

## Структура коры однолетнего стебля *Spiraea beauverdiana* (Rosaceae) в условиях сольфатарных полей кальдеры вулкана Головнина (о-в Кунашир, Южные Курильские о-ва)

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

Институт морской геологии и геофизики ДВО РАН, Южно-Сахалинск, Россия  
E-mail: katya.vatserionova.85@mail.ru

Проведен сравнительный анализ внутренней структуры коры однолетнего стебля *Spiraea beauverdiana* S.K. Schneid. (Rosaceae Juss.) в экстремальных условиях сольфатарной активности в кальдере вулкана Головнина и в типичных условиях. Установлено, что сочетание экологических факторов в условиях сольфатарной активности – высокие температуры в почвах и приземном слое атмосферы, а также насыщение их токсичными газами, редкими и рассеянными химическими элементами, ограничения доступности почвенной влаги – вызывает нарушение в деятельности феллогена и камбия. Отклонения от нормального строения выражаются в изменении следующих параметров внутренней структуры *S. beauverdiana* – увеличении диаметра стебля, ширины коры, ширины перидермы и феллемы, в том числе радиального диаметра клеток феллемы, а также в отсутствии двурядных лучей. Нестабильная работа феллогена и камбия приводит к формированию зон аномального строения коры. Количественные показатели тканей и клеток, образующие аномальные зоны в коре, отличаются в несколько раз от аналогичных участков с нормальным строением.

**Ключевые слова:** кора, феллема, флоэма, аномалии, *Spiraea beauverdiana*, древесные растения, сольфатарная активность.

Вулканизм является наиболее масштабным и наглядным проявлением внутренних сил Земли, при этом современные вулканические процессы очень динамичны, что позволяет наблюдать их в реальном времени. В результате вулканизм создает своеобразные черты природы тех регионов, где он проявляется. Он определяет особенности литосферы, динамику рельефообразующих процессов, влияет на состав и прозрачность атмосферы, а также выступает в качестве одного из основных факторов почвообразования.

Современная вулканическая активность очень разнообразна. Это не только эксплозивная и эффузивная деятельность, сопровождающаяся пирокластическими и лавовыми потоками, но и разнообразные проявления газогидротермальной и фумарольной активности, которые существенно преобразуют биогеоценозы.

В России районами проявления современного вулканизма являются Камчатка и Курильские о-ва. Они характеризуются наибольшей вулканической активностью в северо-западной части Тихоокеанского огненного кольца. В этих регионах вул-

канизм – ведущий фактор динамики природных экосистем. Наиболее резкие изменения в биогеоценозах происходят в результате схода лавовых и пирокластических потоков, отложений взрывов (Gorshkov, 1967; Manko, Sidelnikov, 1989; Karpov, 2007; Degterev, 2009).

Для вулканов Курильских островов характерны извержения наиболее опасного, эксплозивного (взрывного) типа, при которых радиус поражаемой зоны может достигать 25–30 км. Подобные извержения часто сопровождаются палящими тучами, а также излияниями пирокластических и грязекаменных потоков, протяженность которых достигает нескольких километров, также вулканы могут находиться на стадии фумарольной активности (Laverov, 2005; Melekestsev, 2006; Laverov et al., 2006; Tikhonov, 2011). На Курильских островах выделяется не менее 36 действующих и потенциально опасных вулканов (Rybin et al., 2016). На острове Кунашир имеется четыре активных вулкана, три из которых находятся на гидротермально-сольфатарной стадии активности: вулканы Руруй, Менделеева и Головнина (Zharkov, 2014).

В широком смысле «сульфатарная деятельность» относится к вулканическим проявлениям с периодическим или постоянным выделением газов, в узком значении термин трактуется как выделение пара, содержащего сероводород или сернистый газ с температурой от 90 °С до 300 °С (Vlodavets, 1984). Сульфатарные поля образовывались в результате гидротермально-фреатических взрывов, на месте которых остались воронки. Современный микро-рельеф сульфатарных полей постоянно меняется, разрушаются или образуются постройки сульфатар, изменяются термальные источники, меняется поверхность сульфатарных полей, т.к. гидротермально измененные породы подвержены денудации. Микроклиматические особенности сульфатарных полей предполагают, что в местах интенсивных выходов, нагретых до 100 °С сульфатарных газов, происходит небольшой прогрев воздуха и его увлажнения. Сульфатарные газы, содержащие кроме паров воды – CO<sub>2</sub>, H<sub>2</sub>S, N<sub>2</sub> и многие другие газы, оказывают влияние на химический состав атмосферных осадков района. Сульфатно-хлоридный натриевый состав атмосферных выпадений на Курильских островах обусловлен повышенным содержанием серы в сульфатарных выходах (Yurchenko, 2004; Zharkov, 2014).

Современная гидротермальная и сульфатарная деятельность, особенно в пределах сульфатарных полей, обусловила формирование особых вулканогенных ландшафтов. На этих участках в течение длительного времени происходит постоянное воздействие агрессивных газов и растворов в условиях повышенного температурного фона, как на биотические компоненты, так и на литогенную основу, полностью меняя состав рыхлых отложений и коренных пород, что вызывает изменение направленности экзогенных процессов и преобразование форм рельефа (Vykasov, 1980; Razzhigaeva, 2005).

Современная вулканическая активность оказывает огромное влияние на формирование и динамику растительного покрова и прослеживается на обширных территориях, формируется комплекс восстановительных вулканогенных сукцессий, идущих с различной скоростью на разных субстратах и ведущих к формированию различных серийных, длительно-производных и условно-коренных сообществ, соответствующих их широтному и высотному-поясному положению, особенностям мезо- и микро-рельефа, химического и гранулометрического состава субстрата и условий увлажнения. В условиях нестабильного субстрата и бедного питания действуют очень жесткие экотопические фильтры, отбирающие наиболее приспособленные виды растений. Поэтому продолжительность восстановительных сукцессий на шлаковых полях составляет

не менее 150–200 лет, а на лавовых полях – свыше 1500 лет (Clarkson, 1998; Cutler et al, 2008; Neshataeva, 2009; del Moral, Magnússon, 2014; Grishin, 2014; Grishin, 2015; Korablyev, Neshataeva, 2016; Grishin, 2017; Nekrasov, Korablyev, 2019).

Фумарольная и газогидротермальная деятельность существенно преобразует окружающий ландшафт за счет выделения летучих оксидов азота, серы и паров воды с примесью углекислого газа и других веществ, сильного закисления субстрата, который содержит большое количество солей, повышенных температур в приземном слое воздуха, а материнский субстрат имеет аномально высокие содержания многих химических элементов, поэтому сульфатарное поле следует рассматривать, как природную лабораторию для отбора видов и форм растений, устойчивых к воздействию токсичных газов и к своеобразным эдафическим и микроклиматическим условиям. Вблизи сульфатар в местах выхода парогазовых струй атмосферный воздух и подстилающий субстрат отличаются от окружающих биотопов повышенными температурами и содержанием соединений серы (Manko, 1980; Manko, Sidelnikov, 1989; Neshataeva, 2009).

