
**БИОЛОГИЯ
РЕСУРСНЫХ ВИДОВ**

**СТРУКТУРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ КОРЫ *BETULA ERMANII* (BETULACEA)
В ЛАНДШАФТАХ МОРСКИХ ПОБЕРЕЖИЙ И АКТИВНЫХ ВУЛКАНОВ
ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ**

© 2021 г. А. И. Тальских^{1, *}, А. В. Копанина¹, И. И. Власова¹

¹Институт морской геологии и геофизики ДВО РАН (ИМГиГ ДВО РАН), г. Южно-Сахалинск, Россия

*e-mail: anastasiya_talsk@mail.ru

Поступила в редакцию 21.06.2019 г.

После доработки 01.10.2020 г.

Принята к публикации 10.03.2021 г.

Береза каменная *Betula ermanii* Cham. — одна из основных лесобразующих пород Дальнего Востока, приобретающая кустарниковую форму в высокогорьях и на островах. Вид обладает широкой экологической амплитудой. Проанализированы морфологические и анатомические особенности стволов, в том числе коры *B. ermanii*, произрастающей в стрессовых экологических условиях морских побережий Охотского моря, ландшафтов активных магматических и грязевых вулканов Курильских островов, Сахалина и п-ова Камчатка, для которых характерно сильное закисление и засоление субстрата, наличие в приземном слое воздуха оксидов азота, серы, горячих паров воды. В этих условиях у *B. ermanii* выявлено уменьшение диаметров стволов, более позднее и локальное формирование ритидома, уменьшение толщины коры и древесины, уменьшение величины их ежегодного прироста. Отмечено формирование в стрессовых условиях кустарниковой биоморфы *B. ermanii*: увеличение количества скелетных осей, уменьшение высоты растений, искривление и эксцентричность стволов (нарушение радиальной симметрии). Данные настоящего структурного анализа стволов *B. ermanii* в стрессовых условиях демонстрируют, что толщина коры и скорость ее ежегодного прироста могут выступать в качестве функциональных признаков (plant functional trait).

Ключевые слова: *Betula ermanii*, диаметр ствола, толщина коры, структура коры, прирост коры, изменение биоморфы, стрессовые условия, вулканическая активность

DOI: 10.31857/S0033994621020096

Береза Эрмана, или береза каменная *Betula ermanii* Cham., Betulaceae — однодомное, листопадное, анемофильное дерево второй или третьей величины, а у границ своего распространения — крупный кустарник 3–5 м высоты [1]. Деревья *B. ermanii* достигают высоты 20–25 м, при диаметре ствола 50–75 см, реже до 90 см. Максимальный возраст деревьев *B. ermanii* на Камчатке составляет не более 350 лет [2]. В научной литературе до настоящего времени нет устоявшегося мнения о таксономическом статусе *B. ermanii* из-за очень широкой амплитуды изменчивости морфологических признаков этого политипного вида. Одни авторы понимают под *B. ermanii* целую группу видов (*B. ermanii* s.str., *B. paraermanii* V.N.Vassil., *B. ulmifolia* Siebold & Zucc., *B. lanata* (Regel) V.N.Vassil., *B. velutina* V.N.Vassil.) [3, 4], другие тракуют *B. ermanii* как один вид, объединяющий довольно много внутривидовых таксонов [4, 5]. Одной из причин, вносящих много неясного в понимание таксономии березы каменной, является высокая степень межвидовой гибридизации [3, 4, 6].

Ареал *B. ermanii* включает восточное Тихоокеанское побережье Камчатки, Курильских островов и Хоккайдо, все Охотоморское побережье, западное побережье Японского моря и восточное побережье Желтого моря. Произрастание этого вида связано с горными поднятиями в зоне холодного морского климата. Удаленность *B. ermanii* от побережья в различных районах может быть весьма значительной, однако этот вид преимущественно произрастает в бассейнах тихоокеанских рек. Ареал *B. ermanii* ограничен высокими горными хребтами, к числу которых относятся Байкальский и Баргузинский и система хребтов Станового, Джуглжур и др., затем ареал охватывает горные поднятия Камчатки, Сахалина и Курильских о-вов (Итуруп, Кунашир, Шикотан, Расшуа, Ушишир, Кетой, Симушир, Уруп), южной части Хабаровского края и Приморья [3, 7, 8]. От Приморья, с некоторыми примерами, *B. ermanii* достигает гор Кореи. Встречается она на южных Курильских островах и островах Японии: Хоккайдо и Хонсю. Крайняя точка ареала *B. ermanii* на севере доходит до 61°4 с. ш. на юго-восточных отрогах

Корякского нагорья [2]. Южная граница ареала *B. ermanii* проходит в Китае (провинция Хэйлуцзян) и на севере Японии [1, 3, 9].

B. ermanii — одна из основных лесообразующих пород Дальнего Востока, формирует как самостоятельные, так и смешанные леса в горах и предгорьях. *B. ermanii* участвует в составе еловых (из *Picea ajanensis* Fisch. ex Carriere), елово-пихтовых, пихтовых (из *Abies nephrolepis* (Trautv. ex Maxim.) Maxim., *Abies sachalinensis* (F.Schmidt) Mast.), лиственничных лесов (из *Larix dahurica* Turcz. ex Trautv. и *Larix kurilensis* Mayr), а на юге в составе хвойно-широколиственных (из *Picea ajanensis*, *Picea glehnii* (F.Schmidt) Voss, *Abies sachalinensis*, *Kalopanax septemlobum* (Thunb.) Koidz., *Ulmus propinqua* Koidz. и др.), кедрово-широколиственных лесов (из *Pinus koraiensis* Siebold & Zucc., *Abies holophylla* Maxim., *Acer* L., *Quercus* L. и др.) и кедрово-еловых лесов (из *Pinus koraiensis*, *Picea ajanensis*, *Picea koraiensis* Nakai) [7, 10, 11]. Кроме того, на морских побережьях и в высокогорьях *B. ermanii* формирует кустарниковые заросли — ерники [7]. В сообществах *B. ermanii* является мощным эдификатором, даже при сравнительно небольшой сомкнутости крон (в среднем 0.5) [12]. *B. ermanii* — единственная древесная порода, которая растет у верхнего предела лесной растительности в пределах всего ареала: в основном это заросли кустарников, которые составляют субальпийский и альпийский пояса растительности [3].

На Сахалине *B. ermanii* встречается на морских побережьях и поднимается в горы до высот 850—950 м над ур. моря. [13]. На Курильских о-вах высотные пределы каменноберезовых сообществ ниже, чем на Сахалине и уменьшаются с продвижением на север гряды. Так, на о-ве Кунашир верхняя граница доходит до 500 м над ур. моря, на о-ве Итуруп — до 600—700 м, на о-ве Уруп до 200—250 м [7, 10]. Каменноберезняки на островах представлены 4 группами ассоциаций — кустарниковыми, травяными, кедровостланиковыми и бамбучниковыми с участием неморальных кустарников [7, 14].

Жизненная форма *B. ermanii* не является видо-специфичной и зависит, главным образом, от условий местообитания. *B. ermanii* малотребовательна к почвам, хотя предпочитает более богатые, на которых лучше растет, и избегает мерзлотные [3]. На сравнительно плодородных почвах *B. ermanii* обычно является деревом первой величины с прямым и малосбежистым стволом. В худших эдафических условиях (на каменистых россыпях, на скалах, обращенных к морю и т.д.) она представляет собой уже дерево третьей величины, небольшое деревце и кустарник [3, 7].

Каменноберезовые леса играют важнейшую экологическую роль и имеют хозяйственное значение. Являясь самой распространенной древес-

ной формацией в горных ландшафтах Восточной Сибири и Дальнего Востока, каменноберезняки защищают почву от эрозии, переводя поверхностный сток во внутрпочвенный и предотвращают возникновение снежных лавин. Древостои, расположенные в верховьях водосборов по берегам рек, выполняют берегоукрепительные функции. Леса из *B. ermanii* положительно влияют на мезоклиматические условия, снижая скорость штормовых ветров, конденсируя холодные морские туманы, способствуя равномерному распределению снежного покрова, уменьшая амплитуды экстремальных температур воздуха, улучшая температурный режим почв. *B. ermanii* хорошо переносит повышенное содержание в воздухе сернистых газов и погребение почв вулканическими пеплами [2]. В связи с этим она весьма перспективна в озеленении городской среды.

В границах своего ареала на Камчатке, Сахалине и Курильских островах *B. ermanii* довольно массово произрастает в ландшафтах, трансформированных современной вулканической деятельностью. Вулканическая и поствулканическая активность служит причиной рельефообразующих процессов, придает специфику геохимическим процессам, оказывает влияние на прозрачность и состав атмосферы и выступает в качестве одного из основных факторов почвообразования [15]. Специфические экологические условия, формирующиеся под влиянием активных вулканов, способствуют формированию различных адаптивных механизмов у растений, обеспечивающих приспособление их жизненных процессов к особым условиям обитания, а также внедрению в биогеоценозы новых видов, более приспособленных к существованию к этой обстановке [15, 16].

Магматические вулканы глубоко преобразуют ландшафтную обстановку: лавовые потоки и выбросы огромного количества газов и пирокластического материала (пепел, лапilli, бомбы, шлаки) при извержении уничтожают растительность; фумарольная и газогидротермальная деятельность за счет выделения летучих оксидов азота, серы, горячих паров воды и других веществ, сильного закисления и засоления субстрата, повышенных температур в приземном слое воздуха вызывают гибель растений и формирование специфических растительных сообществ [15]. В пределах ареала *B. ermanii* грязевые вулканы представлены только на Сахалине. В целом они сходны с магматическими, но на дневную поверхность изливаются разжиженные осадочные породы (сопочные брекчии) и выделяются углеводородные газы [17]. Субстрат одного из крупных грязевых вулканов — Южно-Сахалинского грязевого вулкана характеризуется щелочностью с содовым засолением, наличием редкоземельных и тяжелых металлов [18]. В настоящее время в наибольшей степени изучено восстановление растительности

в ходе первичной экологической сукцессии в результате различных проявлений вулканической и поствулканической активности на п-ове Камчатка [15, 19–27].

Среди факторов, определяющих экстремальный характер природных условий на островных территориях произрастания *B. ermanii*, следует отметить влияние холодных водных масс Охотского моря и Тихого океана. Растительность холодных морских побережий формируется в условиях засоления субстрата и воздуха, а также под воздействием ряда механических факторов, таких как ветер, затопление, нестабильность почв. Ветер в условиях побережий холодных морей играет существенную роль в формировании условий жизни растений, кроме механических повреждений он оказывает формообразующее действие, нарушая нормальный рост деревьев, определяя наклон ствола, формируя однобокость кроны или плоскую, так называемую флагообразную крону [28].

В современной литературе значительное число работ посвящено изучению структурной реакции вторичной ксилемы на действие лимитирующих природных факторов [29–34]. Ряд работ характеризует влияние вулканической активности на структуру годичных колец древесины [29, 35–38]. В области экологической анатомии коры, и, в частности, вторичной флоэмы, публикаций гораздо меньше [39–41]. Небольшое число современных исследований посвящено изучению структурной реакции коры древесных растений на последствия пожаров [42–47] и на стрессовые условия вулканических ландшафтов [48–54]. Кора древесного растения в разных его возрастных состояниях представляет собой высокоспециализированный комплекс клеток и тканей, выполняющих защитную, транспортную, ассимиляционную, синтетическую и запасающую функции, что характеризует ее как физиологически активную и “отзывчивую” на воздействие экологических факторов [55]. В связи с этим, этот комплекс тканей древесного растения является очень информативным в отношении отклика на экологические условия. Одним из самых изучаемых признаков коры является ее толщина (ширина) и ряд расчетных показателей, связывающих ее с размером ствола, приростом древесины и возрастом растения. Наибольшее число исследований в современной литературе связано с оценкой структурной реакции древесных растений на регулярные пожары на основе анализа параметров ширины коры [44–47, 56–59].

