0,20	1,22±0,15
Длина однорядных лучей, мкм		311,0±22,0	240,6±24,2	226,5±28,1

типичными местообитаниями [55]. Это увеличение реализовано за счет большего числа слоев феллемы в радиальном ряду (см. табл.). Вблизи термальных источников Голубые озера ширина перидермы остается в пределах нормы (см. табл.). Увеличение ширины феллемы за счет большего числа ее слоев в радиальном ряду наблюдалось нами также в однолетнем стебле *Betula ermanii* в условиях Южно-Сахалинского грязевого вулкана [56], в коре однолетних стеблей *Toxicodendron orientale* Greene в условиях Верхнедокторских газогидротермальных источников влк. Менделеева (о. Кунашир) [16, 47] и в коре однолетних стеблей *Hydrangea paniculata* Siebold в условиях гидротермальных источников Столбовские влк. Менделеева (о. Кунашир) [30]. Эта закономерность, вероятно, указывает на усиление защитной функции в однолетних стеблях в стрессовых условиях вулканических ландшафтов.

Кортекс состоит из колленхиматозной и основной паренхимы коры. Колленхиматозная паренхима 2–3-слойная, клетки имеют округлую или овальную форму. Основная паренхима кортекса сходна по структуре с аэренхимой, сложена из округлых (изодиаметрических) клеток, между которыми развита сеть межклетников. В клетках основной паренхимы кортекса откладываются

кристаллы оксалата кальция. Кристаллы встречаются также и в паренхиме флоэмы, как в лучевой, так и в аксиальной. В типичных условиях кристаллы в этих тканях образуют целые скопления. В районах газо-гидротермальных выходов влк. Баранского их удельная доля сокращается на 73–76% (см. табл.) [55].

К концу вегетационного периода в коре однолетнего стебля *Betula ermanii* формируется почти сплошное гетерогенное кольцо перициклических волокон (первичные механические элементы) и склерид, прерываемое иногда 1–2 клетками паренхимы. Удельная площадь склеренхимы в образцах, взятых на Старозаводском сольфатарном поле, не изменяется по сравнению с нормой, а в образцах вблизи термальных источников Голубые озера больше по сравнению с типичными условиями на 44% (см. табл.), такая же тенденция наблюдается у однолетних стеблей *Betula ermanii* в условиях грязевого вулкана на о. Сахалин [56]. Поскольку склеренхима функционально является не только механической, но и защитной тканью, в однолетних стеблях *Betula ermanii* происходит увеличение ее удельной площади в условиях термальных источников Голубых озер. Это связано с усилением защитной функции в результате приспособления к экстремальным условиям.

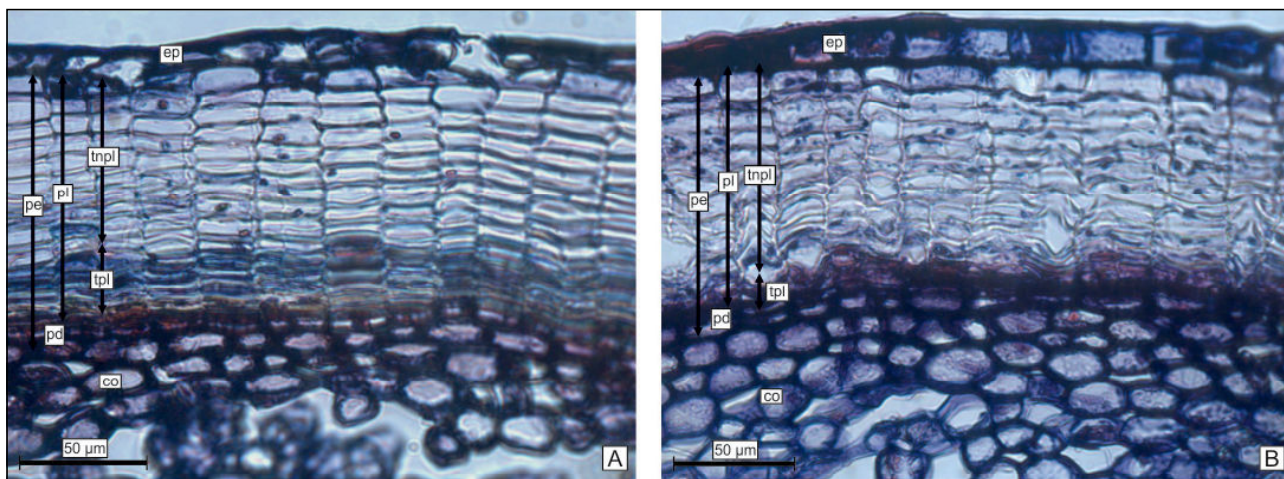


Рис 2. Перидерма однолетнего стебля *Betula ermanii* в различных экологических условиях: А – в типичных условиях о. Сахалин; В – в условиях Старозаводского сольфатарного поля, влк. Баранского, о. Итуруп.

ep – эпидерма; co – кортекс; pd – феллодерма; pe – перидерма; pl – феллема; tnl – толстостенная феллема; tnpl – тонкостенная феллема

Fig. 2. Periderm of an annual stem *Betula ermanii* in various environmental conditions: А – in typical conditions of Sakhalin Island; В – in extreme field conditions of Starozavodskoye solfatara, Baransky Volcano, Iturup Island.

ep – epidermis; co – cortex; pd – phelloderm; pe – periderm; pl – phellem; tnl – thick-walled phellem; tnpl – thin-walled phellem

Вторичная флоэма однолетнего стебля *Betula ermanii* состоит из члеников ситовидных трубок и клеток спутниц, аксиальной и лучевой паренхимы (рис. 3). Членики ситовидных трубок на поперечном срезе вытянуты в тангентальном направлении, одиночные или собраны в небольшие группы. Расположены членики ситовидных трубок и аксиальная паренхима диффузно. В клетках аксиальной, лучевой и основной паренхимы кортекса откладываются кристаллы оксалата

кальция. Лучи во флоэме гомо- и гетероцеллюлярные, 1–3-рядные.