Смены и формирование растительности в районе сульфатарных полей зависят от почвенных условий, измененных их деятельностью, от устойчивости отдельных видов растений к токсичным газам (хлористый и фтористый водород, сероводород, сернистый газ и т. д.), а также от особенности микроклимата в зоне их проявления. Около активных сульфатар проявляется специфическая микрозональность в размещении растительных группировок, обусловленная различной устойчивостью видов к воздействию газов и своеобразным микроклиматическим условиям (Manko, 1980).

Таким образом, влияние вулканической активности отражается на всех уровнях организации живой природы.

В современной научной литературе очень слабо освещена проблема влияния извержений, сопровождающихся пеплопадами и лавовыми потоками, а также влияния поствулканической активности на внутреннюю структуру сосудистых растений. Мировой опыт изучения влияния геофизических явлений на древесные растения, в том числе вулканической деятельности в области дендрохронологических исследований, изложен в монографии F.H. Schweingruber (2007) и работах других авторов (Battipaglia et al., 2007; Cruz-Munoz et al., 2008; Alfaro Sanchez et al., 2020; Carlon Allende et al., 2020). Структурные изменения древесины в результате воздействия вулканов выражены в формировании узких годичных колец, узкой поздней древесины, ложных годичных

**Рисунок 1.** *S. beauverdiana* на северном участке Центрального Восточного сольфатарного поля кальдеры вулкана Головнина (Фото А.И. Тальских)

**Figure 1.** *S. beauverdiana* in the northern part of the Central Eastern (Tsentralnoe Vostochnoe) solfatara field of the Golovnin volcano's caldera (Photo by A.I. Talskikh)



колец, уменьшение толщины клеточных стенок и увеличение доли паренхимы в поздней древесине.

Исследования, которые выполняет коллектив лаборатории экологии растений и геоэкологии ИМГиГ ДВО РАН с 2007, года направлены на изучение структурного отклика древесных растений на стрессовые геологические и климатические условия островных экологических систем. Эти исследования открывают возможность выявления адаптивных черт внутренней структуры для понимания механизмов адаптации стебля древесных растений в экстремальных экологических условиях (Eryemin, Kopanina, 2012; Vatseriopova, Kopanina, 2016; Kopanina et al., 2017; Kopanina, 2019; Kopanina, Vlasova, 2019; Talskikh, 2019a).

Настоящее исследование выполнено с целью изучения внутренней структуры коры однолетнего стебля *Spiraea beauverdiana* S.K. Schneid. (Rosaceae Juss.) и ее устойчивости к сочетанию экологических факторов, связанных с газогидротермальной активностью вулкана Головнина на острове Кунашир. Для оценки закономерности и тенденции структурных изменений древесного растения проанализированы особенности коры, изменяющиеся в экстремальных условиях. Для достижения поставленной цели были выполнены следующие задачи: сбор материала в условиях сольфатарного поля и в типичных условиях, подготовка микропрепаратов с однолетними стеблями, измерение параметров тканей коры, их статистическая обработка и интерпретация результатов. Описание исследованных структурных аномалий в коре однолетнего стебля *S. beauverdiana* в условиях кальдеры Головнина.

## Материалы и методы

*S. beauverdiana* – это кустарник до 30 (60) см высотой, с опушенными или голыми молодыми побегами красно-коричневого цвета. Кора многолетнего стебля коричневого цвета. Листья до 6 см длиной, до 3,5 см шириной, от почти округлых до продолговато-эллиптических, с округлым (изредка клиновидным) основанием и тупой (иногда заостренной) верхушкой, сидячие или с коротким (до 2–5 мм) черешком. Цветки от 4 до 7 мм в диаметре, белые, иногда розоватые. Листовки 2,5–3 мм в диаметре, опушенные. Ареал этого вида занимает Восточную Сибирь, Дальний Восток России, Японию, Китай, Северную Америку (Yakubov et al., 1996). Северная граница ареала проходит в арктических широтах. В зависимости от экологических условий этому виду свойственны две жизненные формы: летнезеленый кустарник (до 1 м высотой) и летнезеленый кустарничек (Bezdelev, Bezdeleva, 2006). *Spiraea beauverdiana* произрастает в горных лесах и редколесьях, стланиковых зарослях, на скалах, каменистых склонах и осыпях, в кустарниковых тундрах, по окраинам болот, на разнотравных лугах, в том числе приморских (Yakubov et al., 1996).

Для анатомического анализа были отобраны однолетние стебли *S. beauverdiana* с трех особей на северном участке берега оз. Кипящего Центрального Восточного сольфатарного поля кальдеры вулкана Головнина (Рис. 1). Наиболее близко, на расстоянии 10–15 м от выходов сольфатар, расположенных вдоль берега термального озера Кипящего, среди каменистого склона вулкана встречаются разрозненные группировки в виде отдельных особей вы-



сотой не более 10–15 см. *S. beauverdiana*, *Ledum hypoleucum* Kom. и *Empetrum sibiricum* V.N. Vassil., а также рыхлые куртины *Reynoutria sachalinensis* (F. Schmidt) Nakai.

Центральное Восточное сольфатарное поле находится у подножья южного склона Центрального Восточного купола. Здесь выделены четыре обособленных участка с выходами сольфатарных газов и термальных вод: юго-восточный участок, северный, северо-западный и западный (Zharkov, 2014). На северном участке функционирует множество разнообразных кипящих котлов и сольфатар. Каналы термальных источников на северном участке разного состава (от субнейтральных до кислых) берут начало на глубине два метра из общего горизонта термальных вод. Субнейтральные гидротермы разгружаются на поверхности в виде гидрокарбонатно-сульфатных натриево-кальциевых термальных источников. Вблизи этих источников выходят кислые сульфатные натриевые термы. Они формируются в результате внедрения большого количества сольфатарных газов, в результате чего изначально субнейтральные гидротермы обогащаются сульфат-ионами и становятся более кислыми. В северной части озера у берега, где хорошо видны бурлящие выходы газогидротерм, температура воды достигает 80 °C (Zharkov, 2014).

В типичных условиях образцы *S. beauverdiana* с трех особей были собраны внутри кальдеры, на значительном удалении от сольфатарного поля (около 1 км) в сообществе – бамбучник кедровостланниково-кустарниковый (*Ledum hypoleucum*, *S. beauverdiana*, *Empetrum sibiricum*) (Рис. 2).