Целью настоящего исследования является изучение изменений строения и толщины (ширины) коры *B. ermanii* в контрастных экологических условиях на о. Сахалин, Курильских о-вах и п-ове Камчатка, обусловленных влиянием холодного моря и современной вулканической деятельностью.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал был получен в ходе полевых работ, проводившихся с 2015 по 2018 гг. в приморских и вулканических ландшафтах Сахалина, Курильских о-вов (о-в Уруп, о-в Итуруп) и п-ова Камчатка. Образцы *B. ermanii* были собраны в различных ландшафтных условиях (рис. 1а–д). В качестве типичных (нормальных) условий произрастания *B. ermanii* рассматривался пихтово-каменноберезовый кустарниково-разнотравный фитоценоз (*Abies sachalinensis* + *Betula ermanii*–*Euonymus sachalinensis* + *Ribes latifolium* + *Ribes pallidiflorum* + *Carex pallida* + *Gymnocarpium dryopteris* + *Heraclium lanatum*), описанный на Сусунайском хребте, г. Красная (о-в Сахалин) (рис. 1а). В приморских ландшафтах описан разнотравно-полынно-клеверный луг с крупными кустарниками (*Artemisia montana* + *Trifolium pacificum* + *Anemonastrum villosissimum*) на Охотском побережье о-ва Уруп. На Южно-Сахалинском грязевом вулкане описаны: березово-ольховый бамбучниково-высокотравный лес (*Betula ermanii* + *Betula platyphylla* + *Alnus hirsuta*–*Sasa kurilensis* + *Cacalia robusta* + *Senecio cannabifolius* + *Filipendula camtschatica*) на юго-западной границе современного эруптивного центра вулкана (рис. 1b) и березово-ольхово-ивовый высокотравный лес (*Betula ermanii* + *Betula platyphylla* + *Alnus hirsuta*–*Filipendula camtschatica* + *Petasites amplus* + *Cacalia robusta* + *Senecio cannabifolius* + *Aster glehnii*) на его северной границе. В ландшафтах магматических вулканов Курильских о-вов описаны сообщества на вулкане Баранского (о-в Итуруп): каменноберезняк с листовницей бамбучниковый (*Betula ermanii* + *Larix gmelinii*–*Sasa kurilensis*) вблизи термальных выходов “Голубые озера”; каменноберезняк бамбучниковый (*Betula ermanii*–*Sasa kurilensis*) на Старозаводском сольфатарном поле (рис. 1c). На п-ове Камчатка в кальдере вулкана Ксудач описано ивково-рододендрово-остролодочниково-лишайниковое сообщество (*Salix arctica* + *Rhododendron aureum* + *Rhododendron camtschaticum* + *Oxytropis kamtschatica*) с участием *B. ermanii* (рис. 1d), сформированное на ювенильных пемзах извержения 1907 г., образовавшего внутри-кальдерный вулканический конус Штюбеля.

В исследуемых сообществах с участием *B. ermanii* проведены рекогносцировочные геоботанические работы по существующим методическим рекомендациям [60, 61]. Краткие геоботанические описания и отбор образцов *B. ermanii* были выполнены на пробных площадях размером 10 × 10 м в луговых сообществах и 20 × 20 м в лесных сообществах. В границах пробных площадей у деревьев *B. ermanii* определены следующие признаки: жизненная форма, степень повреждение кроны, наличие корки и ее морфологическая структура, диаметр ствола. Для каждого признака



Рис. 1. *Betula ermanii* в различных местообитаниях на Дальнем Востоке:

a – пихтово-каменноберезовый кустарниково-разнотравный лес, г. Красная, о-в Сахалин; *b* – березово-ольховый бамбучниково-высокотравный лес (на фото, в том числе, *Betula platyphylla* Sukacz.), Южно-Сахалинский грязевой вулкан, о-в Сахалин; *c* – каменноберезовый бамбучниковый лес, Старозаводское сольфатарное поле, вулкан Баранского, о-в Итуруп; *d* – ивково-рододендрово-остролодочниково-лишайниковое сообщество (в основном *Salix arctica*, *Rhododendron camtschaticum*, *Oxytropis kamtschatica*), кальдера вулкана Ксудач, п-ов Камчатка.

Fig. 1. *Betula ermanii* in different habitats of the Far East:

a – *Abies sachalinensis* + *Betula ermanii* – *Euonymus sachalinensis* + *Ribes latifolium* + *Ribes pallidiflorum* + *Carex pallida* + *Gymnocarpium dryopteris* + *Heracleum lanatum* forest, Krasnaya Mountain, Sakhalin Island; *b* – *Betula ermanii* + *Betula platyphylla* + *Alnus hirsuta* – *Sasa kurilensis* + *Cacalia robusta* + *Senecio cannabifolius* + *Filipendula camtschatica* forest, Yuzhno-Sakhalinsky mud volcano, Sakhalin Island; *c* – *Betula ermanii* – *Sasa kurilensis* forest, Starozavodskoye solfatara field, Baransky Volcano, Iturup Island; *d* – *Salix arctica* + *Rhododendron aureum* + *Rhododendron camtschaticum* + *Oxytropis kamtschatica* community with *B. ermanii*, Ksudach caldera, Kamchatka Peninsula.

было выполнено 30 измерений. Высоту деревьев *B. ermanii* измеряли при помощи маятникового высотомера Макарова, диаметр стволов – мерной вилкой. Степень повреждения крон оценивали, вычисляя процент поврежденных скелетных (крупных) ветвей от общего числа таких ветвей в кроне.

В каждом местообитании для структурного анализа коры были выбраны 3 модельных дерева *B. ermanii*. На спилах стволов этих деревьев в лаборатории определяли возраст, толщину (ширину) коры, ширину древесины по радиусу от сердцевинны до камбия. По каждому признаку было сделано 30 измерений. Возраст деревьев определяли подсчетом годовых колец древесины на спилах стволов модельных деревьев на высоте 0.5 м от уровня почвы. Для структурного анализа стволов *B. ermanii* использовали несколько показателей, применяя как собственные методические подходы, так и подходы, предложенные в последних исследованиях по оценке реакции древесных растений на различные виды стресса на основе данных о толщине коры и возрасте стебля [57, 59].

Для расчета средней величины прироста коры в год (BGR) нами использована следующая формула:

$$BGR = BT/SA,$$

где BT (bark thickness) – толщина коры; SA (stem age) – возраст стебля (ствола) или возраст дерева.

Для расчета относительной толщины коры (RBT) использована формула [57, 59]:

$$RBT = BT/Bol,$$

где BT (bark thickness) – толщина коры; Bol – внутренний диаметр стебля (bole diameter), т.е. диаметр стебля за вычетом двух размеров толщины коры.

Для расчета среднего годового прироста внутренней части стебля (BolG) использована формула [57, 59]:

$$BolG = Bol/SA,$$

где Bol – внутренний диаметр стебля, т.е. диаметр стебля за вычетом двух размеров толщины коры; SA (stem age) – возраст стебля (ствола) или возраст дерева.

Для расчета среднего прироста древесины в год (WGR) нами использована следующая формула:

$$WGR = WT/SA,$$

где WT (wood thickness) – толщина древесины; SA (stem age) – возраст стебля (ствола) или возраст дерева.

Для расчета коэффициента эксцентricности (CE) стволов, т.е. нарушения радиальной симметрии, нами предложена следующая формула:

$$CE = SRMin/SRMax,$$

где SRMin – минимальный радиус стебля; SRMax – максимальный радиус стебля.

Статистическая обработка количественных параметров была выполнена в Excel 2016 [62, 63]. В каждом местообитании для всех количественных параметров рассчитаны среднее значение, среднеквадратичная ошибка и доверительный интервал. Доверительный интервал вычислялся с помощью *t*-распределения Стьюдента для $P < 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Структурные изменения коры B. ermanii с возрастом

Кора *B. ermanii* в ходе становления ее жизненной формы как дерева или крупного кустарника существенно преобразуется как по составу тканей, так и по толщине [48]. В однолетнем стебле *B. ermanii* к концу вегетационного периода кора состоит из следующих тканей: перидерма, кортекс, первичные механические элементы и проводящая вторичная флоэма (проводящая флоэма) [64] (табл. 1, рис. 2а). В молодой коре 1–5 летних растений ширина проводящей флоэмы имеет близкие значения. С возрастом, за счет работы камбия, феллогена и дилатации паренхимных тканей толщина коры у *B. ermanii* увеличивается почти в 10 раз (табл. 1). В коре накапливаются непроводящая флоэма и перидерма. Ширина проводящей флоэмы в период от 5 до 27–30 лет увеличивается двукратно (табл. 1). Ткани первичного происхождения длительно сохраняются в коре. В коре 27–30-летних деревьев присутствует кортекс, можно различить первичные механические элементы.

В возрасте более 55–60 лет кора *B. ermanii* имеет следующий тканевый состав по направлению к центру стебля: перидерма или фрагменты ритидома (корки), непроводящая флоэма, в которой основной объем (80–85%) занимает дилатированная и склерифицированная зона, и проводящая флоэма, не содержащая механических элементов (рис. 2б). Широкая зона проводящей флоэмы также вносит свой вклад в увеличение толщины коры (табл. 1). К 60 годам в коре феллоген закладывается в более глубоких слоях непроводящей флоэмы на обширных частях ствола, тем самым формируя ритидом. В типичных для *B. ermanii* экологических условиях у особей в возрасте 50–60 лет у комля ствола образуется грубо трещиноватая корка (рис. 3б).

Таблица 1. Возрастные изменения тканей коры *Betula ermanii* в типичных условиях произрастания (пихтово-каменноберезовый кустарниково-разнотравный фитоценоз, о. Сахалин)
Table 1. Age-related changes in bark traits of *Betula ermanii* in typical growing conditions (*Abies sachalinensis* + *Betula ermanii*—*Euonymus sachalinensis* + *Ribes latifolium* + *Ribes pallidiflorum* + *Carex pallida* + *Gymnocarpium dryopteris* + *Heracleum lanatum*, Sakhalin Island)