Ширина вторичной флоэмы у образцов *Betula ermanii* вблизи термальных Голубых озер остается в пределах нормы, а у образцов со Старозаводского сольфатарного поля увеличивается на 16% (см. табл.). Такая же реакция наблюдалась для ширины вторичной флоэмы в коре однолетних стеблей *Toxicodendron orientale* в условиях Верхнедокторских газогидротермальных источников

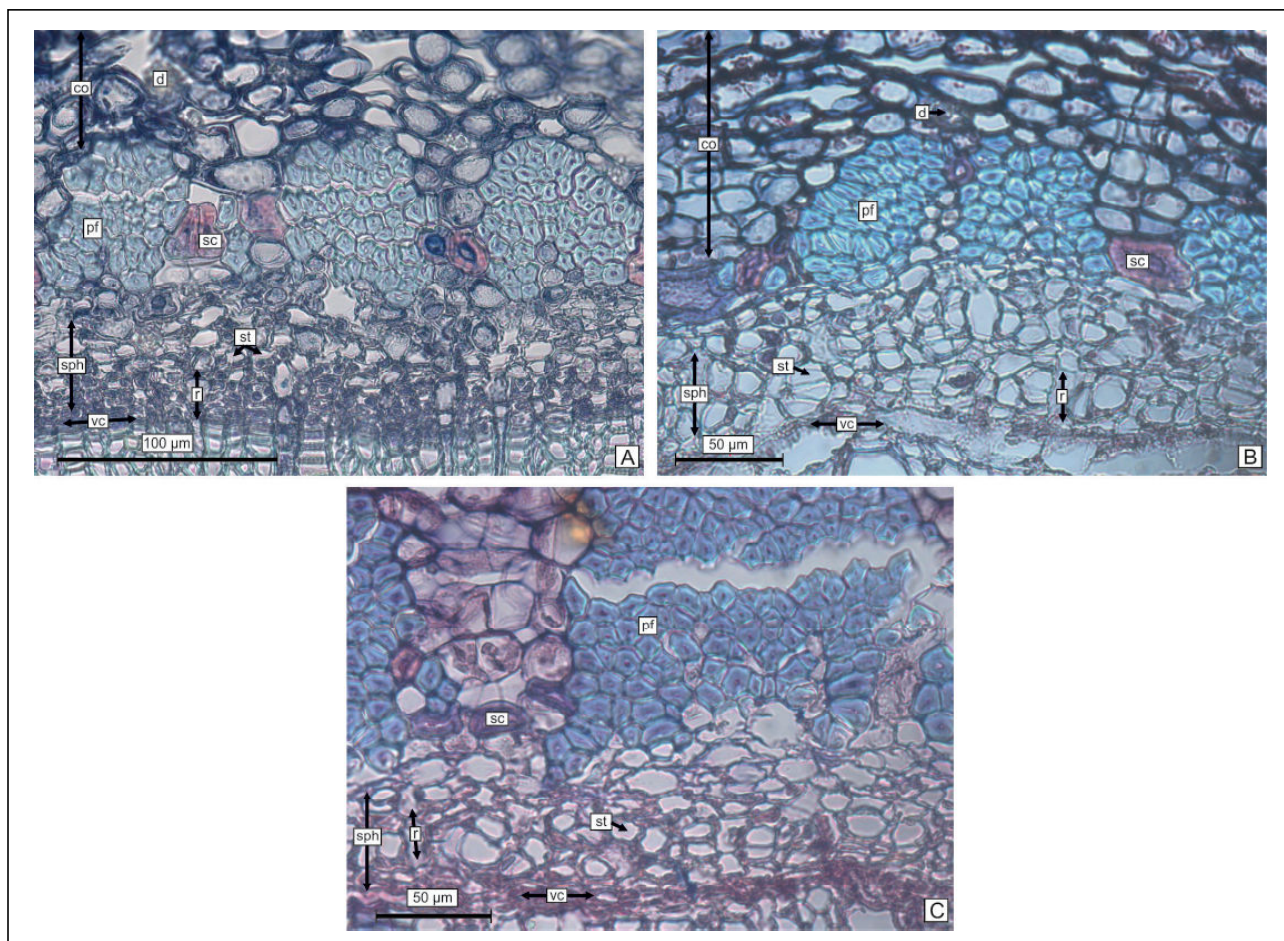


Рис. 3. Вторичная флоэма однолетнего стебля *Betula ermanii* в различных экологических условиях: А – в типичных условиях о. Сахалин; В – в условиях Старозаводского сольфатарного поля, влк. Баранского, о. Итуруп; С – вблизи термальных источников Голубые озера, влк. Баранского, о. Итуруп.

ар – аксиальная паренхима; со – кортекс; d – друза; pf – протофлоэмные волокна; r – луч; sc – склереида; sph – вторичная флоэма; st – ситовидные трубки; vc – камбий

Fig. 3. Secondary phloem of an annual stem *Betula ermanii* in various environmental conditions: A – in typical conditions of Sakhalin Island; B – in extreme conditions of Starozavodskoye solfatara field, Baransky Volcano, Iturup Island; C – in extreme conditions of Golubye ozera hot springs, Baransky Volcano, Iturup Island.

ap – axial parenchyma; co – cortex; d – druse; pf – protofloem fibers; r – ray; sc – sclereids; sph – secondary phloem; st – sieve tube; vc – cambium

влк. Менделеева, о. Кунашир [16, 47]. Тангентальные и радиальные диаметры члеников ситовидных трубок из двух точек сбора на влк. Баранского больше по сравнению с типичными условиями. На сольфатарном поле радиальный диаметр члеников ситовидных трубок увеличивается на 41%, а тангентальный – на 18%; вблизи термальных озер радиальный диаметр увеличивается на 59%; тангентальный – на 34%. Во вторичной флоэме в экстремальных условиях уменьшается общее число флоэмных лучей на 12–15% от нормы [55]. Происходит это уменьшение за счет однорядных флоэмных лучей. Также в условиях экстремального воздействия наблюдается уменьшение длины однорядных флоэмных лучей в тангентальной проекции на 23–27%. Аналогичные изменения (увеличение диаметров члеников ситовидных трубок, уменьшение общего числа и числа однорядных флоэмных лучей) происходят во флоэме однолетних стеблей *Betula ermanii* в условиях Южно-Сахалинского грязевого вулкана [56]. Мы полагаем, что изменения, происходящие во вторичной флоэме, имеют адаптивный характер и обусловлены необходимостью усиления интенсивности функции проведения в условиях высокого засоления субстрата.