Собранный материал фиксировали в день сбора в смеси 96% этилового спирта и глицерина в соотношении 3:1. Для изготовления микросрезов использовался санный микротом с замораживающим столиком. Срезы для приготовления постоянных препаратов окрашивали регрессивным методом сафранином и нильским синим с последующей отмывкой в растворах этилового спирта возрастающей концентрации (от 50 до 96%) и заключительным обезживанием в карбоксилале и ксилале, фиксировали в синтетических заливочных средах (Barykina et al., 2004). Аналитическое исследование тканей коры выполнялось методами световой микроскопии. Программное обеспечение ZEN2lite и цифровая камера AxioCamMRc использовались для компьютерной обработки изображений микросрезов и измерения биометрических параметров. Проанализировано 24 количественных показателя тканей коры однолетних стеблей. Объем выборки для каждого параметра составлял не менее 30 измерений с каждой особи. При анализе параметров тканей и клеток в однолет-



**Рисунок 2.** *S. beauverdiana* в бамбучнике кедровостланниково-кустарниковом (типичные условия) (Фото А.И. Тальских)

**Figure 2.** *S. beauverdiana* in the pinus pumila-shrub sasa sp. (typical conditions) (Photo by A.I. Talskikh)

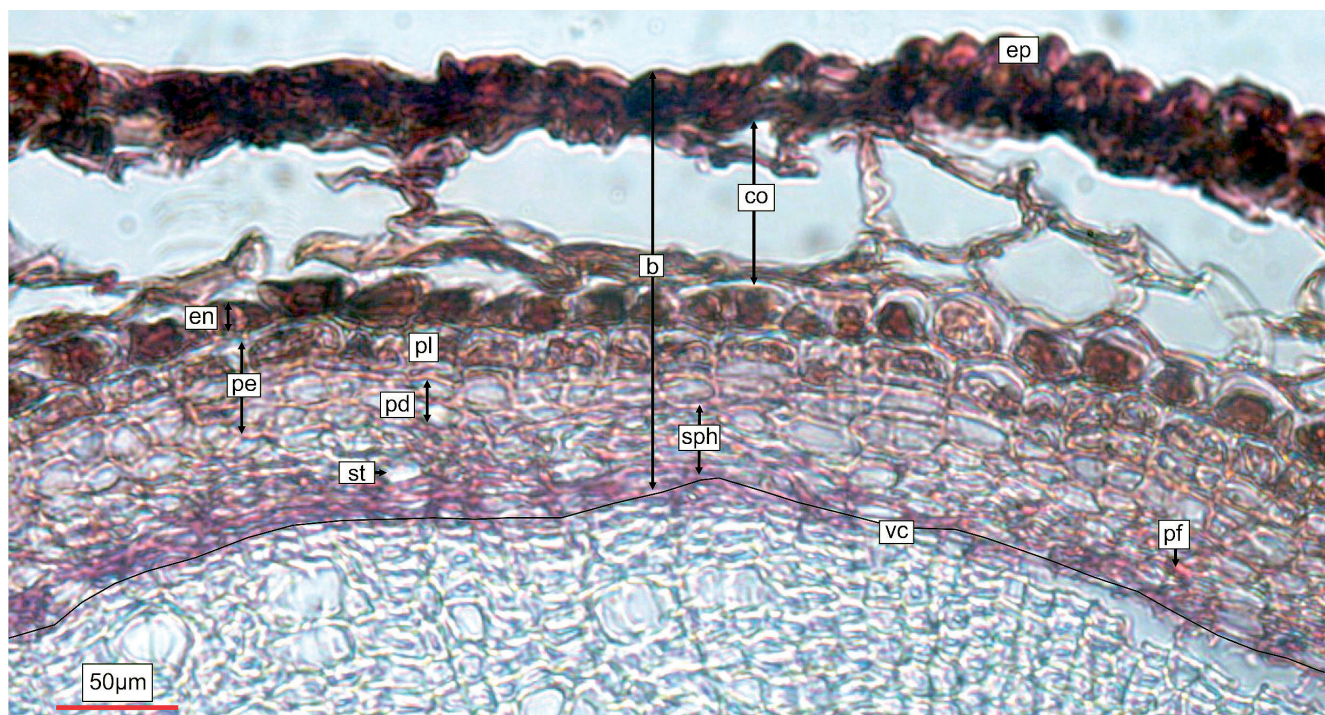
них стеблях с двух участков рассчитаны выборочное среднее ( $M_{cp}$ ), максимальное и минимальное значения, коэффициент вариации, стандартное квадратичное отклонение, границы математического ожидания ( $X$ ) (для доверительной вероятности 95%). Описание тканей коры выполнено нами на основе аналитических подходов, принятых The International Association of Wood Anatomists – IAWA по анатомии коры древесных растений (Angyalossy et al., 2016).

## Результаты и обсуждения

Сведения о внутреннем строении тканей коры близких видов (*Spiraea alpina* Pall. var. *nana*, *Spiraea betulifolia* Pall., *Spiraea crenata* L., *Spiraea humilis* Pojark., *Spiraea japonica* L. f., *Spiraea salicifolia* L.) описаны в работах Л.И. Лотовой и А.К. Тимониной (Lotova, Timonin, 2005) и *Spiraea salicifolia* В.М. Еремина и А.В. Копаниной (Eryemin, Kopanina, 2012). Нами впервые описана внутренняя структура коры и структурные преобразования однолетнего стебля *S. beauverdiana* в экстремальных условиях кальдеры вулкана Головнина (Kopanina, 2016; Kopanina et al., 2017; Kopanina, 2019; Vatsersionova et al., 2019).

Стебель *S. beauverdiana* в поперечном сечении имеет 4–5 граней. Центральный цилиндр формируется на основе прокамбиального кольца. Тканевый состав коры существенно изменяется в течение первого вегетационного сезона за счет раннего заложения





**Рисунок 3.** Фрагмент поперечного среза коры однолетнего стебля *S. beauverdiana* в типичных условиях: b – кора; ep – эпидерма; co – кортекс; en – эндодерма; pe – перидерма; pl – феллема; pd – феллодерма; sph – вторичная флоэма; pf – первичные флоэмные волокна; st – ситовидные трубки; vc – камбий.

**Figure 3.** Fragment of a cross-section of the bark in annual stem of *S. beauverdiana* in typical conditions: b – bark; ep – epiderm; co – cortex; en – endoderm; pe – periderm; pl – phellem; pd – phelloderm; sph – secondary phloem; pf – primary phloem fibers; st – sieve-tubes; vc – vascular cambium.