Возраст стебля Stem age / Показатели, единицы Traits, units	1 год 1 year			5 лет 5 years				
	1 особь specimen 1	2 особь specimen 2	3 особь Specimen 3	усредненные значения averaged values	1 особь specimen 1	2 особь specimen 2	3 особь specimen 3	усредненные значения averaged values
Толщина (ширина коры, мкм Bark thickness, μm	348.2 ± 10.43/28.93 (300.4–402.1)	358.4 ± 10.59/36.47 (284.2–438.4)	357.0 ± 13.77/47.43 (279.9–460.2)	355.4 ± 6.88/39.32 (279.9–460.2)	440.0 ± 18.85/28.06 (402.0–478.3)	439.9 ± 15.14/22.54 (406.6–482.7)	433.7 ± 25.95/38.62 (408.7–546.3)	438.7 ± 10.74/29.79 (402.0–546.3)
Ширина перидермы*, мкм Periderm width, μm	96.7 ± 3.49/9.67 (77.7–119.8)	98.6 ± 3.85/13.26 (76.6–132.3)	98.8 ± 3.18/10.95 (76.9–127.7)	98.2 ± 2.02/11.53 (76.6–132.3)	55.3 ± 3.90/5.81 (49.0–67.4)	52.27 ± 4.81/7.17 (42.8–67.7)	51.7 ± 4.30/6.40 (44.1–66.2)	53.3 ± 2.32/6.44 (42.8–67.7)
Ширина вторичной флоэмы, мкм Secondary phloem width, μm	37.6 ± 2.34/6.49 (21.6–49.2)	42.2 ± 2.03/5.54 (31.8–56.3)	44.3 ± 1.57/4.36 (37.2–53.4)	41.4 ± 1.24/6.12 (21.6–56.3)	192.9 ± 12.62/18.78 (156.9–219.7)	195.6 ± 8.16/12.14 (175.1–223.95)	192.9 ± 12.73/18.94 (167.2–236.2)	194.0 ± 6.01/16.67 (156.9–236.2)
Ширина непроводящей флоэмы, мкм Nonconducting phloem width, μm	—	—	—	—	147.1 ± 7.79/11.60 (126.4–160.8)	152.9 ± 8.61/12.81 (131.3–171.6)	151.6 ± 10.46/18.94 (129.7–190.3)	150.7 ± 4.84/13.41 (126.4–190.3)
Ширина проводящей флоэмы, мкм Conducting phloem width, μm	37.6 ± 2.34/6.49 (21.6–49.2)	42.2 ± 2.03/5.54 (31.8–56.3)	44.3 ± 1.57/4.36 (37.2–53.4)	41.4 ± 1.24/6.12 (21.6–56.3)	45.2 ± 5.77/8.58 (33.4–57.0)	43.5 ± 4.39/6.54 (34.7–55.4)	41.3 ± 3.88/5.77 (29.6–50.9)	43.4 ± 2.58/7.14 (29.6–57.0)
			27–30 лет 27–30 years				60–70 лет 60–70 years	
Ширина коры, мкм Bark width, μm	2490.5 ± 61.37/115.18 (2236.6–2698.6)	2559.9 ± 46.70/87.65 (2373.6–2735.3)	2583.8 ± 59.53/111.73 (2444.4–2767.2)	2545.0 ± 32.86/111.93 (2236.6–2767.2)	3749.8 ± 76.81/164.12 (3286.1–4018.3)	4309.6 ± 116.42/218.49 (3992.4–4715.8)	3911.2 ± 157.80/188.75 (3712.8–4147.5)	3982.7 ± 96.29/316.70 (3286.1–4715.8)
Ширина перидермы*, мкм Periderm width, μm	69.2 ± 11.30/16.82 (51.2–104.4)	60.3 ± 9.42/14.02 (46.1–92.2)	56.2 ± 5.08/7.56 (42.7–64.9)	61.9 ± 5.16/14.30 (42.7–104.4)	519.8 ± 23.59/32.99 (471.8–581.9)	331.9 ± 143.49/200.59 (111.5–593.1)	413.3 ± 129.93/181.62 (147.4–581.9)	425.8 ± 79.51/169.89 (111.5–593.1)
Ширина вторичной флоэмы, мкм Secondary phloem width, μm	2132.1 ± 86.98/163.22 (1897.2–2464.9)	2202.9 ± 62.38/117.07 (1988.7–2292.2)	2283.7 ± 68.79/124.22 (2117.8–2495.3)	2204.6 ± 43.27/147.37 (1897.2–2495.3)	3323.9 ± 61.43/131.27 (3135.9–3606.3)	4283.8 ± 117.43/220.38 (3907.2–4680.5)	3871.7 ± 144.11/172.37 (3704.6–4101.3)	3772.6 ± 143.28/471.27 (3135.9–4680.5)
Ширина непроводящей флоэмы, мкм Nonconducting phloem width, μm	2011.9 ± 63.39/118.96 (1825.6–2193.2)	2135.3 ± 58.26/109.32 (1946.9–2403.1)	2202.9 ± 64.15/115.83 (1988.3–2362.6)	2114.9 ± 40.42/137.68 (1825.6–2403.1)	3233.9 ± 61.37/131.12 (3027.6–3515.0)	4163.6 ± 114.88/215.59 (3794.8–4540.2)	3770.2 ± 146.21/174.892 (3598.2–3998.8)	3669.5 ± 139.24/457.99 (3027.6–4540.2)
Ширина проводящей флоэмы, мкм Conducting phloem width, μm	76.9 ± 4.86/9.12 (64.1–92.3)	83.5 ± 6.46/12.11 (66.3–104.7)	109.1 ± 5.50/9.94 (92.4–126.8)	89.4 ± 5.06/17.25 (64.1–126.8)	95.4 ± 5.58/15.48 (68.9–124.7)	117.6 ± 4.38/12.15 (93.2–139.7)	107.8 ± 4.03/12.78 (85.1–136.5)	107.0 ± 3.08/15.93 (68.9–139.7)

Примечание. * — со второго срока указана ширина сохраняющейся (не отслаивающейся) перидермы; средняя арифметическая величина ± границы для математического ожидания /среднеквадратичная ошибка средних значений (минимальная величина—максимальная величина).

Note. * — since the second term, the width of the surviving (not exfoliating) periderm is indicated; arithmetical mean ± bounds of expected values/standard error of the mean (minimum value—maximum value).

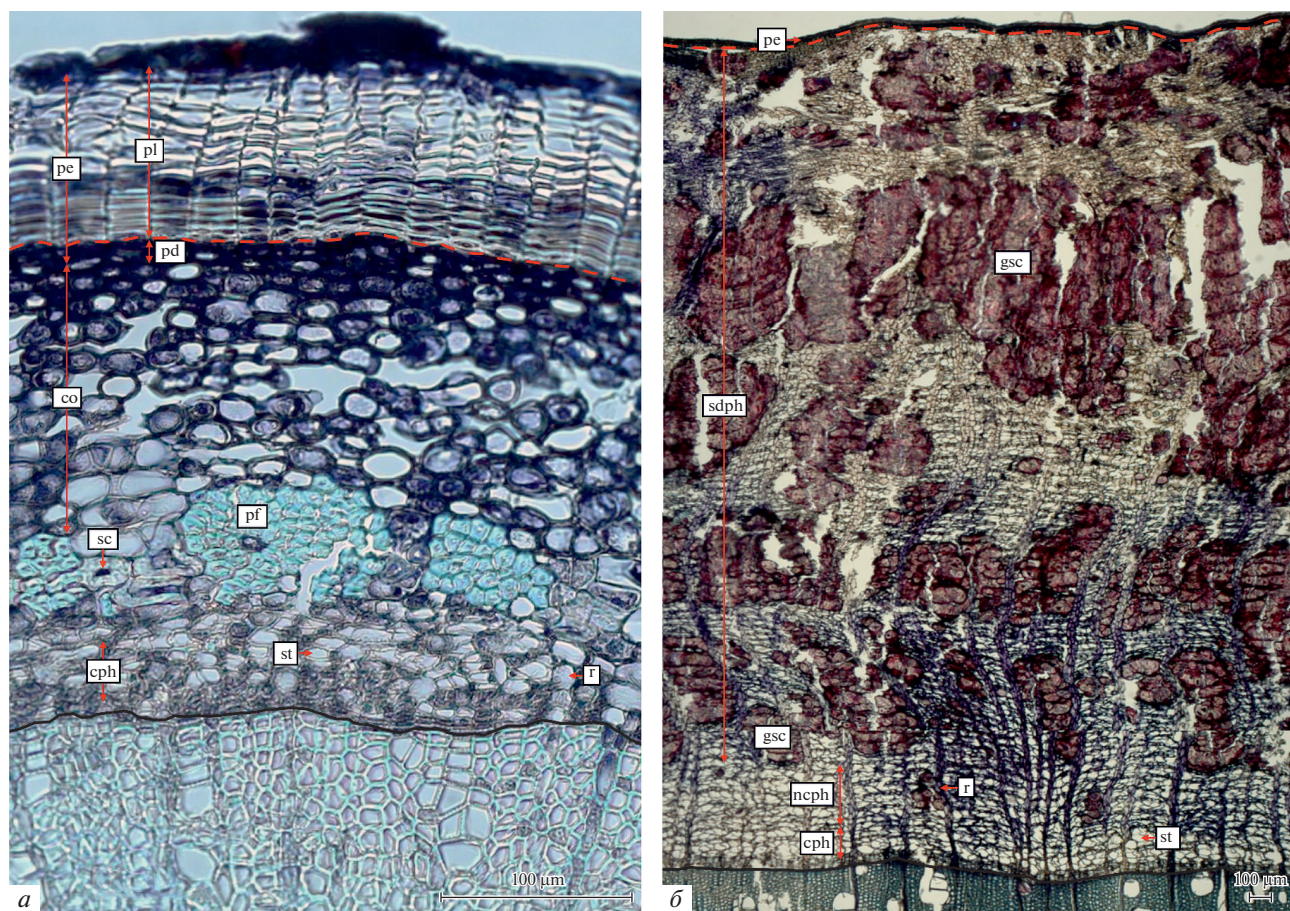


Рис. 2. Внутренняя структура коры *Betula ermanii*:

a – поперечный срез коры однолетнего стебля перед зимним покоем, *b* – поперечный срез коры ствола перед зимним покоем; *co* – кортекс, *cph* – проводящая флоэма, *gsc* – склереидные группы, *ncph* – непроводящая флоэма, *pd* – феллодерма, *pe* – перидерма, *pf* – протофлоэмные волокна, *pl* – феллема, *r* – флоэмные лучи, *sc* – склереиды, *sdph* – склерифицированная дилатированная непроводящая флоэма, *st* – ситовидные трубки; черная линия – камбиальная зона; красная пунктирная линия – феллоген.

Fig. 2. *Betula ermanii* bark structure:

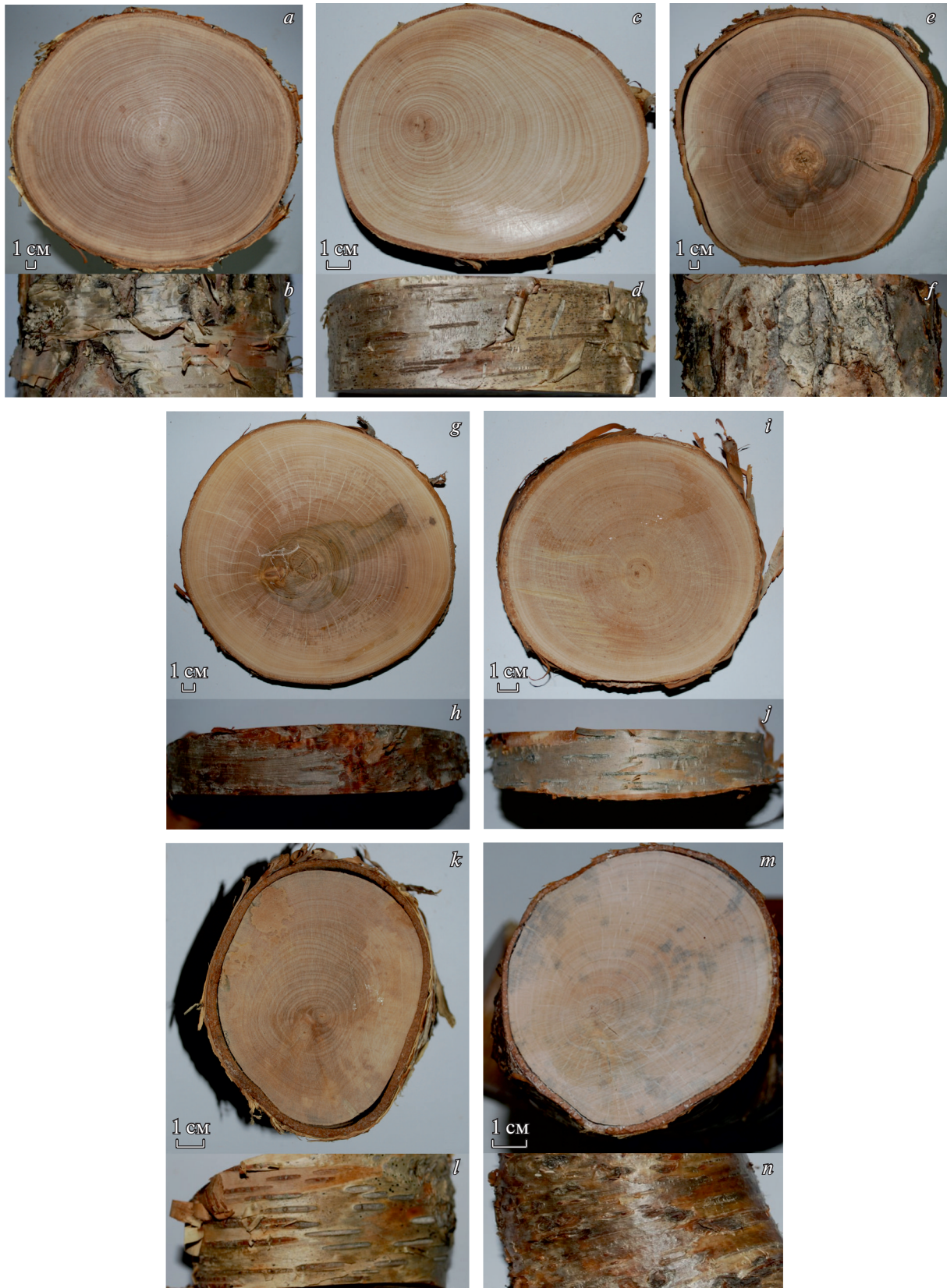
a – cross section of the annual stem bark before dormancy; *b* – cross section of the stem bark before dormancy; *co* – cortex, *cph* – conducting phloem, *gsc* – sclereid groups, *ncph* – nonconducting phloem, *pd* – phelloderm, *pe* – periderm, *pf* – protofloem fibers, *pl* – phellem, *r* – phloem rays, *sc* – sclereids, *sdph* – sclerified and dilated nonconducting phloem, *st* – sieve tubes; black line – cambial zone; red dashed line – phellogen.