Заключение

В ходе исследования определено, что гистологический состав коры однолетнего стебля *Betula ermanii* в экстремальных условиях не отличается от таковой в типичных условиях. Аномальных структур в коре не выявлено.

В результате статистического анализа структурных показателей коры однолетнего стебля *Betula ermanii* в условиях газо-гидротермальных выходов влк. Баранского выявлены параметры, которые в экстремальных условиях изученных местообитаний изменяются в соответствии с нормой. Меньше нормы: удельное число кристаллов в паренхиме кортекса и флоэмы; общее число и число 1-рядных флоэмных лучей. Больше нормы: диаметр члеников ситовидных трубок. Остальные показатели тканей коры однолетнего стебля *Betula ermanii* из исследуемых местообитаний заметно не изменяются либо изменяются только в одном из местообитаний. Ширина феллемы, число клеток феллемы в радиальном ряду, ширина вторичной флоэмы претерпевают изменения в условиях Старозаводского сольфатарного поля, а в условиях термальных Голубых озер по сравнению с нормой изменяется удельная площадь перициклических волокон и склерид.

Структурная реакция молодой коры *Betula ermanii* выражается прежде всего в изменении показателей вторичной флоэмы – параметры члеников ситовидных трубок и лучевой паренхимы. Кроме этого, имеет место уменьшение интенсивности депонирования продуктов обмена в виде кристаллов оксалата кальция. В условиях Старозаводского сольфатарного поля больше мощность покровной ткани, а в условиях термальных Голубых озер больше мощность склеренхимы. Адаптация коры однолетнего стебля *Betula ermanii* к неблагоприятным факторам происходит путем усиления функций защиты и интенсивности проведения.

Работа выполнена в рамках государственного задания ИМГиГ ДВО РАН.

ЛИТЕРАТУРА:

1. Баркалов В.Ю. Флора Курильских островов. Владивосток: Дальнаука, 2009. 468 с.
2. Вацерионова Е.О., Копанина А.В. Особенности структуры молодых стеблей *Spiraea beauverdiana* в условиях сольфатарных полей вулкана кальдеры Головнина, остров Кунашир // Бюллетень Ботанического сада-института ДВО РАН. 2016. Вып. 15. С. 8–10.
3. Власова И.И., Копанина А.В. Особенности пробоподготовки кустарников и кустарничков к структурному анализу // Ботанические чтения: сб. материалов науч. конф. Брест: БрГУ, 2021. С. 31–35.
4. Горышина Т.К. Экология растений: учеб. пособие. М.: Высш. школа, 1979. 368 с.
5. Гришин С.Ю. Излияние лавовых потоков на Камчатке в XX и начале XXI века: масштабы и глубина изменения экосистем // Известия русского географического общества. 2017. № 149 (6). С. 43–59.
6. Гришин С.Ю. Основные тенденции динамики растительности на территории, испытавшей воздействие катастрофического извержения вулкана Безымянный 30 марта 1956 г. (Камчатка) // Известия русского географического общества. 2019. № 151 (5). С. 32–47.
7. Гришин С.Ю., Бурдуковский М.Л., Лазарев А.Г., Комачкова И.В., Перепелкина П.А., Яковлева А.Н. Гибель растительности в результате прохождения пирокластической волны (вулкан Шивелуч, Камчатка, 2010 г.) // Вестник ДВО РАН. 2015. № 2 (180). С. 101–108.
8. Гришин С.Ю., Перепелкина П.А., Бурдуковский М.Л. Начало сукцессий растительности на лавовых потоках Толбачинского