ния феллогена в глубоких слоях коры и последующего отмирания первичных тканей. Нами определено, что в конце первого вегетационного сезона ткани коры, расположенные снаружи от перидермы, почти полностью отмирают и деформируются, но не сдуваются. Эндодерма также, вероятно, деформируется после суберинизации феллемы. Таким образом, в конце вегетационного сезона в стебле *S. beauverdiana* по направлению от периферии к центру в коре располагаются следующие ткани: деформированная эпидерма; деформированный кортекс, включающий колленхиму, основную паренхиму и эндодерму; перидерма; протофлоэма, протофлоэмные волокна и склереиды; метафлоэма и вторичная флоэма. Протофлоэма к концу первого года сминается и не определяется на срезе (Рис. 3) (Koranina, 2019).

Диаметр стебля *S. beauverdiana* в условиях сольфатарного поля по сравнению с типичными условиями увеличивается на 29% за счет увеличения прироста вторичной ксилемы и коры (Таблица). Общая ширина коры в условиях сольфатарного поля по сравнению с типичными условиями увеличивается на 22% (Таблица). В раннее проведенных исследованиях, в однолетних стеблях *Toxicodendron orientale* Greene. в условиях Верхнедокторских групп термальных источников вулкана Менделеева происходит уменьшение ширины коры, а в однолетних стеблях *Betula*

*ermanii* Cham. в условиях Южно-Сахалинского грязевого вулкана (о-в Сахалин), Старозаводского сольфатарного поля и вблизи гидротермальных Голубых Озер вулкана Баранский (о-в Итуруп) ширина коры имеет близкие значения по сравнению с типичными условиями (Koranina, Vlasova, 2019; Talskikh et al., 2019a, b). Это указывает на то, что у разных видов древесных растений с разной жизненной формой адаптивные реакции могут отличаться в различных экологических условиях. Эпидерма однослойная, клетки на поперечном срезе округло-овальные. Эпидерма в условиях сольфатарного поля и в типичных условиях не изменяется. Кортекс в условиях сольфатарного поля и в типичных условиях не изменяет своей структуры. Ткани кортекса (колленхима и паренхима первичной коры), так же как и в типичных условиях, деформированы и сохраняются на стебле небольшими фрагментами. Колленхима 2–3-слойная в типичных условиях и 1-слойная в условиях сольфатарного поля, клетки имеют округлую или овальную форму. Основная паренхима кортекса состоит из округлых (изодиаметрических) клеток, между которыми развита сеть межклетников.

Перидерма закладывается во внутренней части кортекса и она включает в свой состав гомогенную феллему, феллоген и феллодерму. Клетки феллемы равномерно тонкостенные с темным содержимым.

Форма клеток феллемы прямоугольная (тангентально и радиально удлинена) и она сходна в различных экологических условиях. У однолетних стеблей ширина перидермы, в том числе феллемы, в условиях сольфатарного поля увеличивается на 10,5% и 14,8% соответственно по сравнению с типичными условиями, за счёт увеличения радиального диаметра клеток феллемы (Таблица). Подобная реакция характерна для перидермы однолетних стеблей *B. ermanii* в условиях Южно-Сахалинского грязевого вулкана (о-в Сахалин) (Talskikh et al., 2018; Talskikh et al., 2019a) и *T. orientale* в условиях газогидротермальных полей вулкана Менделеева (о-в Кунашир) (Коранина, Vlasova, 2019). Кроме того, в молодых стеблях *B. ermanii* и *T. orientale* наблюдается увеличение перидермы с возрастом по сравнению с типичными условиями. Возможно такая же тенденция будет

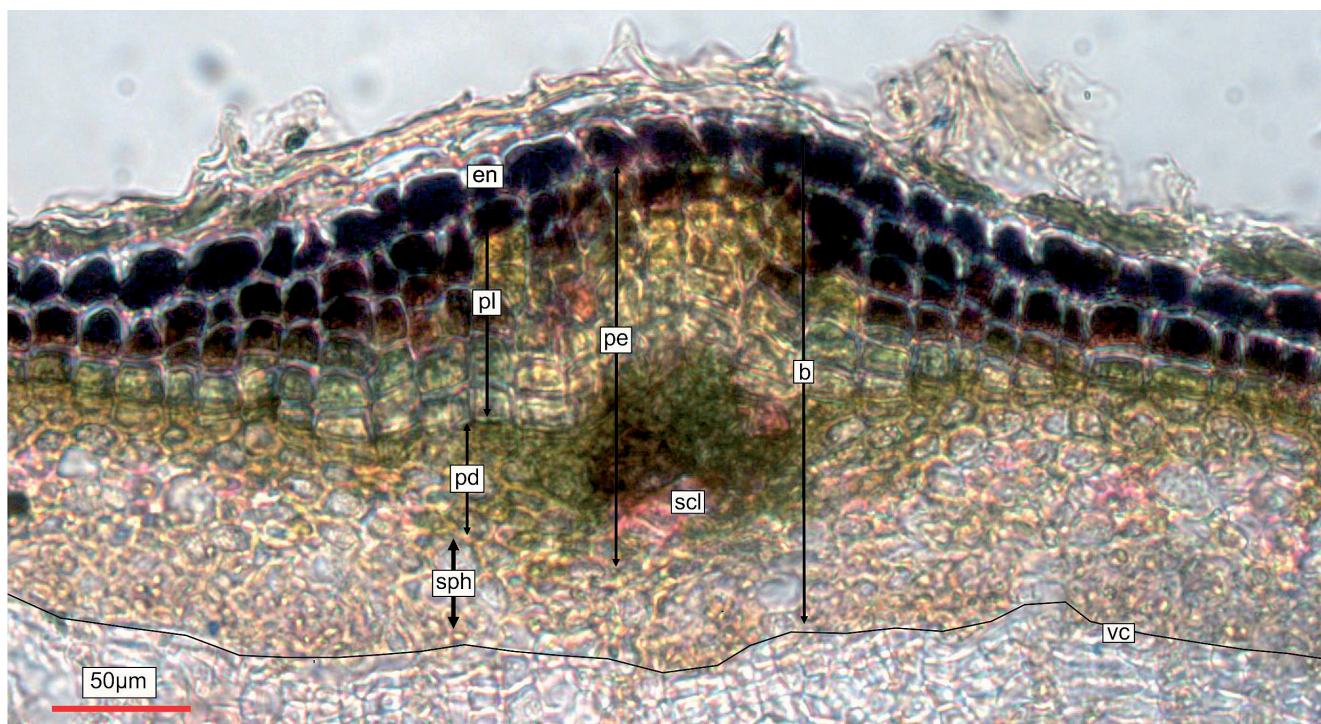
выявлена нами в молодых стеблях у *S. beauverdiana*. Тангентальные диаметры клеток феллемы имеют близкие значения, что и в типичных условиях. Феллодерма тонкая и состоит из 1–2 слоев паренхимных клеток. Форма клеток феллодермы прямоугольная (тангентально удлинена) на поперечном срезе.