Рис. 3. Спили стволов и стволиков *Betula ermanii* в различных местообитаниях на Дальнем Востоке:

a – спил, о. Сахалин, г. Красная, Сусунайский хребт (фоновые условия); *b* – поверхность ствола, о. Сахалин, г. Красная, Сусунайский хребт (фоновые условия); *c* – спил, о. Сахалин, Южно-Сахалинский грязевой вулкан (юго-западная граница грязевого поля); *d* – поверхность ствола, о. Сахалин, Южно-Сахалинский грязевой вулкан (юго-западная граница грязевого поля); *e* – спил, о. Сахалин, Южно-Сахалинский грязевой вулкан (на северной границе грязевого поля); *f* – поверхность ствола, о. Сахалин, Южно-Сахалинский грязевой вулкан (на северной границе грязевого поля); *g* – спил, о. Итуруп, вулкан Баранского, Старозаводское сольфатарное поле; *h* – поверхность ствола, о. Итуруп, вулкан Баранского, Старозаводское сольфатарное поле; *i* – спил, термальные Голубые Озера, вулкан Баранского, о-в Итуруп; *j* – поверхность ствола, термальные Голубые Озера, вулкан Баранского, о-в Итуруп; *k* – спил, о. Уруп, Охотское побережье бух. Наталии, м. Ирина; *l* – поверхность ствола, о. Уруп, Охотское побережье бух. Наталии, м. Ирина; *m* – спил, п-ов Камчатка, вулкан Ксудач, кальдера Штюбеля.; *n* – поверхность ствола, п-ов Камчатка, вулкан Ксудач, кальдера Штюбеля.

Fig. 3. Stem and stem sections of *Betula ermanii* from various habitats of the Far East:

a – saw cut of the stem, Sakhalin Island, Krasnaya Mountain, Susunaisky Ridge (typical habitat); *b* – surface of the stem, Sakhalin Island, Krasnaya Mountain, Susunaisky Ridge (typical habitat); *c* – saw cut of the stem, Sakhalin Island, Yuzhno-Sakhalinsky mud volcano (south-western boundary of the mud field); *d* – surface of the stem, Sakhalin Island, Yuzhno-Sakhalinsky mud volcano (south-western boundary of the mud field); *e* – saw cut of the stem, Sakhalin Island, Yuzhno-Sakhalinsky mud volcano (northern boundary of the mud field); *f* – surface of the stem, Sakhalin Island, Yuzhno-Sakhalinsky mud volcano (northern boundary of the mud field); *g* – saw cut of the stem, Iturup Island, Baransky Volcano, Starozavodskoye solfatara field; *h* – surface of the stem, Iturup Island, Baransky Volcano, Starozavodskoye solfatara field; *i* – saw cut of the stem, Iturup Island, Baransky Volcano, Goluboye Ozero hot springs; *j* – surface of the stem, Iturup Island, Baransky Volcano, Goluboye Ozero hot springs; *k* – saw cut of the stem, Urup Island, sea of Okhotsk coast, Natalia Bay, Irina Cape; *l* – surface of the stem, Urup Island, sea of Okhotsk coast, Natalia Bay, Irina Cape; *m* – saw cut of the stem, Kamchatka Peninsula, Shtyubel Volcano, Ksudach caldera; *n* – surface of the stem, Kamchatka Peninsula, Shtyubel Volcano, Ksudach caldera.



*Структурные особенности коры V. ermanii
в различных экологических условиях*

В качестве типичных, нормальных для *V. ermanii* экологических условий мы рассматривали пихтово-каменноберезовое кустарниково-разнотравное сообщество на юге о-ва Сахалин (табл. 2). Древесный ярус формируют *V. ermanii* и *Abies sachalinensis*. Степень сомкнутости крон *V. ermanii* составляет 0.4. В этом сообществе высота деревьев *V. ermanii* — 12–14 м, диаметр — 16–18 см, возраст 59–62 года (табл. 2). Крона *V. ermanii* — равномерная, раскидистая, сформирована в верхней трети ствола, с незначительными повреждениями нижних ветвей. Ствол покрыт отслаивающейся перидермой светло-бежевого цвета, которая в нижней части сформирована грубо трещиноватым ритидомом (рис. 3а, б). Скорость ежегодного прироста коры *V. ermanii* составляет 0.08 ± 0.01 мкм, древесины 1.32 ± 0.06 мкм (табл. 3). Относительная толщина (ширина) коры *V. ermanii* в норме составляет 3% или 0.03 мм (табл. 3).

На Южно-Сахалинском грязевом вулкане (далее ЮСГВ) на юго-западной границе с его современным эруптивным центром *V. ermanii* участвует в сложении березо-ольхового бамбучково-высокотравного леса, на северной границе — березово-ольхово-ивового высокотравного леса. В первом фитоценозе *V. ermanii* формирует древесный ярус с *Betula platyphylla* Sukaczew и *Alnus hirsuta* (Spach) Rupr. Степень сомкнутости крон составляет 0.3–0.4. *V. ermanii* представлена одноствольными деревьями высотой 10–12 м, диаметром 11.5–13.6 см в возрасте 50–53 лет. Крона деревьев, сформированная в верхней четверти ствола, повреждена на 10% (табл. 2). Стволы деревьев покрыты отслаивающейся перидермой светло-бежевого или почти белого цвета. Кора отсутствует (рис. 3с, д). Во втором фитоценозе *V. ermanii* представлена одноствольными деревьями, высотой 20 м, диаметром от 31.7 до 32.5 см в возрасте 150–180 лет. Крона деревьев раскидистая, сформирована в верхней трети ствола и сильно повреждена (табл. 2). Ствол в нижней половине покрыт ритидомом (рис. 3е, ф). В рассматриваемых сообществах толщина коры деревьев *V. ermanii* отличается от таковой в норме: на северной границе ЮСГВ этот показатель больше чем в типичных условиях в 1.7 раза, при этом важно отметить значительно больший возраст деревьев (табл. 2, 3). А на южной границе ЮСГВ толщина коры меньше, чем в норме на 43%, возраст деревьев немного ниже, чем в типичных условиях (табл. 2, 3). Скорость ежегодного прироста коры *V. ermanii* на южной границе ЮСГВ меньше нормы на 25%, на северной границе — на 38%. Скорость ежегодного прироста древесины на южной границе ЮСГВ по сравнению с нормой уменьшается незначительно — в пределах 5%, на северной границе — на 35%

(табл. 3). Относительная толщина коры *V. ermanii* в условиях ЮСГВ несколько меньше или равна значениям в нормальных условиях (табл. 3).

В условиях магматического вулкана Баранского на о-ве Итуруп *V. ermanii* формирует каменноберезово-лиственничный бамбучковый лес вблизи термальных источников “Голубые озера” и каменноберезовый бамбучковый лес на Старозаводском сольфатарном поле. Древесный ярус крайне разрежен и сформирован отдельно стоящими деревьями.

На Старозаводском сольфатарном поле *V. ermanii* представлена деревьями высотой до 12 м. Они имеют широкие раскидистые кроны, сформированные в нижней трети ствола за счет его разделения на 2 скелетные оси. Крона сильно повреждена (таб. 2). Много усохших крупных ветвей. По всему объему кроны регулярно образуются побеги формирования, отличающиеся значительными ежегодными приростами. Диаметр стволов — от ~ 21 до 21.7 см, возраст 80–84 года. Ствол *V. ermanii* покрыт перидермой, отслаивающейся тонкими лентами. В нижней четверти ствола фрагментарно формируется ритидом (рис. 3г, h).

Вблизи “Голубых озер” *V. ermanii* представлена низкорослыми деревьями третьей величины высотой 3.5–4.5 м. Все деревья одноствольные, диаметром от 13 до 14 см, в возрасте 60–73 года (табл. 2). Ствол *V. ermanii* покрыт перидермой и у основания ствола представлены “точечные” локусы с ритидомом (рис. 3и, j). Крона сформирована на высоте 1.5–2.5 м, с незначительными повреждениями. Толщина коры в рассматриваемых местообитаниях влк. Баранского одинакова и является более низкой (на 16%) по сравнению с нормой (табл. 3) при более высоком возрасте деревьев (табл. 2). Скорость ежегодного прироста коры *V. ermanii* вблизи термальных источников “Голубые озера” меньше нормы на 25% и ниже, чем на Старозаводском сольфатарном поле на 38%. Ежегодный прирост древесины в условиях “Голубых озер” меньше нормы на 30% и на 9% ниже по сравнению с соответствующей величиной на Старозаводском сольфатарном поле (табл. 3). Относительная толщина коры *V. ermanii* в условиях влк. Баранского соответствует норме (табл. 3). Коэффициент эксцентричности ствола в условиях Старозаводского поля на 20% больше по сравнению с нормой, а вблизи термальных источников “Голубые озера” соответствует норме (табл. 2).

В условиях морского побережья на о-ве Уруп в бух. Наталии *V. ermanii* участвует в комплексном луговом разнотравно-полюнно-клеверном сообществе (табл. 2). В этих условиях она, как и на вулкане Ксудач (кальдера Штюбеля), представлена кустарниковой жизненной формой. Ветвление скелетных осей *V. ermanii* происходит на уровне почвы, формируется 4–5 крупных стволиков,

Таблица 2. Характеристика скелетных стеблей (ствола и стволиков) *Betula ermanii*, произрастающей в различных экологических условиях о. Сахалин, Курильских островов и п-ове Камчатка

Table 2. Stem traits of *Betula ermanii* from various ecological environments of Sakhalin Island, Kuril Islands and Kamchatka Peninsula

Место сбора Sampling area	о. Сахалин Sakhalin Island		о. Итуруп Iturup Island		о. Уруп Urup Island	п-ов Камчатка Kamchatka Peninsula
	USS	YSMVsw	BVBL	BVSS		
Дата сбора (число, месяц, год) Harvest date (day-month-year)	27.10.2015	15.10.2015	31.07.2018	02.08.2018	31.07.2015	20.07.2016
Высота над уровнем морья, м Elevation, m amsl.	574	284	289	349	20	517
Растительное сообщество Plant community	Пихтово-каменноберезовый кустарниково-разнотравный лес <i>Abies sachalinensis</i> + <i>Betula ermanii</i> — <i>Elaeagnus sachalinensis</i> + <i>Ribes latifolium</i> + <i>Ribes pallidiflorum</i> + <i>Carex pallida</i> + <i>Gymnocarpium divaricatis</i> + <i>Hera-cleum lanatum</i> forest	Березово-ольховый бамбучниково-высокоствольный лес <i>Betula ermanii</i> + <i>Betula platyphylla</i> + <i>Alnus hirsuta</i> — <i>Sasa kurilensis</i> + <i>Cacalia robusta</i> + <i>Senecio camnabifolius</i> + <i>Filipendula camtschatica</i> forest	Каменноберезово-лиственничный бамбучниковый лес <i>Betula ermanii</i> + <i>Larix gmelinii</i> — <i>Sasa kurilensis</i> forest	Каменноберезовый бамбучниковый лес <i>Betula ermanii</i> — <i>Sasa kurilensis</i> forest	Разнотравно-полынно-клеверный луг с крупными кустарниками <i>Artemisia montana</i> + <i>Trifolium pacificum</i> + <i>Avenonastrium villosissimum</i> community with shrubs	Ивово-рододендрово-остролопниково-лиственниковое сообщество <i>Salix arctica</i> + <i>Rhododendron aureum</i> + <i>Rhododendron camtschaticum</i> + <i>Oxytropis kamtschatica</i> tundra community
Жизненная форма Life form	Дерево Tree	Дерево Tree	Дерево Tree	Дерево Tree	Кустарник Shrub	Кустарник Shrub
Возраст, лет Age, years	59–62	50–53	60–73	80–84	50–53	55
Высота, м Height, m	12–14	10–12	4.5	12	1.9–2	1.5–2
Повреждение кроны, % Crown damage, %	3–5	10	5–10	40–50	30	5
Наличие корки (ритидом) Rhytidom presence	Есть Yes	Нет Not	Есть Yes	Есть Yes	Нет Not	Есть Yes
Диаметр ствола, см Stem diameter, cm	15.8–18.3	11.5–13.6	13.4–14.1	20.8–21.7	6.8–8.9	8.2–9.1
Коэффициент эксцентриситетности (CE) Coefficient of eccentricity (CE)	1.43	2.14	1.33	1.72	1.77	2.45

Примечание. USS — г. Красная, Сусунайский хребет; YSMVsw — Южно-Сахалинский грязевой вулкан (юго-западная граница грязевого поля); YSMVn — Южно-Сахалинский грязевой вулкан (северная граница грязевого поля); BVBL — влк. Баранского, термальные Голубые бух. Наталии, м. Ирида; KVSh — влк. Кеудач, кальдера Штгубеля.