- извержения 2012–2013 гг. (Камчатка) // Экология. 2019. № 3. С. 226–229. DOI: 10.1134/S036705971903003X.
9. Ежкин А.К. Лишайники древесных субстратов в местах проявления сольфатарной активности на южных Курильских островах // Геосистемы переходных зон. 2019. Т. 3, № 2. С. 256–263. DOI: 10.30730/2541-8912.2019.3.2.256-263.
 10. Ерёмин В.М., Копанина А.В. Атлас анатомии коры деревьев, кустарников и лиан Сахалина и Курильских островов. Брест: Полиграфика, 2012. С. 248–250.
 11. Жарков Р.В. Термальные источники южных Курильских островов. Владивосток: Дальнаука, 2014. 378 с.
 12. Жарков Р.В. Термопроявления вулкана Эбеко (о. Парамушир, Курильские острова) и их рекреационно-туристский потенциал // Геосистемы переходных зон. 2020. Т. 4, № 4. С. 514–525. DOI: 10.30730/gtr.2020.4.4.514-525.
 13. Кабанов Н.Е. Каменноберезовые леса в ботанико-географическом и лесоводственном отношении. М.: Наука, 1972. 137 с.
 14. Копанина А.В. Структурные адаптации *Spiraea beauverdiana* (*Rosaceae* Juss.) в экстремальных условиях // Строение, свойства и качество древесины – 2018: материалы VI Междунар. симп. имени Б.Н. Уголева, посвященного 50-летию Регионального Координационного совета по современным проблемам древесиноведения. Новосибирск: СО РАН, 2018. С. 108–111.
 15. Копанина А.В. Структурные особенности коры и древесины *Spiraea beauverdiana* (*Rosaceae*) в экстремальных условиях Арктики и поствулканической активности на Курильских островах // Сибирский лесной журнал. 2019. № 3. С. 52–63.
 16. Копанина А.В. Структурные эколого-анатомические исследования древесных растений на Сахалине и Курильских островах // Вестник Ботанического сада-института ДВО РАН. 2016. № 15 (2). С. 36–38.
 17. Копанина А.В., Вацерионова Е.О. Особенности строения однолетнего стебля спиреи (*P. Spiraea*) под воздействием газогидротерм вулкана Головнина (о. Кунашир, Курильские острова) // Геодинамические процессы и природные катастрофы. Опыт Нефтегорска: Всерос. науч. конф. с междунар. участием: сборник материалов / под ред. Б.В. Левина, О.Н. Лихачевой. Владивосток: Дальнаука, 2015. Т. 2. С. 379–382.
 18. Копанина А.В., Власова И.И., Вацерионова Е.О. Структурные адаптации древесных растений к условиям вулканических ландшафтов Курильских островов // Вестник ДВО РАН. 2017. № 1. С. 88–96.
 19. Копанина А.В., Еремин В.М. Строение коры сем. *Ericaceae* Juss., произрастающих в условиях вулканических микроландшафтов Курильских островов // Структурно-функциональные исследования растений в приложении к актуальным проблемам экологии и эволюции биосферы: тез. докл. науч. чтений памяти проф. А.А. Яценко-Хмелевского (к 100-летию со дня рождения). СПб., 2009. С. 28.
 20. Копанина А.В., Еремин В.М. Структурные особенности коры некоторых кустарников и кустарничков в условиях гидротермальной активности вулканов о. Кунашир (Южные Курильские острова) // Структурные и функциональные отклонения от нормального роста и развития растений под воздействием факторов среды: материалы междунар. конф. Петро-заводск: КарНЦ РАН, 2011. С. 127–131.
 21. Копанина А.В., Еремин В.М. Структурные особенности коры стеблей некоторых представителей арборифлоры о. Кунашир в условиях гидросольфатарной активности вулкана Менделеева // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века: материалы всерос. конф. Ч. I: Структурная ботаника и репродуктивная биология. Петро-заводск, 2008. С. 195–197.
 22. Копанина А.В., Лебедева Е.В., Власова И.И. Особенности восстановления растительности после извержения 1907 г. кальдеры Ксудач на юге Камчатского полуострова // Известия РАН. Серия географическая. 2018. № 6. С. 57–69. DOI: 10.1134/S2587556618060092.
 23. Кораблев А.П., Нешатаева В.Ю. Первичные вулканогенные сукцессии растительности лесного пояса на плато Толбачинский дол (Камчатка) // Известия РАН. Серия биологическая. 2016. № 4. С. 366–376. DOI: 10.7868/S0002332916040056.
 24. Лаверов Н.П. Новейший и современный вулканизм на территории России. М.: Наука, 2005. 604 с.
 25. Манько Ю.И. Вулканизм и динамика растительности // Ботанический журнал. 1980. № 65 (4). С. 457–469.
 26. Манько Ю.И., Сидельников А.Н. Влияние вулканизма на растительность. Владивосток, 1989. 163 с.

27. Минько А.А. Статистический анализ в MS Excel. М.: Вильямс, 2004. 448 с.
28. Некрасов Т.Л., Кораблев А.П. Влияние вулканических пеплопадов на видовое разнообразие сосудистых растений в лиственных лесах Ключевской группы вулканов (Камчатка) // Вестник ТвГУ. Серия «Биология и экология». 2019. № 4 (56). С. 63–72. DOI: 10.26456/vtbio120.
29. Нешатаева В.Ю. Растительность полуострова Камчатка. М., 2009. 537 с.
30. Побережная Т.М., Копанина А.В. Биогеохимические и анатомические особенности растений в местах проявления современного вулканизма // Сибирский экологический журнал. 2011. № 2. С. 285–292.
31. Романюк Ф.А., Дегтерев А.В. Изменение конфигурации береговой линии о. Райкоке после эксплозивного извержения 21–25 июня 2019 г. (Центральные Курильские острова) // Геосистемы переходных зон. 2020. Т. 4, № 3. С. 351–358. DOI: 10.30730/grtz.2020.4.3.351-358.
32. Соколов И.А. Вулканизм и почвообразование (на примере Камчатки). М.: Наука, 1973. 224 с.
33. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы / Р.П. Барыкина, Т.Д. Веселова, А.Г. Девятов и др. М.: МГУ, 2004. 312 с.
34. Судачкова Н.Е. Состояние и перспективы изучения влияния стрессов на древесные растения // Лесоведение. 1998. № 2. С. 3–9.
35. Шемберг М.А. Береза каменная (систематика, география, изменчивость). Новосибирск: Наука, 1986. 175 с.
36. Эверт Р.Ф. Анатомия растений Эзау. Меристемы, клетки и ткани растений: строение, функции и развитие. М.: БИНОМ. Лаборатория знаний, 2016. 600 с.
37. Эсау К. Анатомия растений. М.: Мир, 1969. 585 с.
38. Alfaro Sanchez R., Camarero J.J., Querejeta J.I., Sagra J., Moya D., Rodriguez-Trejo D. Volcanic activity signals in tree-rings at the treeline of the Popocatepetl, Mexico // Dendrochronologia. 2020. Vol. 59. 125663. DOI: 10.1016/j.dendro.2020.125663.
39. Angyalossy V., Evert R., Marcati C., Oskolski A., Terrazas T., Kotina E., Lens F., Cristina M.-V., Angeles G., Machado S., Crivellaro A., Rao K., Junikka L., Nikolaeva N., Baas P. IAWA List of Microscopic Bark Features // IAWA journal. International Association of Wood Anatomists. 2016. Vol. 37. P. 517–615. DOI: 10.1163/22941932-20160151.
40. Battipaglia G., Cherubini P., Saurer M., Siegwolf T.W., Strumia S., Cotrufo F. Volcanic explosive eruptions of the Vesuvio decrease tree-ring growth but not photosynthetic rates in the surrounding forests // Global Change Biology. 2007. Vol. 13. P. 1122–1137. DOI: 10.1111/j.1365-2486.2007.01350.x.
41. Bragin I.V., Chelnokov G.A., Kharitonova N.A. Geochemistry of thermal springs at Baransky volcano, Southern Kuriles (Russia) // Environmental Earth Sciences. 2019. Vol. 78, N 3. P. 79. DOI: 10.1007/s12665-019-8079-5.
42. Carlon Allende T., Macias J.L., Mendoza M.E., Villanueva Diaz J. Evidence of volcanic activity in the growth rings of trees in the Tacana Volcano, Mexico-Guatemala // Canadian Journal of Forest Research. 2020. Vol. 50 (1). P. 65–72.
43. Cruz-Munoz A.R., Rodriguez-Fernandez L., Calva-Vazquez G., Ruvalcaba-Sil J.L. Effects due to Popocatepetl volcano eruptions on the elemental concentrations in tree growth rings // X-Ray Spectrom. 2008. Vol. 37. P. 163–168. DOI: 10.1002/XRS.1057.
44. Del Moral R., Thomason L.A., Wenke A.C., Lozanoff N., Abata M.D. Primary succession trajectories on pumice at Mount St. Helens, Washington // Journal of Vegetation Science. 2012. Vol. 23. P. 73–85. DOI: 10.1111/j.1654.1103.2011.01336.x.
45. Hempson G.P., Midgley J.J., Lawes M.J., Vickers K.J., Kruger L.M. Comparing bark thickness: testing methods with bark – stem data from two South African fire-prone biomes // Journal of Vegetation Science. 2014. Vol. 25. P. 1247–1256. DOI: 10.1111/jvs.12171.
46. Kidd K.R., Varner J.M. Differential relative bark thickness and aboveground growth discriminates fire resistance among hardwood sprouts in the southern Cascades, California // Trees. 2019. Vol. 33. P. 267–277. DOI 10.1007/s00468-018-1775-z.
47. Kopanina A.V., Vlasova I.I. Structural changes of bark of the woody liana *Toxicodendron orientale* Greene (*Anacardiaceae*) in the extreme environments of gashydrothermal volcanic activity // Botanica Pacifica. A journal of plant science and conservation. 2019. Vol. 8 (2). P. 3–17. DOI: 10.17581/bp.2019.08212.
48. Korablev A., Smirnov V., Neshataeva V., Kuzmin I., Nekrasov T. Plant dispersal strategies in primary succession on the Tolbachinsky Dol volcanic Plateau (Russia) // Journal of Vegetation Science. 2020. Vol. 31, N 6. P. 954–966. DOI: 10.1111/jvs.12901.