Мы исследовали образцы, взятые в конце июля в типичных условиях и в условиях сольфатарного поля. На момент изучения образцов в типичных условиях по всей окружности стебля число слоев перидермы одинаково, а в условиях сольфатарного поля формируются аномальные зоны, в которых этот показатель значительно увеличивается. Тем самым о времени заложения перидермы и о скорости ее формирования судить довольно сложно, поскольку для этого необходимо исследование серий динамических срезов в течение вегетационного сезона.

**Таблица.** Количественная характеристика коры однолетних стеблей *S. beauverdiana* в различных экологических условиях  
**Table.** Bark traits annual stem of *S. beauverdiana* in various environmental conditions

Показатели, единицы измерения Traits, units	Северный участок Центрального Восточного сольфатарного поля Northern section Central Eastern (Tsentralnoe Vostochnoe) solfatara field		Типичные условия (участок внутри кальдеры) Typical conditions (intra-caldera site) Mcp±X
	Зона коры, не затронутая аномальным ростом Non-deformed bark tissues	Зона коры, затронутая аномальным ростом Deformed bark tissues	
	Mcp±X	Mcp±X	
Диаметр стебля, мм Stem diameter, mm	1,18±0,03	1,18±0,03	0,91±0,01
Ширина (толщина) коры, мкм Bark thickness, μm	122,8±8,64	–	100,5±3,32
Ширина перидермы, мкм Periderm width, μm	28,5±1,13	62,4±7,43	25,8±0,72
Ширина феллемы, мкм Phellem width, μm	19,4±0,66	31,0±1,05	16,9±0,60
Число клеток феллемы в радиальном ряду в аномальной зоне, шт. Number of phellem cells in the radial row in the abnormal zone, cells	–	10,1±0,82	–
Радиальный диаметр клеток феллемы, мкм Radial diameter of phellem cells, μm	10,3±0,58	4,45±0,51	8,34±0,33
Тангентальный диаметр клеток феллемы, мкм Tangent diameter of phellem cells, μm	11,9±1,14	4,56±0,62	11,8±0,78
Ширина вторичной флоэмы, мкм Secondary phloem width, μm	18,3±0,80	15,2±1,28	18,5±0,72
Радиальный диаметр членика ситовидной трубки, мкм Radial diameter of sieve tubes, μm	4,17±0,35	2,08±0,30	3,85±0,22
Тангентальный диаметр членика ситовидной трубки, мкм Tangent diameter of sieve tubes, μm	6,97±0,62	2,76±0,36	7,46±0,48
Число флоэмных лучей на 1 мм, общее, шт. The total number of the phloem rays per 1 mm, cells	21,0±0,70	–	22,0±0,81
Число однорядных флоэмных лучей на 1 мм, шт. The number of the uniseriate phloem rays per 1 mm, cells	20,5±0,64	–	21,2±0,82
Число двурядных флоэмных лучей на 1 мм, шт. The number of the biseriate phloem rays per 1 mm, cells	–	–	0,77±0,27
Длина членика ситовидной трубки, мкм Sieve-tube element length, μm	160,3±17,9	–	172,2±15,3
Высота однорядных лучей, мкм Ray uniseriate height, μm	214,3±11,1	–	236,0±17,8





**Рисунок 4.** Фрагмент поперечного среза коры с аномальным строением однолетнего стебля *S. beauverdiana* в условиях северного участка сольфатарного поля: b – кора; en – endoderm; pe – перидерма; pl – феллема; pd – феллодерма; sph – вторичная флоэма; scl – склеренхима; vc – васкулярный камбий.

**Figure 4.** Fragment of a cross-section of the bark with abnormal structure of an annual stem of *S. beauverdiana* in the conditions of the northern section solfatara field: b – bark; en – endoderm; pe – periderm; pl – phellem; pd – phelloderm; sph – secondary phloem; scl – sclerenchyma; vc – vascular cambium.

Первичные механические элементы представлены протофлоэнными волокнами и склереидами. Форма волокон округлая и многоугольная.

Вторичная флоэма в однолетнем стебле представлена только проводящей флоэмой, которая состоит из ситовидных трубок и клеток спутниц, аксиальной и лучевой паренхимы. Ситовидные трубки на поперечном срезе одиночные, расположенные диффузно и в небольших группах: попарно или образуют группы из трех. Все ситовидные пластинки простые. Ширина проводящей флоэмы, радиальный и тангентальный диаметр членика ситовидной трубки, длина членика ситовидной трубки в однолетнем стебле имеют близкие значения по сравнению с типичными условиями (Таблица), что согласуется с данными, полученными ранее для *V. ermanii* в условиях гидротермальных Голубых Озер вулкана Баранского, исключая диаметры члеников ситовидных трубок (Talskikh et al., 2018; Talskikh et al., 2019a, b). Аксиальная паренхима диффузная. Флоэмные лучи прямые на поперечном срезе. Лучи во флоэме однолетних стеблей в условиях сольфатарного поля только однорядные гомоцеллюлярные, а в типичных условиях встречаются и двурядные. Общее число флоэмных лучей и число однорядных флоэмных лучей в условиях сольфатарного поля, лишь незначительно уменьшается (на 4,8% и 3,4% соответственно) в нижних границах

математического ожидания и имеет близкие значения по сравнению с типичными условиями (Таблица). Подобная реакция характерна для однолетних стеблей *V. ermanii* в условиях Старозаводского сольфатарного поля и вблизи гидротермальных Голубых Озер вулкана Баранский (о-в Итуруп) (Talskikh et al., 2019b). В условиях сольфатарного поля и в типичных условиях высота однорядных лучей одинаковая.

В однолетнем стебле *S. beauverdiana* выявлены зоны неспецифического аномального строения тканей коры. В стебле эти зоны чередуются с участками «типичного» строения и различимы уже в конце первого вегетационного сезона (Vatserionova, Kopanina, 2016; Kopanina et al., 2017; Kopanina, 2018, 2019). На поперечном срезе по окружности стебля расположены от 1 до 4 зон. Формирование этих зон связано с нарушением в деятельности латеральных меристем стебля – феллогена и камбия. Вероятно, что их функциональная активность в условиях сольфатарного поля носит прерывистый характер в течение вегетационного сезона (Vatserionova, Kopanina, 2016). В результате образуются локальные более или менее округлые образования в коре – в перидерме или в более глубоких слоях – во вторичной флоэме.