Note. USS — Krasnaya Mountain, Susunaisky Ridge; YSMVsw — Yuzhno-Sakhalinsky mud volcano (south-western boundary of the mud field); YSMVn — Yuzhno-Sakhalinsky mud volcano (northern boundary of the mud field); BVBL — Baransky Volcano, Golube Ozero hot springs; BVSS — Baransky Volcano, Starozavodskoye solfatara field; UOKC — coast of the Sea of Okhotsk, Natalia Bay, Irina Cape; KVSh — Ksudach Volcano, Shtyubel Caldera.

сильно искривленных по всей их длине. Высота *B. ermanii* до 2 м, диаметр стволиков 6.8–8.9 см, возраст 50–53 года. Стволики покрыты перидермой, ритидом отсутствует (рис. 3к, л). Крона повреждена на 30% за счет усыхания крупных ветвей, особенно со стороны моря (табл. 2). В условиях морского побережья на о-ве Уруп наблюдается уменьшение толщины коры *B. ermanii* по сравнению с нормой на 34% (табл. 3) при этом возраст рассматриваемых деревьев соответствует возрасту в типичных условиях произрастания (табл. 2). Скорость ежегодного прироста коры *B. ermanii* меньше нормы на 25%; древесины – на 50% (табл. 3). Относительная толщина коры *B. ermanii* в условиях морского побережья больше нормы (табл. 3), а коэффициент эксцентricности ствола на 20% выше по сравнению с нормой (табл. 2).

В условиях крупной кальдеры вулкана Ксудач на юге Камчатского п-ова *B. ermanii* принимает участие в составе горнотундрового ивково-рододендрово-остролодочниково-лишайникового сообщества, произрастающего на мощных пемзовых отложениях последнего извержения 1907 г. [27, 49]. На подвижных, сильно дренированных вулканических отложениях внутрикальдерного вулкана Штюбеля [27] *B. ermanii* формируется, как кустарник высотой до 2 м (табл. 2). Скелетные оси диаметром до 8–9 см, возрастом 55 лет, незначительно заглублены в субстрат. Ритидом на стволиках формируется в приземной части фрагментарно (рис. 3м, н). Крона повреждена незначительно (табл. 2). Толщина коры *B. ermanii* меньше нормы на 50% (табл. 3) при близком возрастном диапазоне (табл. 2). Скорость ежегодного прироста коры *B. ermanii* в условиях влк. Ксудач по сравнению с нормой уменьшается на 50%, древесины – на 42% (табл. 3). Относительная толщина коры соответствует норме (табл. 3). Коэффициент эксцентricности ствола *B. ermanii* в условиях влк. Ксудач больше нормы на 71% (табл. 2).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В результате выполненного анализа установлено, что в стрессовых природных условиях, обусловленных влиянием холодного моря и современной вулканической деятельности, *B. ermanii* может изменять жизненную форму дерева на биоморфу кустарника. Происходит уменьшение высоты ствола, увеличение числа скелетных осей, проявляется их искривленность и эксцентricность (табл. 2). Стволы и стволики *B. ermanii* в экстремальных условиях эксцентricны за счет различной ширины годовых приростов древесины по окружности из-за неравномерного или однонаправленного воздействия абиотических факторов. Так, Н.Е. Кабанов [7] полагает, что искривленность стволов березы каменной определяют такие неблагоприятные климатические

факторы, как низкие температуры, сильные ветры, частые туманы, навалы снега. При этом автор справедливо утверждает, что в оптимальных экологических условиях береза каменная всегда является деревом первой величины.

За счет сильных ветров у *B. ermanii* происходит деформация кроны [28]. Надлом ветвей открывает ворота для проникновения инфекционных заболеваний (грибных и бактериальных) и химически агрессивных веществ, взвешенных в воздухе, особенно в условиях сольфатарных вулканических полей. Значительное повреждение кроны (30–50%) наблюдается у особей *B. ermanii* в большинстве исследованных местообитаний (табл. 2).

У *B. ermanii*, произрастающей в контрастных по сравнению с нормой условиях, позже формируется ритидом: присутствуют фрагментарные области, в которых закладываются повторные перидермы (рис. 3). Величина прироста коры (BGR) уменьшается по сравнению с нормой в среднем в 1.5 раза (табл. 2). В наибольшей степени реакция проявляется у особей в кальдере Ксудач, где прирост коры уменьшается в 2 раза (табл. 2). Такая же тенденция изменения свойственна и для годового прироста древесины (WGR) особей *B. ermanii* в условиях влияния стрессовых факторов: средний годичный прирост уменьшается в среднем в 1.5 раза (табл. 2). У особей, произрастающих на юго-западной границе грязевого поля ЮСГВ и на Старозаводском сольфатарном поле, годичный прирост древесины не отличается от прироста в типичных условиях произрастания. Наименьший годичный прирост древесины отмечен в условиях морского побережья о-ва Уруп: он в 2 раза ниже по сравнению с нормой (табл. 2). Сокращение приростов коры и древесины приводит к существенному уменьшению диаметра стебля (ствола) с возрастом *B. ermanii* в стрессовых экологических условиях (табл. 2, 3).

Относительная толщина коры *B. ermanii* во всех исследованных местообитаниях, за исключением морского побережья, близка к значениям в нормальных условиях произрастания и даже больше нормы. Известно, что влияние стрессовых условий приводит к существенному изменению обмена веществ и усилению функции запасаения у карельской березы (*Betula pendula* var. *carelica* (Merckl.) Hämet-Ahti) [65]. Возможно, увеличение относительной толщины коры у *B. ermanii* в условиях морского побережья связано не только с уменьшением прироста древесины, но и с развитием запасающей паренхимы в коре. Это предположение требует дополнительных исследований.

Экстремальное уменьшение ширины коры и ее ежегодного прироста, трансформация биоморфы в кустарниковую у *B. ermanii* происходит и на шлаковых полях в горных условиях кальдеры вул-

кана Ксудач. Это связано с сочетанием в кальдере таких факторов, как высокая инсоляция и низкая влагоемкость пирокластического чехла, что создает крайне неблагоприятные условия для произрастания древесных растений и *V. ermanii* в частности [27].

Уменьшение толщины коры и величины ее прироста у *V. ermanii* в условиях ЮСГВ на отложениях сопочной брекчии, как мы полагаем, связано с затруднением поступления воды из засоленного субстрата [53, 66]. В условиях гидротермальных источников и сольфатарных полей вулкана Баранского у *V. ermanii* наблюдается уменьшение толщины коры и скорости ее прироста, как и у других видов древесных растений в этих условиях [54, 67].

Анализ биоморфологических характеристик коры *V. ermanii* в различных экологических условиях выявил наличие структурных различий: уменьшение толщины коры, скорости ее роста, уменьшение диаметров стволов и увеличение их числа, уменьшение высоты растений и формирование кустарниковой биоморфы. Поскольку кора – многофункциональный высокоспециализированный комплекс тканей, требующий большого количества пластических веществ, она реагирует существенным изменением годичного прироста на комплекс факторов экстремальных условий среды. В связи с этим, мы полагаем, что показатель “толщина коры” может выступать в качестве интегрального параметра для оценки реакции древесных растений на стрессовые условия. В настоящее время выполнено большое число исследований, в которых показана структурная реакция коры на различные виды природного стресса: пожары, наводнения и затопления, температурный лимит в высокогорьях и др. Наибольшее число публикаций посвящено изменению толщины коры древесных растений в условиях повторяющихся пожаров [44, 46, 58, 68–70]. Мы согласны с мнением [44], что значительная доля изменчивости растений экосистем Земли может быть оценена по толщине коры, как важном функциональном признаке (plant functional trait). В работе Bruelheide [71] показано, что структурные характеристики растений, особенности строения их тканей и органов являются ключом к пониманию и прогнозированию адаптаций экосистем в условиях снижения биоразнообразия и глобальных изменений. Таким образом, толщина коры древесных растений и величина ее ежегодного прироста, наряду с показателем ежегодного прироста древесины, может являться индикатором стрессовых условий вулканических ландшафтов и других экосистем.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Для *V. ermanii*, произрастающей в стрессовых экологических условиях холодного морского побережья, вулканических отложений, гидротермальных проявлений, свойственно формирование кустарниковой биоморфы. У деревьев в таких условиях погибают крупные ветви, в результате чего крона формируется неравномерно. Изменения затрагивают и стволовую часть дерева, которая искривляется и приобретает эксцентричность за счет различной ширины годичных приростов древесины и коры по окружности. Наибольший коэффициент эксцентричности имеют кустарниковые биоморфы *V. ermanii* в кальдере вулкана Ксудач.

Структурный отклик *V. ermanii* на усиление напряженности экологических факторов выражается в уменьшении толщины коры и величины ее прироста по сравнению с фоновыми условиями. В стрессовых условиях изменяется время заложения ритидома. В типичных для *V. ermanii* экологических условиях в возрасте 50–60 лет у комля ствола образуется грубо трещиноватая корка. В экстремальных условиях формирование ритидома начинается значительно (на 10–20 лет) позже. Повторные перидермы закладываются фрагментарно, формируя на поверхности ствола отдельные небольшие “чешуи”.

Величина годичного прироста коры *V. ermanii* в стрессовых условиях уменьшается в 1,5 раза. Наиболее существенные изменения проявляются у растений в кальдере вулкана Ксудач, где годичный прирост коры уменьшается в 2 раза. Аналогичным образом изменяется и годичный прирост древесины *V. ermanii* в условиях влияния стрессовых факторов. Его наибольшее снижение по сравнению с нормой (в 2 раза) отмечено в условиях морского побережья о-ва Уруп. Сокращение приростов коры и древесины приводит к существенному уменьшению диаметра стебля (ствола).

Данные выполненного структурного анализа стволов *V. ermanii* в контрастных экологических условиях демонстрируют, что толщина коры и величина ее ежегодного прироста могут выступать в качестве самостоятельных функциональных признаков растений (plant functional trait).