49. Odhiambo B., Meincken M., Seifert T. The protective role of bark against fire damage: a comparative study on selected introduced and indigenous tree species in the Western Cape, South Africa // *Trees*. 2014. Vol. 28. P. 555–565.
50. Pausas J.G. Bark thickness and fire regime // *Func. Ecology*. 2015. Vol. 29. P. 315–327. DOI: 10.1111/1365-2435.12372.
51. Pausas J.G. Bark thickness and fire regime: another twist // *New Phytologist*. 2017. Vol. 213. P. 13–15.
52. Schweingruber F.H. *Wood Structure and Environment*. Berlin: Springer-Verlag, 2007. 279 p.
53. Shearman T.M., Wang G.G., Ma G.G., Guan S. Patterns of bark growth for juvenile trees of six common hardwood species in the eastern United States and the implications to fire tolerance // *Trees*. 2018. Vol. 32. P. 519–524. DOI: 10.1007/s00468-017-1649-9.
54. Sheppard P.R., Ort M.H., Anderson K.C., Clyne M.A., May E.M. Multiple dendrochronological responses to the eruption of Cinder Cone, Lassen Volcanic National Park, California // *Dendrochronologia*. 2009. Vol. 27 (3). P. 213–221. DOI: 10.1016/j.dendro.2009.09.001.
55. Talskikh A.I., Kopanina A.V., Vlasova I.I. Specific structural features of the bark in annual stems of *Betula ermanii* Cham. exposed to hydrothermal gases and fluids of Baransky volcano, Iturup island // *Plant anatomy: traditions and perspectives: materials of the International Symposium dedicated to the 90 anniversary of prof. Ludmila Ivanovna Lotova*. M.: MAKS Press, 2019. Part 1. P. 241–245.
56. Talskikh A.I., Kopanina A.V., Vlasova I.I. 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*. 2019. Vol. 324 (1). 012033. DOI: 10.1088/1755-1315/324/1/012033.
57. Vlasova I.I., Kopanina A.V. Specific microtechniques for bark tissues of woody plants / *Plant anatomy: traditions and perspectives: materials of the International Symposium dedicated to the 90th anniversary of prof. Lyudmila Ivanovna Lotova*. M.: MAKS Press, 2019. Part 1. P. 274–278.
58. Wang G., Shi S., Wang J.W., Yu Y., Cao S.P., Cheng H. Tensile properties of four types of individual cellulosic fibers // *Wood and Fiber Science*. 2011. Vol. 43 (4). P. 353–364.
- REFERENCES
1. Barkalov V.Yu. *Flora Kuril'skikh ostrovov* (Flora of the Kuril Islands). Vladivostok: Dal'nauka Publ., 2009. 468 p. (In Russ.).
 2. Vazcerionova E.O., Kopanina A.V. The internal structure of the young stems *Spiraea beauverdiana* formed under solfataric fields Golovnin volcano caldera, Kunashir Island. *Byulleten' botanicheskogo sada-instituta DVO RAN*, 2016, no. 15, pp. 8–10. (In Russ.).
 3. Vlasova I.I., Kopanina A.V. Specificity of sample preparation of shrubs and dwarf shrubs for structural analysis, in *Botanicheskie chteniya: sb. materialov nauch. konf.* (Botanical readings: collection of materials of scientific conf.). Brest: BrSU, 2021, pp. 31–35. (In Russ.).
 4. Goryshina T.K. *E'kologiya rastenij* (Plant ecology). Moscow: Vyssh. shkola Publ., 1979. 368 p. (In Russ.).
 5. Grishin S.Yu. Effusing of lava flows in Kamchatka in the XX and beginning of the XXI century: the scale and depth of impact on the ecosystems. *Izvestiya russkogo geograficheskogo obshchestva*, 2017, no. 149 (6), pp. 43–59. (In Russ.).
 6. Grishin S.Yu. The main trends in the dynamics of vegetation on the territory affected by the catastrophic eruption of Bezmyanny volcano on march 30, 1956 (Kamchatka). *Izvestiya russkogo geograficheskogo obshchestva*, 2019, no. 151 (5), pp. 32–47. (In Russ.).
 7. Grishin S.Yu., Burdukovsky M.L., Lazarev A.G., Komachkova I.V., Perepelkina P.A., Yakovleva A.N. Devastation of vegetation as a result of the impact of pyroclastic surge (Shiveluch volcano, Kamchatka, 2010). *Vestnik DVO RAN*, 2015, no. 2 (180), pp. 101–108. (In Russ.).
 8. Grishin S.Y., Perepelkina P.A., Burdukovskii M.L. Beginning of vegetation succession on lava flows from the 2012–2013 eruption of Tolbachik volcano, Kamchatka. *Ekologiya*, 2019, no. 3, pp. 226–229. DOI: 10.1134/S036705971903003X. (In Russ.).
 9. Ezhkin A.K. Lichens of wood substrates in areas of solfataric activity on southern Kuriles. *Geosistemy perekhodnykh zon*, 2019, vol. 3, no. 2, pp. 256–263. DOI: 10.30730/2541-8912.2019.3.2.256-263. (In Russ.).
 10. Eryomin V.M., Kopanina A.V. *Atlas anatomii kory derev'ev, kustarnikov i lian Sakhalina i Kuril'skikh ostrovov* (Atlas of the bark anatomy of trees, shrubs and lianas of Sakhalin and the Kuril