В однолетних стеблях наибольшее развитие приобретают зоны аномального строения перидермы (Рис. 4). Количественные характеристики

аномальной зоны в перидерме на поперечном срезе существенно отличаются от участков «типичного строения». Феллема в этих зонах многослойная (6–11 слоев), а в тканях вне локусов с аномалиями она состоит из 1 слоя клеток (Таблица). При этом размер клеток в аномальной феллеме уменьшается. Клетки феллемы расположены нерегулярно, часть из них образует ровные радиальные ряды, а часть отклоняется и образует неровные ряды. В поперечном сечении клетки имеют различную форму – от квадратной до многоугольной и треугольной. Аномальная феллема тонкостенная, но встречаются небольшие группы клеток со значительно утолщенными оболочками. Феллодерма также имеет отклонения от нормального строения. Число слоев достигает от 3 до 7, при норме – 2 слоя. В массиве клеток аномальной феллодермы встречаются группы мелких клеток, оболочки которых утолщены и склерифицированы. На поперечном сечении отдельные группы клеток (3–5) могут быть значительно крупнее основного массива клеток и иметь форму многоугольников и неравнобоких трапеций. Некоторые клетки, расположенные около склеренхимных волокон, образуют брахисклериды (Vatserionova, Kopanina, 2016; Kopanina et al., 2017; Kopanina, 2018, Vatserionova et al., 2018). Под аномальной перидермой ширина вторичной флоэмы уменьшается в среднем на 17%. В том числе происходит уменьшение диаметров члеников ситовидных трубок в 2 раза по сравнению с флоэмой вне аномальных зон (Таблица).

Описанные структурные особенности аномалий *S. beauverdiana* обладают принципиальными чертами, свойственными неспецифическим аномалиям, которые выявлены у многих древесных растений. Неспецифические аномалии вызываются широким спектром денормализующих факторов среды: механические повреждения, экстремальные температуры, пестициды, промышленные выбросы, радиация, избыток или недостаток определенных веществ в почве. Денормализующие факторы воздействуют на систему регуляции ростовых процессов и таким образом нарушают деятельность образовательных тканей, что приводит к возникновению структурных аномалий. Неспецифические нарушения выражаются в ослаблении или полном снятии коррелятивных связей между частями растения в процессе роста. Эти нарушения приводят к структурной деградации, упрощению строения. При неспецифических нарушениях регуляции ростовых процессов стебель древесного растения или часть его имеет тенденцию превратиться в пучок радиально расходящихся побегов или в шаровидное тело (Korovin et al., 2001).

Выявленные структурные особенности в коре *S. beauverdiana* в условиях сольфатарного поля кальдеры вулкана Головинина позволяют говорить о некотором сходстве зон аномального строения с аномалией древесины, связанной с синдромом ямчатости стебля, которая встречается у многих деревьев. Ямчатость стебля (stem pitting) – весьма распространенная неспецифическая реакция древесных растений на многие и разнообразные по своей природе неблагоприятные воздействия (Korovin et al., 2001). Морфологическое проявление этого аномального изменения в каждом конкретном случае в той или иной мере модифицируется видовыми особенностями растения-носителя этого синдрома и спецификой денормализующего фактора. Ямчатость стебля может быть вызвана как биотическими факторами – заражением некоторыми вирусами или группой вирусов (переносится насекомыми, повреждающими побеги, или передается при прививках), так и определенным сочетанием абиотических факторов. Особое сочетание экологических факторов: температуры, света, влажности и плодородия почвы, приводит к формированию у березы повислой (*Betula pendula* Roth.) аномалий, структурно выражающихся в образовании аномальных лучей. Эти лучи во вторичной флоэме формируют выступ с крупными склерейдными группами, а в древесине образуют «ямку», по форме и размерам соответствующую коровому выступу (Korovin et al., 2001; Novitskaya, 2008; Tarelkina et al., 2018). В некоторых случаях синдром ямчатости стебля сопровождается образованием характерных наплывов на стволе или ветвях деревьев. В других случаях, например, у кленов (*Acer* L.), углубления представляют собой почти идеальные круглые «кратеры», в результате чего данный тип аномалий имеет собственное название «птичий глаз» (Kurnosov, 2000).

## Заключение

Реакция коры на влияние факторов вулканической активности может быть как прямой, так и опосредованной. Прямое воздействие заключается в том, что кора, как часть стебля, испытывает на себе влияние всех физических (состав газов, температура и др.) и эдафических факторов (минеральный состав почвы и ее физические свойства, наличие тяжелых металлов). Опосредованное влияние происходит при изменении процесса фотосинтеза в хлоренхиме, транспорт продуктов которого осуществляется флоэмой. Таким образом, современная сольфатарная активность вызывает не только количественные, но и качественные перестройки в стебле растения.



В результате статистического анализа структурных показателей коры однолетнего стебля *S. beauverdiana* в условиях Центрального Восточного сольфатарного поля кальдеры вулкана Головнина, нами была выявлена реакция внутренней структуры. Эта реакция выражается: в увеличении диаметра стебля, общей ширины коры, мощности покровной ткани (перидермы) за счет увеличения радиального диаметра клеток феллемы, отсутствии двурядных лучей.

В однолетнем стебле *S. beauverdiana* выявлена отчетливая реакция внутренней структуры коры в виде формирования зон неспецифического аномального строения, которым свойственны следующие черты – шаровидная форма аномального тела в перидерме, свилеватость волокнистых элементов, повышенная паренхимитизация и склерификация. Изученные аномалии в коре *S. beauverdiana* формируются в результате нарушения работы вторичных меристем – камбия и феллогена. В однолетних стеблях чаще всего встречаются аномалии перидермы. По своим структурно-функциональным особенностям аномалии, сформированные во вторичной флоэме и ксилеме, обладают сходством с аномалией, вызванной синдромом ямчатости стебля, которые оцениваются нами как адаптация к комплексу экстремальных условий сольфатарного поля.

Изучение структуры однолетнего стебля древесного растения *S. beauverdiana* в экстремальных условиях позволяет нам сделать вывод о формировании сложного разнонаправленного процесса адаптации у древесных растений.

## Благодарности

Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант № 15-04-04774) и в рамках государственного задания ИМГиГ ДВО РАН. Выражаем благодарность сотруднику лаборатории экологии растений и геоэкологии м.н.с. А.И. Тальских за предоставленные фотографии и участия в сборе материала для исследования.

## Список литературы

Angyalossy V., Pace M.R., Evert R.F., Marcati C.R., Oskolski A.A., Terrazas T., Kotina E., Lens F., Mazzoni-Viveiros S.C., Angeles G., Machado S.R., Crivellaro A., Rao K.S., Junikka L., Nikolaeva N., Baas P. 2016. IAWA list of microscopic bark features. IAWAJ. 37(4): 517–615. DOI: <https://doi.org/10.1163/22941932-20160151>

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 Po-

pocatepetl, Mexico. Dendrochronologia. 59: 125663. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2020.125663>

Battipaglia G., Cherubini P., Saurer M., Siegwolf T.W., Strumia S., Cotrufo F. 2007. Volcanic explosive eruptions of the Vesuvio decrease tree-ring growth but not photosynthetic rates in the surrounding forests. Global Change Biology. 13: 1122–1137. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01350.x>

[Barkalov] Баркалов В.Ю. 2009. Флора Курильских островов. Владивосток. 468 с.