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (инициативный грант № 15-04-04774) и в рамках государственного задания Института морской геологии и геофизики ДВО РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Недолужко А.К., Скворцов А.К. 1996. Сем. Березовые. – Betulaceae. – Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 8. СПб. С. 13–24.
2. Шамиин В.А. 1999. Каменноберезовые леса Камчатки: биология, экология, строение древостоев. М. 170 с.
3. Шемберг М.А. 1986. Береза каменная (систематика, география, изменчивость). Новосибирск. 174 с.
4. Ashburner K., McAllister H.A. 2013. The genus *Betula*: a taxonomic revision of birches. London, Royal Botanic Gardens, Kew. 431 p.
5. Ashburner K., McAllister H.A. 2016. The genus *Betula*: a taxonomic revision of birches. Reprinted with corrections. London, Kew Publishing.
6. Скворцов А.К. 2002. Новая система рода *Betula* L. – Береза. – Бюл. МОИП. Отд. биол. 107(5): 73–76. http://herba.msu.ru/russian/journals/bmsn/archive/moip_2002_107_5.djvu
7. Кабанов Н.Е. 1972. Каменноберезовые леса в ботанико-географическом и лесоводственном отношении. М. 136 с.
8. Баркалов В.Ю. 2009. Флора Курильских островов. Владивосток. 468 с.
9. Miyawaki A., Ohba T., Okuda S., Nakayama K., Fujiwara K. 1968. Pflanzensoziologische Studien über die Vegetation der Umgebung von Echigo-Sanzan und Okutadami. – Nature. Japan, Conserv. Soc. 57–152. (На яп. яз., реферат на нем. яз.)
10. Воробьев Д.П. 1963. Растительность Курильских островов. М.–Л. 92 с.
11. Попов Н.А. 1963. Леса Южных Курильских островов и перспективы их использования. – В сб.: Труды конференции. Красноярск. С. 59–69.
12. Нешатаева В.Ю. 2009. Растительность полуострова Камчатка. М. 527 с.
13. Исаченко Т.И., Лукичева А.Н. 1956. Березовые и осиновые леса. – В кн.: Растительный покров СССР. М.–Л. Т. 1. С. 319–345.
14. Кабанов Н.Е. 1940. Лесная растительность Советского Сахалина. Владивосток. 211 с.
15. Манько Ю.И., Сидельников А.Н. 1989. Влияние вулканизма на растительность. Владивосток. 163 с.
16. Манько Ю.И. 1980. Вулканизм и динамика растительности. – Бот. журн. 65(4): 457–469. <http://arch.botjournal.ru/?t=issues&id=19800404>
17. Якубов А.А., Григорьянц Б.В., Алиев А.Д. 1980. Грязевой вулканизм Советского Союза и его связь с нефтегазонасностью. Баку. 167 с.
18. Ершов В.В., Копанина А.В. 2017. Химический состав водных вытяжек из почв грязевулканических ландшафтов. – В сб.: География: развитие науки и образования. Часть I. Коллективная монография по материалам ежегодной Международной научно-практической конференции LXX Герценовские чтения, посвященной году экологии в России, 220-летию Герценовского университета, 85-летию факультета географии, 145летию со дня рождения профессора Владимира Петровича Буданова, Санкт-Петербург, РГПУ им. А. И. Герцена, 20–23 апреля 2017 года. СПб. С. 142–147. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=30521683&pf=1>
19. Гришин С.Ю. 2017. Излияние лавовых потоков на Камчатке в XX и начале XXI века: масштабы и глубина изменения экосистем. – Известия русского географического общества. 149(6): 43–59.
20. Гришин С.Ю. 2019. Основные тенденции динамики растительности на территории, испытавшей воздействие катастрофического извержения вулкана Безымянный 30 марта 1956 г. (Камчатка). – Известия русского географического общества. 151(5): 32–47. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=41234508>
21. Гришин С.Ю., Крестов П.В., Верхолат В.П., Шляхов С.А., Яковлева А.Н., Якубов В.В. 2013. Динамика растительного покрова Толбачинского дола (Камчатка) в течение последних десятилетий. – Комаровские чтения. 61: 119–158. <https://www.biosoil.ru/KR/Publication/831>
22. Гришин С.Ю., Бурдуковский М.Л., Лазарев А.Г., Комачкова И.В., Перепелкина П.А., Яковлева А.Н. 2015. Гибель растительности в результате прохождения пирокластической волны (вулкан Шивелуч, Камчатка, 2010 г.). – Вестник ДВО РАН. 2(180): 101–108. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=23485819>
23. Гришин С.Ю., Перепелкина П.А., Бурдуковский М.Л., Яковлева А.Н. 2017. Начало восстановления лесной растительности после воздействия пирокластической волны вулкана Шивелуч (Камчатка) 27 февраля 2005 г. – Вестник Камчатской региональной ассоциации “Учебно-научный центр”. Серия: науки о земле. 36(4): 28–38. <http://www.kscnet.ru/journal/kraesc/article/view/167>
24. 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>
25. Del Moral R., Grishin S.Yu. 1999. Volcanic disturbance and ecosystem recovery – Ecosystems of Disturbed Ground. Amsterdam. 137–160. <http://biosoil.ru/files/00007084.pdf>

26. Marler T.E., Del Moral R. 2018. Increasing topographic influence on vegetation structure during primary succession. In: Increasing topographic influence on vegetation structure during primary succession. — *Plant Ecology*. 219(8): 1009–1020. <https://doi.org/10.1007/s11258-018-0853-z>
27. Копанина А.В., Лебедева Е.В., Власова И.И. 2018. Особенности восстановления растительности после извержения 1907 г. кальдеры Ксудач на юге Камчатского полуострова. — *Известия РАН. Серия географическая*. 6: 57–69. <https://izvestia.igras.ru/jour/article/view/786/580>
28. Березина Н.А., Афанасьева Н.Б. 2009. Экология растений: учеб. пособие для студ. высш. учеб. заведений. М. 400 с.
29. Schweingruber F.H. 2007. *Wood Structure and Environment*. Berlin. 279 p. <https://www.springer.com/gp/book/9783540482994>
30. Боголицын К.Г., Сурсо М.В., Гусакова М.А., Зубов И.Н. 2016. Влияние стрессовых воздействий на компонентный состав и строение древесины можжевельника. — *Лесной журн.* 6(354): 33–41. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=27371845>
31. Фахрутдинова В.В., Бенькова В.Е., Шашкин А.В. 2017. Изменчивость структуры годичных колец у лиственницы Гмелина на северной границе леса (полуостров Таймыр). — *Сибирский лесной журнал*. 2: 62–69. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=29160420>
32. Фонти М.В., Фахрутдинова В.В., Калинина Е.В., Тычков И.И., Попкова М.И., Шишов В.В., Николаев А.Н. 2018. Многолетняя изменчивость анатомических параметров годичных колец хвойных пород в криолитозоне средней Сибири. — *Лесоведение*. 6: 403–416 <http://lesovedenie.ru/index.php/forestry/article/view/1143>
33. Farahat E., Gartner H. 2019. Anatomy and dendrochronological potential of *Moringa peregrina* from the hyper-arid desert in Egypt. — *Dendrochronologia*. 56: 125606. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2019.125606>
34. Islama M., Rahmana M., Brauning A. 2019. Impact of extreme drought on tree-ring width and vessel anatomical features of *Chukrasia tabularis*. — *Dendrochronologia*. 53: 63–72. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2018.11.007>
35. Battipaglia G., Cherubini P., Saurer M., Siegwolf T.W., Strumia S., Cotrufo F. 2007. Volcanic explosive eruptions of the Vesuvio decrease tree-ring growth but not photosynthetic rates in the surrounding forests. — *Global Change Biology*. 13(6): 1122–1137. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01350.x>
36. Cruz-Munoz A.R., Rodriguez-Fernandez L., Calva-Vazquez G., Ruvalcaba-Sil J.L. 2008. Effects due to Popocatepetl volcano eruptions on the elemental concentrations in tree growth rings. — *X-Ray Spectrom.* 37(2): 163–168. <https://doi.org/10.1002/xrs.1057>
37. Alfaro Sanchez R., Camarero, J.J., Querejeta, J.I., Sagra J., Moya D., Rodriguez-Trejo D. 2020. Volcanic activity signals in tree-rings at the treeline of the Popocatepetl, Mexico. — *Dendrochronologia*. 59: 125663. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2020.125663>
38. Carlón Allende T., Macías, J.L., Mendoza M.E., Villanueva Díaz J. 2020. Evidence of volcanic activity in the growth rings of trees in the Tacaná Volcano, Mexico-Guatemala. — *Can. J. For. Res.* 50(1): 65–72. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2019-0214>
39. Барыкина П.П., Кудряшев Л.В. 1973. Анатомическое исследование гипоарктических кустарников *Betula exilis* Sukacz. и *Betula nana* L. — *Ботанический журн.* 58(3): 421–428. http://arch.botjournal.ru/?t=issues&id=19730303&rid=pdf_0004515
40. Боровикова М.Г. 2013. Изменчивость ширины годичных слоев ствольной древесины и коры березы пушистой. — *Вестник КрасГАУ*. 2(77): 76–80. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=18964558>
41. Corvalán Vera P., Naulin P.I., Contreras Valdovinos A. 2019. Variación del espesor de corteza en el perfil fustal de *Nothofagus obliqua* en la precordillera de Maule, Chile. — *Interciencia*. 44(11): 644–648. https://www.interciencia.net/wp-content/uploads/2019/12/05_644_Com_Corvalan_v44n11.pdf (На исп. яз., реферат на англ. и порт. яз.)
42. Стасова В.В., Зубарева О.Н., Иванова Г.А. 2015. Анатомические характеристики луба ствола Сосны обыкновенной после лесного пожара. — *Сибирский лесной журн.* 1: 74–86. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=23136897>
43. Odhiambo B., Meincken M., Seifert T. 2014. 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*. 28(2): 555–565. <https://doi.org/10.1007/s00468-013-0971-0>
44. Pausas J.G. 2015. Bark thickness and fire regime. — *Functional Ecology*. 29(3): 315–327. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12372>

45. Pausas J.G. 2017. Bark thickness and fire regime: another twist. — *New Phytologist*. 213(1): 13–15. <https://doi.org/10.1111/nph.14277>
46. Shearman T.M., Wang G.G., Ma P.T., Guan S. 2018. Patterns of bark growth for juvenile trees of six common hardwood species in the eastern United States and the implications to fire-tolerance. — *Trees*. 32(2): 519–524. <https://doi.org/10.1007/s00468-017-1649-9>
47. 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(1): 267–277. <https://doi.org/10.1007/s00468-018-1775-z>
48. Kopanina A.V. 2019. Structure and formation of bark tissues of *Betula ermanii* (*Betulaceae*) in ontogenesis. — В сб.: *Анатомия растений: традиции и перспективы. Материалы международного симпозиума, посвященного 90-летию профессора Людмилы Ивановны Лотовой, 16–22 сентября 2019 г. Часть 1: материалы на английском языке.* Москва. С. 130–134. https://msu-botany.ru/gallery/10-29003-m664-conf-lotova2019_part1.pdf
49. Kopanina A.V. 2019. The role of woody plants in formation of the vegetation of juvenile volcanic substrates: the Ksudach caldera (South Kamchatka) — In: *Abstracts of the conference “Lost world” in biodiversity studies: focus on the Earth’s “blank spaces”, September 24–27, 2019, Vladivostok, Russia.* P. 45. http://www.geobotanica.ru/symposium_2019/abstract_book_2019.pdf
50. Kopanina A.V. 2019. Vegetation of the Yuzhno-Sakhalinsky mud volcano as an indicator of activity — *IOP Conf. Ser.: Earth Environ. Sci.* 324: 012032. <https://doi.org/10.1088/1755-1315/324/1/012032>
51. 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. A journal of plant science and conservation*. 8(2): 3–17. <https://doi.org/10.17581/bp.2019.08212>
52. Копанина А.В. 2019. Структурные особенности коры и древесины *Spiraea beauverdiana* (*Rosaceae*) в экстремальных условиях Арктики и поствулканической активности на Курильских островах. — *Сибирский лесной журнал*. 3: 52–63. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=38587954>
53. Talskikh A.I., Kopanina A.V., Vlasova I.I. 2019. Structural features of the bark in young stems of *Betula ermanii* Cham. in the conditions of Yuzhno-Sakhalinsky mud volcano (Sakhalin Island). — *IOP Conf. Ser.: Earth Environ. Sci.* 324: 012033. <https://doi.org/10.1088/1755-1315/324/1/012033>
54. Talskikh A.I., Kopanina A.V., Vlasova I.I. 2019. Specific structural features of the bark in annual stems of *Betula ermanii* Cham. exposed to hydrothermal gases and fluids of Baransky volcano, Iturup island. — В сб.: *Анатомия растений: традиции и перспективы. Материалы международного симпозиума, посвященного 90-летию профессора Людмилы Ивановны Лотовой, 16–22 сентября 2019 г. Часть 1: материалы на английском языке.* Москва. С. 241–245. https://msu-botany.ru/gallery/10-29003-m664-conf-lotova2019_part1.pdf
55. Evert R.F. 2006. *Esau’s Plant anatomy: meristems, cells, and tissues of the plant body: their structure, function, and development.* 3rd ed. New Jersey. 601 p.
56. Schafer J.L., Breslow B.P., Hohmann M.G., Hoffmann W.A. 2015. Relative bark thickness is correlated with tree species distributions along a fire frequency gradient. — *Fire Ecology*. 11(1): 74–87. <https://doi.org/10.4996/fireecology.1101074>
57. Midgley J.J., Lawes M.J. 2016. Relative bark thickness; towards standardised measurement and analysis. — *Plant Ecol.* 217(6): 677–681. <https://doi.org/10.1007/s11258-016-0587-8>
58. Pellegrini A.F., Anderegg W.R., Paine C.E., Hoffmann W.A., Kartzinel T., Rabin S.S., Sheil D., Franco A.C., Pacala S.W. 2017. Convergence of bark investment according to fire and climate structures ecosystem vulnerability to future change. — *Ecol. Lett.* 20(3): 307–316. <https://doi.org/10.1111/ele.12725>
59. Midgley J.J. 2019. Evidence from Cape *Proteaceae* that high relative bark thickness is correlated with high bark thickness growth rates. — *South African Journal of Botany*. 124: 36–38. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2019.04.021>
60. Боголюбов А.С. 1996. Методика геоботанического описания леса. М. 264 с.
61. Андреева Е.Н., Баккал И.Ю., Горшков В.В. 2002. Методы изучения лесных сообществ. СПб. 240 с.
62. Зайцев Г.Н. 1973. Методика биометрических расчетов. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М. 256 с.
63. Минько А.А. 2004. Статистический анализ в MSExcel. М. 448 с.