- Islands). Brest: Poligrafika Publ., 2012, pp. 248–250. (In Russ.).
11. Zharkov R.V. *Termal'nye istochniki yuzhnykh Kuril'skikh ostrovov* (Thermal springs of the southern Kuril Islands). Vladivostok: Dal'nauka Publ., 2014. 378 p. (In Russ.).
 12. Zharkov R.V. Thermal fields of the Ebeko volcano (Paramushir Island, Kuril Islands) and their recreational and tourist potential. *Geosistemy perokhodnykh zon*, 2020, vol. 4, no. 4, pp. 514–525. DOI: 10.30730/gtr.2020.4.4.514-525. (In Russ.).
 13. Kabanov N.E. *Kamennoberezovye lesa v botaniko-geograficheskom i lesovodstvennom otnoshenii* (Botanical-geographic and silvicultural aspects of Erman's birch forests). Moscow: Nauka Publ., 1972. 137 p. (In Russ.).
 14. Kopanina A.V. Structural Adaptations of *Spiraea Beauverdiana* (Rosaceae Juss.) in Extreme Conditions, in *Stroenie, svoistva i kachestvo drevesiny – 2018: materialy VI Mezhdunar. simp. imeni B.N. Ugoleva, posvyashchennogo 50-letiyu Regional'nogo Koordinatsionnogo soveta po sovremennym problemam drevesinovedeniya* (Wood Structure, Properties and Quality – 2018: in honor of B.N. Ugolev. Proceedings of The 6-th RCCWS International Symposium dedicated to the 50th anniversary of the Regional Coordinating Council of Wood Science). Novosibirsk: SB RAS, 2018, pp. 108–111. (In Russ.).
 15. Kopanina A.V. Structural features of bark and wood of *Spiraea beauverdiana* (Rosaceae) in the extreme conditions of arctic and volcanic activity on the Kuril Islands. *Sibirskij lesnoj zhurnal*, 2019, no. 3, pp. 52–63. (In Russ.).
 16. Kopanina A.V. Structural ecological and anatomical studies of woody plants in Sakhalin and Kurile Islands. *Vestnik Botanicheskogo sada-instituta DVO RAN*, 2016, no. 15 (2), pp. 36–38. (In Russ.).
 17. Kopanina A.V., Vacerionova E.O. Features of the structure of the annual stem of spirea (*P. Spiraea*) under the influence of gas hydrotherms of the Golovnin volcano (Kunashir Island, Kuril Islands), in *Geodinamicheskie protsessy i prirodnye katastrofy. Opyt Neftegorsk: Vseros. nauch. konf. s mezhdunar. uchastiem: sbornik materialov / pod red. B.V. Levina, O.N. Likhachevoi* (Geodynamic processes and natural disasters. Lesson of Neftegorsk. International scientific conference, B.V. Levina, O.N. Likhacheva, ed.). Vladivostok: Dal'nauka Publ., 2015, pp. 379–382. (In Russ.).
 18. Kopanina A.V., Vlasova I.I., Vacerionova E.O. Structural adaptation of woody plants to volcanic landscapes of the Kuril Islands. *Vestnik DVO RAN*, 2017, no. 1, pp. 88–96. (In Russ.).
 19. Kopanina A.V., Eremin V.M. The structure of the bark of this. Ericaceae Juss growing in the volcanic microlandscapes of the Kuril Islands, in *Strukturno-funkcional'nye issledovaniya rastenij v prilozhenii k aktual'nym problemam jekologii i jevoljucii biosfery: tez. dokl. nauch. chtenij pamjati prof. A.A. Jacenko-Hmelevskogo (k 100-letiju so dnya rozhdeniya)* (Structural and functional studies of plants in application to topical problems of ecology and evolution of the biosphere: abstracts of scientific readings in memory of prof. A.A. Yatsenko-Khmelevsky (to the 100th anniversary of his birth)). Saint Petersburg, 2009, pp. 28. (In Russ.).
 20. Kopanina A.V., Eremin V.M. Anatomy bark of some shrubs and dwarf shrubs growing in the conditions of hydrothermal activity volcanoes of Kunashir Island (Southern Kuril Island), in *Strukturnye i funkcional'nye otkloneniya ot normal'nogo rosta i razvitiya rastenij pod vozdejstviem faktorov sredy: materialy mezhdunar. konf.* (Structural and functional deviations from the normal growth and development of plants under the influence of environmental factors: materials of the international conf.). Petrozavodsk: KarSC RAS, 2011, pp. 127–131. (In Russ.).
 21. Kopanina A.V., Eremin V.M. Structural features of the bark of stems of some representatives of arboriflora about. Kunashir in the conditions of hydrosulfatary activity of Mendeleev volcano, in *Fundamental'nye i prikladnye problemy botaniki v nachale XXI veka: materialy Vseros. konf. Chast' I: Strukturnaya botanika i reproduktivnaya biologiya* (Fundamental and applied problems of botany at the beginning of the XXI century: materials of the All-Russian conference, part I: Structural botany and reproductive biology). Petrozavodsk, 2008, pp. 195–197. (In Russ.).
 22. Kopanina A.V., Lebedeva E.V., Vlasova I.I. Features of vegetation restoration after the eruption of 1907 Ksudach caldera in the south of the Kamchatka Peninsula. *Izvestiya Rossijskoj akademii nauk. Seriya geograficheskaya*, 2018, no. 6, pp. 57–69. DOI: 10.1134/S2587556618060092. (In Russ.).
 23. Korablev A.P., Neshataeva V.Yu. Primary plant successions of forest belt vegetation on the Tolbachinskii dol volcanic plateau (Kamchatka). *Izvestiya RAN. Seriya biologicheskaya*, 2016, no. 4, pp. 366–376. DOI: 10.7868/S0002332916040056. (In Russ.).
 24. Laverov N.P. *Novejshij i sovremennyj vulkanizm*