[Bezdelev, Bezdeleva] Безделев А.Б., Безделева Т.А. 2006. Жизненные формы семенных растений российского Дальнего Востока. Владивосток. 296 с.

[Barykina] Барыкина Р.П., Веселова Т.Д., Деватов А.Г., Джалилова Х.Х., Ильина Г.М., Чубатова Н.В. 2004. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы. Москва. 312 с.

[Bykasov] Быкасов В.Е. 1980. Вулканогенные парагенетические ландшафтные комплексы. Известия АН СССР. Серия географическая. Вып. 5. С. 97–105

Clarkson B.D. 1998. Vegetation succession (1967–1989) on five recent montane lava flows, Mauna Loa, Hawaii. New Zealand J. of Ecology. 22(1): 1–9.

Cutler N.A., Belyea L.R., Dugmore A.J. 2008. Spatial patterns of microsite colonization on two young lava flows on Mount Hekla, Iceland. J. Veg. Sci. 19: 277–286. <https://doi.org/10.3170/2008-8-18371>

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 Spectrum. 37: 163–168. <https://doi.org/10.1002/xrs.1057>

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 Tacana Volcano, Mexico-Guatemala. Canadian Journal of Forest Research. 50(1): 65–72. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2019-0214>

[Degterev] Дегтерев А.В. 2009. Исследования современного состояния некоторых активных вулканов Курильской островной дуги. Вестник Сахалинского музея. № 1 (16). С. 229–236.

del Moral R., Magnússon B. 2014. Surtsey and Mount St. Helens: a comparison of early succession rates. Biogeosciences. 11: 2099–2111. <https://doi.org/10.5194/bg-11-2099-2014>

[Eremin, Kopanina] Ерёмин В.М., Копанина А.В. 2012. Атлас анатомии коры деревьев, кустарников и лиан Сахалина и Курильских островов. Брест. 896 с.

- [Gorshkov] Горшков Г.С. 1967. Вулканизм Курильской островной дуги. Москва. 287 с.
- [Grishin] Гришин С.Ю. 2014. Излияния лавовых потоков на Курильских островах в XX и начале XXI века: масштабы и глубина изменения экосистем. Изв. РГО. Т. 146. Вып. 6. С. 1–13.
- [Grishin] Гришин С.Ю. 2015. Погребение лесной растительности лавовыми потоками Толбачинского извержения (Камчатка, 2012–2013 г.) и его последствия. Изв. РГО. Т. 147. Вып. 6. С. 14–27.
- [Grishin] Гришин С.Ю. 2017. Излияние лавовых потоков на Камчатке в XX и начале XXI века: масштабы и глубина изменения экосистем. Изв. РГО. 149 (6): 43–59.
- [Karpov] Карпов Г.А., Лупикина Е.Г., Андреев В.И., Самкова Т.Ю. 2007. Воздействие вулканизма на окружающую среду (на примере извержений в кальдере академии наук и вулкана Карымский). Вестник ДВО РАН. № 2 (132). С. 83–99.
- [Koranina] Копанина А.В. 2016. Структурные эколого-анатомические исследования древесных растений на Сахалине и Курильских островах. Бюлл. БСИ ДВО РАН [Электронный ресурс]: науч. журн. Ботан. сад-институт ДВО РАН. Вып. 15(2). С. 36–38. <https://botsad.ru/media/cms/3615/36-38.pdf>
- [Koranina] Копанина А.В. 2018. Структурные адаптации *Spiraea beauverdiana* (Rosaceae Juss.) в экстремальных условиях. В сб.: Мат-лы VI Междунар. симп. им. Б.Н. Уголева, посвящ. 50-летию рег. коорд. совета по совр. пробл. древесиноведения, 10–16 сент. 2018 г., Ин-т леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск. Новосибирск. С. 108–111.
- [Koranina] Копанина А.В. 2019. Структурные особенности коры и древесины *Spiraea beauverdiana* (Rosaceae) в экстремальных условиях Арктики и поствулканической активности на Курильских островах. Сиб. лесн. журн. №3. С. 52–63. <https://doi.org/10.15372/SJFS20190307>
- [Koranina] Копанина А.В., Власова И.И., Вацерионова Е.О. 2017. Структурные адаптации древесных растений к условиям вулканических ландшафтов Курильских островов. Вестник ДВО РАН. № 1. С. 88–96.
- Koranina A.V., Vlasova I.I. 2019. Structural changes of bark of the woody liana *Toxicodendron orientale* Greene (Anacardiaceae) in the extreme environments of gashydrothermal volcanic activity. *Botanica Pacifica. A journal of plant science and conservation*. 8(2): 3–17. <https://doi.org/10.17581/bp.2019.08212>
- [Korablyev, Neshataeva] Кораблев А.П., Нешатаева В.Ю. 2016. Первичные вулканогенные сукцессии растительности Лесного пояса на плато Толбачинский дол (Камчатка). Известия РАН. Серия биологическая. № 4. С. 366–367 <https://doi.org/10.7868/s0002332916040056>
- [Korovin] Коровин В.В., Новицкая Л.Л., Курнос Г.А. 2001. Структурные аномалии стебля древесных растений. М. 259 с.
- [Kurnosov] Курнос Г.А. 2000. Ямчатость стебля как типичное проявление аномального строения стебля древесных растений. Лесной вестник. №6(15). С. 151–155.
- [Laverov] Лаверов Н.П., Добрецов Н.Л., Богатиков О.А., Бондур В.Г., Гурбанов А.Г., Карамурзов Б.С., Коваленко В.И., Мелекесцев И.В., Нечаев Ю.В., Пономарева В.В., Рогожин Е.А., Собисевич А.Л., Собисевич Л.Е., Федотов С.А., Хренов А.П., Ярмолюк В.В. 2005. Новейший и современный вулканизм на территории России. Москва. 604 с.
- [Laverov] Лаверов Н.П., Коваленко В.И., Ярмолюк В.В., Богатиков О.А., Акинин В.В., Гурбанов А.Г., Евдокимов А.Н., Кудряшова Е.А., Певзнер М.М., Пономарева В.В., Сахно В.Г. 2006. Новейший вулканизм северной Евразии: районирование и обстановки формирования. Доклады Академии наук. Т. 410. № 4. С. 498–502.
- [Lotova, Timonin] Лотова Л.И., Тимонин А.К. 2005. Анатомия коры розоцветных (Rosaceae): разнообразие, эволюция, таксономическое значение. Москва. 264 с.
- [Manko] Манько Ю.И. 1980. Вулканизм и динамика растительности. Бот. журн. № 65 (4). С. 457–469.
- [Manko, Sidelnikov] Манько Ю.И., Сидельников А.Н. 1989. Влияние вулканизма на растительность. Владивосток. 163 с.
- [Melekestsev] Мелекесцев И.В. 2006. Действующие и потенциально активные вулканы Курило-Камчатской островной дуги в начале XXI в.: этапы исследований, определение термина «действующий вулкан», будущие извержения и вулканическая опасность. Вестник Камчатской региональной организации Учебно-научный центр. Серия: Науки о Земле. № 1 (7). С. 15–35.
- [Neshataeva] Нешатаева В.Ю. 2009. Растительность полуострова Камчатка. Москва. 537 с.
- [Novitskaya] Новицкая Л.Л. 2008. Карельская береза: механизмы роста и развития структурных аномалий. Петрозаводск. 144 с.
- [Nekrasov, Korablyev] Некрасов Т.Л., Кораблев А.П. 2019. Влияние вулканических пеплопадов на видовое разнообразие сосудистых растений в ли-