64. Еремин В.М., Копанина А.В. 2012. Атлас анатомии коры деревьев, кустарников и лиан Сахалина и Курильских островов. Брест. 896 с.
65. Новицкая Л.Л. 2008. Карельская береза: механизмы роста и развитие структурных аномалий. Петрозаводск. 144 с. <http://www.krc.karelia.ru/publ.php?id=4414&plang=r>
66. Тальских А.И., Копанина А.В., Власова И.И. 2019. Структурные особенности коры молодых стеблей *Betula ermanii* Cham. в условиях Южно-Сахалинского грязевого вулкана (о-в Сахалин). – В сб.: Геодинамические процессы и природные катастрофы: тезисы докладов III всероссийской научной конференции с международным участием, Южно-Сахалинск, 27–31 мая 2019 г. Южно-Сахалинск. С. 181. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=38176978&pff=1>
67. Тальских А.И., Копанина А.В., Власова И.И. 2019. Структурные особенности однолетнего стебля *Betula ermanii* Cham. в условиях газогидротермальной активности влк. Баранского, о. Итуруп. – В сб.: IX Съезд общества физиологов растений России “Физиология растений – основа создания растений будущего”. Сборник тезисов Всероссийской научной конференции с международным участием 19–21 сентября 2019. Казань. С. 423. <https://doi.org/10.26907/978-5-00130-204-9-2019>
68. Lawes M.J., Adie H., Russell-Smith J., Murphy B., Midgley J.J. 2011. How do small savanna trees avoid stem mortality by fire? The roles of stem diameter, height and bark thickness. – *Ecosphere*. 2(4): 1–13. <https://doi.org/10.1890/ES10-00204.1>
69. Hoffmann W.A., Geiger E.L., Gotsch S.G., Rossatto D.R., Silva L.C.R., Lau O.L., Haridasan M., Franco A.C. 2012. Ecological thresholds at the savanna-forest boundary: how plant traits, resources and fire govern the distribution of tropical biomes. – *Ecol. Lett.* 15(7): 759–768. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01789.x>
70. Sonsin J.O., Gasson P., Machado S.R., Caum C., Marcati C.R. 2014. Atlas of Wood Diversity in the Cerrado of São Paulo. São Paulo. 423 p. (In English and Portuguese).
71. Bruelheide H., Dengler J., Purschke O. et al. 2018. Global trait – environment relationships of plant communities. – *Nat. Ecol. Evol.* 2(12): 1906–1917. <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0699-8>

Structural Features of *Betula ermanii* (Betulaceae) in Coastal and Active Volcanic Landscapes of the Russian Far East

A. I. Talskikh^{a,*}, A. V. Kopanina^a, I. I. Vlasova^a

^a*Institute of Marine Geology and Geophysics Far East Branch Russian Academy of Sciences (IMGG FEB RAS), Yuzhno-Sakhalinsk, Russia*

*e-mail: anastasiya_talsk@mail.ru

Abstract—Erman’s birch *Betula ermanii* Cham. is one of the major forest-forming species of the Far East. It is a monoecious, deciduous, anemophilic large tree or shrub. The species has a wide ecological amplitude, forms both pure and mixed forests in mountains and foothills, and low shrub thickets – yerniks, on the coast and highlands. We analyzed stem biomorphology and specifically the bark thickness of *B. ermanii*, growing at the coasts of the Sea of Okhotsk and in active magmatic and mud volcanic landscapes of the Kuril Islands, Sakhalin Island, and the Kamchatka Peninsula. These *B. ermanii* habitats are the areas of natural stress characterized by pronounced substrate acidification and salinization, and by the presence of nitrogen oxides, sulfur, hot water vapor and other substances in the surface air layer. Under stressing environments the following structural changes were observed in *B. ermanii*: decrease in stem diameter, late and local rhytidome formation, decrease in bark and wood thickness, and decrease in bark and wood thickness growth rate. In harsh conditions *B. ermanii* grows as shrub and is characterized by the decreased plant height, increased number of stems and curved and eccentric stems. The obtained structural analysis data on *B. ermanii* stem characteristics under stress, demonstrate that bark thickness and rate of its annual growth can stand as plant functional traits.

Keywords: *Betula ermanii*, trunk diameter, bark thickness, bark structure, bark thickness growth rate, biomorph alteration, stress conditions, volcanic activity

ACKNOWLEDGEMENTS

This research was supported by the Russian Foundation for Basic Research (grant No. 15-04-04774) and within the framework of the state research assignment of the Institute of Marine Geology and Geophysics, Far East Branch, Russian Academy of Sciences.

REFERENCES

1. *Nedoluzhko A.K., Skvortsov A.K.* 1996. [Fam. Birch – Betulaceae]. – In: [Vascular plants of the Soviet Far East]. V. 8. St. Petersburg. P. 13–24. (In Russian)
2. *Shamshin V.A.* 1999. [*Betula ermanii* (stone birch) forests of Kamchatka: biology, ecology, structure of tree stands]. Moscow. 170 p. (In Russian)
3. *Shemberg M.A.* 1986. [*Betula ermanii* – stone birch (systematics, geography, variability)]. Novosibirsk. 174 p. (In Russian)
4. *Ashburner K., McAllister H.A.* 2013. The genus *Betula*: a taxonomic revision of birches. London, Royal Botanic Gardens, Kew. 431 p.
5. *Ashburner K., McAllister H.A.* 2016. The genus *Betula*: a taxonomic revision of birches. Reprinted with corrections. London, Kew Publishing.
6. *Skvortsov A.K.* 2002. A new system of the genus *Betula*. – Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series. 107(5): 73–76. http://herba.msu.ru/russian/journals/bmsn/archive/moip_2002_107_5.djvu (In Russian)
7. *Kabanov N.E.* 1972. [Botanical, geographic and silvicultural aspects of Erman's birch forests]. Moscow. 136 p. (In Russian)
8. *Barkalov V.Yu.* 2009. [Flora of the Kuril Islands. Vladivostok]. 468 p. (In Russian)
9. *Miyawaki A., Ohba T., Okuda S., Nakayama K., Fujiwara K.* 1968. Pflanzensoziologische Studien über die Vegetation der Umgebung von Echigo-Sanzan und Okutadami. – Nature, Conserv. Soc. 57–152. (In Japanese with German summary)
10. *Vorob'ev D.P.* 1963. [Vegetation of the Kuril Islands]. Moscow–Leningrad. 92 p. (In Russian)
11. *Popov N.A.* 1963. [Forests of the South Kuril Islands and the prospects for their use]. – In: [Conference proceedings]. Krasnoyarsk. P. 59–69. (In Russian)
12. *Neshataeva V.Yu.* 2009. [Vegetation of the Kamchatka Peninsula]. Moscow. 527 p. (In Russian)
13. *Isachenko T.I., Lukicheva A.N.* 1956. [Birch and aspen forests] – In: [Vegetative cover of the USSR]. V. 1. P. 319–345. (In Russian)
14. *Kabanov N.E.* 1940. [Forest vegetation of the Soviet Sakhalin]. Vladivostok. 211 p. (In Russian)
15. *Manko Yu.I., Sidelnikov A.N.* 1989. [Influence of volcanism on vegetation]. Vladivostok. 163 p. (In Russian)
16. *Manko Yu.I.* 1980. Volcanism and dynamics of vegetation. – Botanicheskiy Zhurnal. 65(4): 457–469. <http://arch.botjournal.ru/?t=issues&id=19800404> (In Russian)
17. *Yakubov A.A., Grigoriant B.V., Aliyev A.D.* 1980. [Mud volcanism of the Soviet Union and its relationship to petroleum potential]. Baku. 167 p. (In Russian)
18. *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. I. Collective monograph on the materials of the annual International scientific and practical conference LXX Herzen readings 20–23 April, 2017]. St. Petersburg. P. 142–147. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=30521683&pff=1> (In Russian)
19. *Grishin S. Yu.* 2017. 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. 149(6): 43–59. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=30575549> (In Russian)
20. *Grishin S. Yu.* 2019. 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. 151(5): 32–47. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=41234508> (In Russian)
21. *Grishin S. Yu., Krestov P.V., Verkholat V.P., Shlyakhov S.A., Yakovleva A.N., Yakubov V.V.* 2013. – Dynamics of vegetation of Tolbachinsky dol (Kamchatka) in the last decades. – Komarovskie Chteniya. 61: 119–158. <https://www.biosoil.ru/KR/Publication/831> (In Russian)
22. *Grishin S. Yu., Burdukovskij M.L., Lazarev A.G., Komachkova I.V., Perepelkina P.A., Yakovleva A.N.* 2015. Devastation of vegetation as a result of the impact of pyroclastic surge (Shiveluch volcano, Kamchatka, 2010). – Vestnik of Far Eastern Branch of Russian Academy of Sciences. 2(180): 101–108. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=23485819> (In Russian)
23. *Grishin S. Yu., Perepelkina P.A., Burdukovskij M.L., Yakovleva A.N.* 2017. The beginning of restoration of forest vegetation after the February 27, 2005 pyroclastic surge from Sheveluch volcano (Kamchatka). – Vestnik Kamchatskoy Regional'noy Assotsiatsii "Uchebno-Nauchnyy Tsentr". Seriya: Nauki o Zemle. 36(4): 28–38. <http://www.kscnet.ru/journal/kraesc/article/view/167> (In Russian)
24. *Grishin S. Yu., Perepelkina P.A., Burdukovskij M.L.* 2019. Beginning of vegetation succession on lava flows from the 2012–2013 eruption of Tolbachik volcano, Kamchatka. – Rus. J. Ecol. 50(3): 300–303. <https://doi.org/10.1134/S1067413619030032>