- na territorii Rossii* (Modern and Holocene Volcanism in Russia). Moscow: Nauka Publ., 2005. 604 p. (In Russ.).
25. Manko Yu.I. Volcanism and vegetation dynamics. *Botanicheskij zhurnal*, 1980, no. 65 (4), pp. 457–469. (In Russ.).
 26. Manko Yu.I., Sidelnikov A.N. *Vliyanie vulkanizma na rastitel'nost'* (The influence of volcanism on vegetation). Vladivostok, 1989. 163 p. (In Russ.).
 27. Minko A.A. *Statisticheskij analiz v MS Excel* (Statistical analysis in MS Excel). Moscow: Vil'yams Publ., 2004. 448 p. (In Russ.).
 28. Nekrasov T.L., Korablev A.P. Impact of volcanic ashfalls on the species diversity of vascular plants in larch forests of the Klyuchevskaya volcano group (Kamchatka). *Vestnik TvGU. Seriya «Biologiya i ekologiiya»*, 2019, no. 4 (56), pp. 63–72. DOI: 10.26456/vtbio120.
 29. Neshataeva V.Ju. *Rastitel'nost' poluostrova Kamchatka* (Vegetation of the Kamchatka Peninsula). Moscow, 2009. 537 p. (In Russ.).
 30. Poberezhnaya T.M., Kopanina A.V. The biogeochemistry and anatomy of plants in areas of recent volcanism. *Sibirskij ekologicheskij zhurnal*, 2011, no. 2, pp. 285–292. (In Russ.).
 31. Romanyuk F.A., Degterev A.V. Transformation of the coastline of Raikoke Island after the explosive eruption on June 21–25, 2019 (Central Kuril Islands). *Geosistemy perekhodnykh zon*, 2020, vol. 4, no. 3, pp. 351–358. DOI:10.30730/gtr.2020.4.3.351-358. (In Russ.).
 32. Sokolov I.A. *Vulkanizm i pochvoobrazovanie (na primere Kamchatki)* (Volcanism and soil formation (on the example of Kamchatka)). Moscow: Nauka Publ., 1973. 224 p. (In Russ.).
 33. *Spravochnik po botanicheskoy mikrotekhnike. Osnovy i metody* (Handbook of Botanical Microengineering. Basics and Methods.), R.P. Barykina, T.D. Veselova, A.G. Devyatov. Moscow: MSU, 2004. 312 p. (In Russ.).
 34. Sudachkova N.E. Status and prospects of studying the effect of stress on woody plants. *Lesovedenie*, 1998, no. 2, pp. 3–9. (In Russ.).
 35. Shemberg M.A. *Bereza kamennaya (sistematika, geografija, izmenchivost')* (Stone birch (taxonomy, geography, variability)). Novosibirsk: Nauka Publ., 1986. 175 p. (In Russ.).
 36. Evert R.F. *Anatomiya rastenij E'zau. Meristemy, kletki i tkani rastenij: stroenie, funkcii i razvitie* (Esau's plant anatomy. Meristems, cells and tissues of the plant body: their structure, function and development). Moscow: BINOM. Knowledge laboratory, 2016. 600 p. (In Russ.).
 37. Esau K. *Anatomiya rastenij* (Plant anatomy). Moscow: Mir Publ., 1969. 585 p. (In Russ.).
 38. Alfaro Sanchez R., Camarero J.J., Querejeta J.I., Sagra J., Moya D., Rodriguez-Trejo D. Volcanic activity signals in tree-rings at the treeline of the Popocatepetl, Mexico. *Dendrochronologia*. 2020, vol. 59, 125663. DOI: 10.1016/j.dendro.2020.125663.
 39. Angyalossy V., Evert R., Marcati C., Oskolski A., Terrazas T., Kotina E., Lens F., Cristina M. V., Angeles G., Machado S., Crivellaro A., Rao K., Junikka L., Nikolaeva N., Baas P. IAWA List of Microscopic Bark Features. *IAWA journal. International Association of Wood Anatomists*, 2016, vol. 37, pp. 517–615. DOI: 10.1163/22941932-20160151.
 40. Battipaglia G., Cherubini P., Saurer M., Siegwolf T.W., Strumia S., Cotrufo F. Volcanic explosive eruptions of the Vesuvio decrease tree-ring growth but not photosynthetic rates in the surrounding forests. *Global Change Biology*, 2007, vol. 13, pp. 1122–1137. DOI: 10.1111/j.1365-2486.2007.01350.x.
 41. Bragin I.V., Chelnokov G.A., Kharitonova N.A. Geochemistry of thermal springs at Baransky volcano, Southern Kuriles (Russia). *Environmental Earth Sciences*, 2019, vol. 78, no. 3, pp. 79. DOI: 10.1007/s12665-019-8079-5.
 42. Carlon Allende T., Macias J.L., Mendoza M.E., Villanueva Diaz J. Evidence of volcanic activity in the growth rings of trees in the Tacana Volcano, Mexico-Guatemala. *Canadian Journal of Forest Research*, 2020, vol. 50 (1), pp.65–72.
 43. Cruz-Munoz A.R., Rodriguez-Fernandez L., Calva-Vazquez G., Ruvalcaba-Sil J.L. Effects due to Popocatepetl volcano eruptions on the elemental concentrations in tree growth rings. *X-Ray Spectrom*, 2008, vol. 37, pp. 163–168. DOI: 10.1002/XRS.1057.
 44. Del Moral R., Thomason L.A., Wenke A.C., Lozanoff N., Abata M.D. Primary succession trajectories on pumice at Mount St. Helens, Washington. *Journal of Vegetation Science*, 2012, vol. 23, pp. 73–85. DOI: 10.1111/j.1654.1103.2011.01336.x.
 45. Hempsom G.P., Midgley J.J., Lawes M.J., Vickers K.J., Kruger L.M. Comparing bark thickness: testing methods with bark – stem data from two South African fire-prone biomes. *Journal of Vegetation Science*, 2014, vol. 25, pp. 1247–1256. DOI: 10.1111/jvs.12171.
 46. Kidd K.R., Varner J.M. Differential relative bark thickness and aboveground growth discriminates