25. *Del Moral R., Grishin S.Yu.* 1999. Volcanic disturbance and ecosystem recovery – Ecosystems of Disturbed Ground. Amsterdam. 137–160. https://faculty.washington.edu/moral/publications/RDM_Grishin.pdf
26. *Marler T.E., Del Moral R.* 2018. Increasing topographic influence on vegetation structure during primary succession. In: Increasing topographic influence on vegetation structure during primary succession. – *Plant Ecology*. 219(8): 1009–1020. <https://doi.org/10.1007/s11258-018-0853-z>
27. *Kopanina A.V., Lebedeva E.V., Vlasova I.I.* 2018. Features of vegetation restoration after the eruption of the 1907 Ksudach caldera in the south of the Kamchatka Peninsula – *Izvestiya RAN. Seriya Geograficheskaya*. 6: 57–69. <https://izvestia.igras.ru/jour/article/view/786/580> (In Russian)
28. *Berezina N.A., Afanasyeva N.B.* 2009. [Plant ecology: manual for graduate students]. Moscow. 400 p. (In Russian)
29. *Schweingruber F.H.* 2007. Wood Structure and Environment. Berlin. 279 p. <https://www.springer.com/gp/book/9783540482994>
30. *Bogolitsyn K.G., Surso M.V., Gusakova M.A., Zubov I.N.* 2016. The Influence of Stresses on the Component Composition and Structure of Juniper Wood. – *Lesnoy Zhurnal*. 6: 33–41. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=27371845> (In Russian)
31. *Fakhrudinova V.V., Benkova V.E., Shashkin A.V.* 2017. Variability of the tree-rings structure of Gmelin's larch at northern tree line (Peninsula of Taymyr). – *Siberian Journal of Forest Science*. 2: 62–69. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=29160420> (In Russian)
32. *Fonti M.V., Fakhrudinova V.V., Kalinina E.V., Tychkov I.I., Popkova M.I., Shishov V.V., Nikolaev A.N.* 2018. Long-term variability of anatomic features of annual rings of coniferous species in permafrost zone in central Siberia. – *Russian J. Forest Science*. 6: 403–416. <http://lesovedenie.ru/index.php/forestry/article/view/1143> (In Russian)
33. *Farahat E., Gartner H.* 2019. Anatomy and dendrochronological potential of *Moringa peregrina* from the hyper-arid desert in Egypt. – *Dendrochronologia*. 56: 125606. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2019.125606>
34. *Islama M., Rahmana M., Brauning A.* 2019. Impact of extreme drought on tree-ring width and vessel anatomical features of *Chukrasia tabularis*. – *Dendrochronologia*. 53: 63–72. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2018.11.007>
35. *Battipaglia G., Cherubini P., Saurer M., Siegwolf T.W., Strumia S., Cotrufo F.* 2007. Volcanic explosive eruptions of the Vesuvio decrease tree-ring growth but not photosynthetic rates in the surrounding forests. – *Global Change Biology*. 13(6): 1122–1137. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01350.x>
36. *Cruz-Munoz A.R., Rodriguez-Fernandez L., Calva-Vazquez G., Ruvalcaba-Sil J.L.* 2008. Effects due to Popocatepetl volcano eruptions on the elemental concentrations in tree growth rings. – *X-Ray Spectrom.* 37(2): 163–168. <https://doi.org/10.1002/xrs.1057>
37. *Alfaro Sanchez R., Camarero, J.J., Querejeta, J.I., Sagra, J., Moya D., Rodriguez-Trejo D.* 2020. Volcanic activity signals in tree-rings at the treeline of the Popocatepetl, Mexico. – *Dendrochronologia*. 59: 125663. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2020.125663>
38. *Carlón Allende T., Macías, J.L., Mendoza M.E., Villanueva Díaz J.* 2020. Evidence of volcanic activity in the growth rings of trees in the Tacaná Volcano, Mexico-Guatemala. – *Can. J. For. Res.* 50(1): 65–72. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2019-0214>
39. *Barykina R.P., Kudryashev L.V.* 1973. Anatomical study of hypoarctic shrubs *Betula exilis* Sukacz. and *Betula nana* L. – *Botanichesky Zhurnal* 58(3): 421 – 428. http://arch.botjournal.ru/?t=issues&id=19730303&rid=pdf_0004515 (In Russian)
40. *Borovikova M.G.* 2013. The year layer width variability of the fluffy birch stem wood and bark. – *Vestnik KrasGAU*. 2(77): 76–80. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=18964558> (In Russian)
41. *Corvalán Vera P., Naulin P.I., Contreras Valdovinos A.* 2019. Variación del espesor de corteza en el perfil fustal de *Nothofagus obliqua* en la precordillera de Maule, Chile. – *Interciencia*. 44(11): 644–648. https://www.interciencia.net/wp-content/uploads/2019/12/05_644_Com_Corvalan_v44n11.pdf (In Spanish with English and Portuguese abstracts)
42. *Stasova V.V., Zubareva O.N., Ivanova G.A.* 2015. Anatomical features of the scots pine stem phloem after forest fire. – *Siberian J. Forest Science*. 1: 74–86. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=23136897> (In Russian)
43. *Odhambo B., Meincken M., Seifert T.* 2014. 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*. 28(2): 555–565. <https://doi.org/10.1007/s00468-013-0971-0>
44. *Pausas J.G.* 2015. Bark thickness and fire regime. – *Functional Ecology*. 29(3): 315–327. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12372>

45. Pausas J.G. 2017. Bark thickness and fire regime: another twist. — *New Phytologist*. 213(1): 13–15.
<https://doi.org/10.1111/nph.14277>
46. Shearman T.M., Wang G.G., Ma P.T., Guan S. 2018. Patterns of bark growth for juvenile trees of six common hardwood species in the eastern United States and the implications to fire-tolerance. — *Trees*. 32(2): 519–524.
<https://doi.org/10.1007/s00468-017-1649-9>
47. 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(1): 267–277.
<https://doi.org/10.1007/s00468-018-1775-z>
48. Kopanina A.V. 2019. Structure and formation of bark tissues of *Betula ermanii* (Betulaceae) in ontogenesis. — In: *Plant anatomy: traditions and perspectives. Materials of the International Symposium dedicated to the 90th anniversary of Prof. Ludmila Ivanovna Lotova. September 16–22, 2019. Part 1: contributions in English. Moscow*. P. 130–134.
https://msu-botany.ru/gallery/10-29003-m664-conf-lotova2019_part1.pdf
49. Kopanina A.V. 2019. The role of woody plants in formation of the vegetation of juvenile volcanic substrates: the Ksudach caldera (South Kamchatka) — In: *Abstracts of the conference “Lost world” in biodiversity studies: focus on the Earth’s “blank spaces”, September 24–27, 2019, Vladivostok, Russia*. P. 45.
http://www.geobotanica.ru/symposium_2019/abstract_book_2019.pdf
50. Kopanina A.V. 2019. Vegetation of the Yuzhno-Sakhalinsky mud volcano as an indicator of activity — *IOP Conf. Ser.: Earth Environ. Sci.* 324: 012032.
<https://doi.org/10.1088/1755-1315/324/1/012032>
51. 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. A journal of plant science and conservation*. 8(2): 3–17.
<https://doi.org/10.17581/bp.2019.08212>
52. Kopanina A.V. 2019. Structural features of bark and wood of *Spiraea beauverdiana* (Rosaceae) in the extreme conditions of arctic and volcanic activity on the Kuril Islands. — *Siberian J. Forest Science*. 3: 52–63.
<https://www.elibrary.ru/item.asp?id=38587954> (In Russian)
53. Talskikh A.I., Kopanina A.V., Vlasova I.I. 2019. Structural features of the bark in young stems of *Betula ermanii* Cham. in the conditions of Yuzhno-Sakhalinsky mud volcano (Sakhalin Island) — *IOP Conf. Ser.: Earth Environ. Sci.* 324: 012033.
<https://doi.org/10.1088/1755-1315/324/1/012033>
54. Talskikh A.I., Kopanina A.V., Vlasova I.I. 2019. Specific structural features of the bark in annual stems of *Betula ermanii* Cham. exposed to hydrothermal gases and fluids of Baransky volcano, Iturup island. — In: *Plant anatomy: traditions and perspectives. Materials of the International Symposium dedicated to the 90th anniversary of Prof. Ludmila Ivanovna Lotova. September 16–22, 2019. Part 1: contributions in English. Moscow*. P. 130–134.
https://msu-botany.ru/gallery/10-29003-m664-conf-lotova2019_part1.pdf Part 1: contributions in English. Moscow. P. 241–25. https://msu-botany.ru/gallery/10-29003-m664-conf-lotova2019_part1.pdf
55. Evert R.F. 2006. *Esau’s Plant anatomy: meristems, cells, and tissues of the plant body: their structure, function, and development*. 3rd ed. New Jersey. 601 p.
56. Schafer J.L., Breslow B.P., Hohmann M.G., Hoffmann W.A. 2015. Relative bark thickness is correlated with tree species distributions along a fire frequency gradient. — *Fire Ecology*. 11(1): 74–87.
<http://dx.doi.org/10.4996/fireecology.1101074>
57. Midgley J.J., Lawes M.J. 2016. Relative bark thickness; towards standardised measurement and analysis. — *Plant Ecol.* 217(6): 677–681.
<https://doi.org/10.1007/s11258-016-0587-8>
58. Pellegrini A.F., Anderegg W.R., Paine C.E., Hoffmann W.A., Kartzinel T., Rabin S.S., Sheil D., Franco A.C., Pacala S.W. 2017. Convergence of bark investment according to fire and climate structures ecosystem vulnerability to future change. — *Ecol. Lett.* 20(3): 307–316.
<http://dx.doi.org/10.1111/ele.12725>
59. Midgley J.J. 2019. Evidence from Cape *Proteaceae* that high relative bark thickness is correlated with high bark thickness growth rates. — *South African J. Botany*. 124: 36–38.
<https://doi.org/10.1016/j.sajb.2019.04.021>
60. Bogolyubov A.S. 1996. [Method of geobotanical description of the forest]. Moscow. 264 p. (In Russian)
61. Andreyeva Ye.N., Bakal I.Yu., Gorshkov V.V. 2002. [Methods for studying forest communities]. St. Petersburg. 240 p. (In Russian)
62. Zaitsev G.N. 1973. [Methods of biometric calculations. Mathematical statistics in experimental botany]. Moscow. 256 p. (In Russian)
63. Minko A.A. 2004. [Statistical analysis in MS Excel]. Moscow. 448 p. (In Russian)

64. *Yeremin V.M., Kopanina A.V.* Atlas of the bark anatomy of trees, shrubs and lianas of Sakhalin and the Kuril Islands. 2012. Brest. 896 p. (In Russian)
65. *Novickaya L.L.* 2008. [Karelian Birch: mechanisms of growth and development of structural abnormalities]. Petrozavodsk. 144 p. <http://www.krc.karelia.ru/publ.php?id=4414&plang=e> (In Russian)
66. *Talskikh A.I., Kopanina A.V., Vlasova I.I.* 2019. [Structural features of the bark of young stems of *Betula ermanii* Cham. in the conditions of the Yuzhno-Sakhalin mud volcano (Sakhalin Island)]. – In.: Geodynamical Processes and Natural Hazards: abstracts of the III National scientific conference with foreign participation, Yuzhno-Sakhalinsk, May 27–31, 2019. Yuzhno-Sakhalinsk. P. 181. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=38176978&pf=1> (In Russian)
67. *Talskikh A.I., Kopanina A.V., Vlasova I.I.* 2019. [Structural features of the annual stem of *Betula ermanii* Cham. in the conditions of gas-hydrothermal activity of Baransky Volcano, Iturup Island]. – In.: [IX Congress of the Society of Plant Physiologists of Russia “Plant Physiology - the Basis for Creating Future Plants”. Abstracts of the Natural Scientific Conference with international participation September 19–21, 2019]. Kazan. P. 423. <https://doi.org/10.26907/978-5-00130-204-9-2019> (In Russian)
68. *Lawes M.J., Adie H., Russell-Smith J., Murphy B., Midgley J.J.* 2011. How do small savanna trees avoid stem mortality by fire? The roles of stem diameter, height and bark thickness. – *Ecosphere*. 2(4): 1–13. <https://doi.org/10.1890/ES10-00204.1>
69. *Hoffmann W.A., Geiger E.L., Gotsch S.G., Rossatto D.R., Silva L.C.R., Lau O.L., Haridasan M., Franco A.C.* 2012. Ecological thresholds at the savanna-forest boundary: how plant traits, resources and fire govern the distribution of tropical biomes. – *Ecol. Lett.* 15(7): 759–768. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01789.x>
70. *Sonsin J.O., Gasson P., Machado S.R., Caum C., Marcati C.R.* 2014. Atlas of Wood Diversity in the Cerrado of São Paulo. São Paulo. 423 p. (In English and Portuguese).
71. *Bruehlheide H., Dengler J., Purschke O. et al.* 2018. Global trait – environment relationships of plant communities. – *Nat. Ecol. Evol.* 2(12): 1906–1917. <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0699-8>