- fire resistance among hardwood sprouts in the southern Cascades, California. *Trees*, 2019, vol. 33, pp. 267–277. DOI 10.1007/s00468-018-1775-z.
47. Kopanina A.V., Vlasova I.I. Structural changes of bark of the woody liana *Toxicodendron orientale* Greene (*Anacardiaceae*) in the extreme environments of gashydrothermal volcanic activity. *Botanica Pacifica. A journal of plant science and conservation*, 2019, vol. 8 (2), pp. 3–17. DOI: 10.17581/bp.2019.08212.
 48. Korablev A., Smirnov V., Neshataeva V., Kuzmin I., Nekrasov T. Plant dispersal strategies in primary succession on the Tolbachinsky Dol volcanic Plateau (Russia). *Journal of Vegetation Science*, 2020, vol. 31, no. 6. pp. 954–966. DOI: 10.1111/jvs.12901.
 49. Odhiambo B., Meincken M., Seifert T. The protective role of bark against fire damage: a comparative study on selected introduced and indigenous tree species in the Western Cape, South Africa. *Trees*, 2014, vol. 28, pp. 555–565.
 50. Pausas J.G. Bark thickness and fire regime. *Func. Ecology*, 2015, vol. 29, pp. 315–327. DOI: 10.1111/1365-2435.12372.
 51. Pausas J.G. Bark thickness and fire regime: another twist. *New Phytologist*, 2017, vol. 213, pp. 13–15.
 52. Schweingruber F.H. *Wood Structure and Environment*. Berlin. Springer-Verlag, 2007. 279 p.
 53. Shearman T.M., Wang G.G., Ma G.G., Guan S. Patterns of bark growth for juvenile trees of six common hardwood species in the eastern United States and the implications to firetolerance. *Trees*, 2018, vol. 32, pp. 519–524. DOI: 10.1007/s00468-017-1649-9.
 54. Sheppard P.R., Ort M.H., Anderson K.C., Clynne M.A., May E.M. Multiple dendrochronological responses to the eruption of Cinder Cone, Lassen Volcanic National Park, California. *Dendrochronologia*, 2009, vol. 27 (3), pp. 213–221. DOI: 10.1016/j.dendro.2009.09.001.
 55. Talskikh A.I., Kopanina A.V., Vlasova I.I. Specific structural features of the bark in annual stems of *Betula ermanii* Cham. exposed to hydrothermal gases and fluids of Baransky volcano, Iturup island. *Plant anatomy: traditions and perspectives: materials of the International Symposium dedicated to the 90 anniversary of prof. Ludmila Ivanovna Lotova*. Moscow: MAKS Press, 2019, Part 1, pp. 241–245.
 56. Talskikh A.I., Kopanina A.V., Vlasova I.I. 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*, 2019, vol. 324 (1), 012033. DOI: 10.1088/1755-1315/324/1/012033.
 57. Vlasova I.I., Kopanina A.V. Specific microtechniques for bark tissues of woody plants. *Plant Anatomy: traditions and perspectives: materials of the International Symposium dedicated to the 90th anniversary of Professor Lyudmila Ivanovna Lotova*. Moscow: MAKS Press, 2019. Part 1, pp. 274–278.
 58. Wang G., Shi S., Wang J.W., Yu Y., Cao S.P., Cheng H. Tensile properties of four types of individual cellulosic fibers. *Wood and Fiber Science*, 2011, vol. 43 (4), pp. 353–364.

STRUCTURAL FEATURES IN THE BARK OF THE ANNUAL STEM BETULA ERMANII CHAM, EXPOSED TO THE BARANSKY VOLCANO HYDROTHERMAL GASES AND FLUIDS

A.I. Talskikh, A.V. Kopanina, I.I. Vlasova

The authors studied structural changes in the tissues of bark of annual stem Betula ermanii Cham. (Betulaceae Gray) under various environmental conditions. They collected the Betula ermanii samples in typical for this species conditions, characteristic of the Sakhalin Island, Krasnaya Mountain, Starozavodsky solfatara field, Baransky Volcano on the island of Iturup, and the Blue Lakes thermal springs area. A comparative quantitative analysis of the anatomical features of bark of annual stem made it possible to identify unidirectional structural changes in the conditions of gas-hydrothermal outcrops of Baransky Volcano, both upward and downward. These parameters include a number of crystals in cortex and phloem parenchyma, sieve tube diameters, the total number of phloem rays and the uniseriate rays' quantity, and the length of uniseriate phloem rays. The rest of bark tissue parameters of annual stem Betula ermanii from the studied habitats either showed no significant change, or changed in only one of the habitats with unfavorable conditions. The phellem width, the number of phellem cells in the radial row, and width of secondary phloem are modified in the Starozavodskoye solfatara field. The specific area of protophloem fibers and sclereids is changed under the conditions of thermal Blue Lakes. Thus, the structural response of annual stem Betula ermanii bark under extreme conditions of gas-hydrothermal springs associates mainly with a change of secondary phloem traits – sieve tubes and ray parenchyma parameters.

Keywords: *Betula ermanii, bark structure, volcanic activity, adaptation.*

Reference: Talskikh A.I., Kopanina A.V., Vlasova I.I. Structural features in the bark of the annual stem Betula Ermanii Cham, exposed to the Baransky volcano hydrothermal gases and fluids. *Regional'nye problemy*, 2022, vol. 25, no. 1, pp. 15–30. (In Russ.). DOI: 10.31433/2618-9593-2022-25-1-16-30.