ственничных лесах ключевой группы вулканов (Камчатка). Вестник ТвГУ. Серия Биология и экология. № 4 (56). С. 63–72.

[Rybin] Рыбин А.В., Дегтерев А.В., Чибисова М.В., Гурьянов В.Б., Коротеев И.Г. 2016. Вулканическая активность на Курильских островах в 2012–2015 гг. Вестник Камчатской региональной организации Учебно-научный центр. Серия: Науки о Земле. № 2 (30). С. 77–87.

[Razzhigaeva] Раззигаева Н.Г., Ганзей Л.А., Гребенникова Т.А., Беянина Н.И., Мохова Л.М., Арсланов Х.А., Чернов С.Б. 2014. Эволюция ландшафтов Курильских островов в голоцене. Известия РАН. Серия географическая. № 3. С. 43–50.

Schweingruber F.H. 2007. Wood Structure and Environment. Berlin. 279 p.

[Tikhonov] Тихонов И.Н., Рыбин А.В., Чибисова М.В. 2011. Некоторые закономерности времени возникновения сильных извержений вулканов Курильской островной дуги. Литосфера. № 3. С. 134–143.

[Talskikh] Тальских А.И., Копанина А.В., Власова И.И. 2018. Структурные особенности однолетнего стебля *Betula ermanii* Cham. в условиях Южно-Сахалинского грязевого вулкана (о-в Сахалин). В сб.: Материалы IV (XII) Международной ботанической конференции молодых учёных в Санкт-Петербурге 22–28 апреля 2018 года. СПб. С. 55.

Talskikh A.I., Kopanina A.V., Vlasova I.I. 2019a. Structural features of the bark in young stems of *Betula ermanii* Cham. in the conditions of Yuzhno-Sakhalinsky mud volcano (Sakhalin Island). IOP Conference Series Earth and Environmental Science. 324: 012033. <https://doi.org/10.1088/1755-1315/324/1/012033>

Talskikh A.I., Kopanina A.V., Vlasova I.I. 2019b. 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 90 anniversary

of Prof. Ludmila Ivanovna Lotova. September 16–22. In two part. Moscow. P. 241–245.

Tarelkina T.V., Novitskaya L.L., Nikolaeva N.N. 2018. Effect of sucrose exposure on the xylem anatomy of three temperate species. IAWA J. 39(2): 156–176.

[Vlodavets] Влодавец В.И. 1984. Справочник по вулканологии. Москва. 338 с.

[Vatserionova, Kopanina] Вацерионова Е.О., Копанина А.В. 2016. Особенности структуры молодых стеблей *Spiraea beauverdiana* в условиях сольфатарных полей вулкана кальдеры Головнина, остров Кунашир. Бюлл. БСИ ДВО РАН [Электронный ресурс]: науч. журн. Ботан. сад-институт ДВО РАН. Вып. 15. С. 8–10. <https://botsad.ru/media/cms/3615/8-10.pdf>

[Vatserionova] Вацерионова Е.О., Копанина А.В., Власова И.И. 2018. Сравнительная характеристика коры однолетних стеблей *Spiraea beauverdiana* Schneid. в условиях современной вулканической активности. В сб.: Мат-лы IV (XII) Междунар. ботан. конф. молодых ученых, 22–28 апреля 2018 г., Санкт-Петербург. СПб. С. 54–55.

Vatserionova C.O., Kopanina A.V., Vlasova I.I. 2019. Structural changes in the bark of *Spiraea beauverdiana* (Rosaceae) in Golovnin volcano caldera (Kunashir Island, South Kuriles). In: Plant anatomy: traditions and perspectives. Materials of the International Symposium dedicated to the 90 anniversary of Prof. Ludmila Ivanovna Lotova. In two part. Moscow. P. 260–264.

[Yakubov] Якубов В.В., Недолужко В.А., Шанцер И.А., Тихомиров В.Н., Румянцев С.Д. 1996. Семейство Розовые – Rosaceae. В кн.: Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб. Т. 8. С. 125–246.

[Yurchenko] Юрченко С.Г. 2004. Миграция химических элементов в водных объектах с различной антропогенной нагрузкой (юг Дальнего Востока): автореф. дис. ... канд. геогр. наук. Владивосток. 22 с.

[Zharkov] Жарков Р.В. 2014. Термальные источники южных Курильских островов. Владивосток. 378 с.

**The structure of the bark of the annual stem of *Spiraea beauverdiana* (Rosaceae) in the conditions of the solfatar fields of the Golovnin volcano's caldera (Kunashir, South Kuril Islands)**

© E.O. Vatsersonova, A.V. Kopanina, I.I. Vlasova

*Institute of Marine Geology and Geophysics, Far East Branch Russian Academy of Sciences, Yuzhno-Sakhalinsk, Russia*  
E-mail: [katya.vatsersonova.85@mail.ru](mailto:katya.vatsersonova.85@mail.ru)

The results of comparative analysis of adaptive features of bark of the *Spiraea beauverdiana* S.K. Schneid. (Rosaceae Juss.) are presented in the extreme conditions of the Central Eastern solfatar field of the Golovnin volcano's caldera and typical conditions (pinus pumila-shrub sasa sp.). A statistical analysis of the structural parameters of annual stem *S. beauverdiana* bark has been conducted, which has made it possible to distinguish features dependent on extreme environmental conditions. Parameters of annual stem bark have been elicited, which have higher than normal values: stem diameter, bark thickness, the thickness of periderm and phellem, radial diameter of phellem cells, lack of biseriate phloem rays. It was found the formation of distinct zones of bark abnormal structures having adaptive character in extreme conditions of solfataric fields. These abnormal zones are characterized by the own line of symmetry, they are sphere-shaped, tissues and cells indices forming these structures massively differ from the same parts with typical structures. The structural response of the annual stem bark of *S. beauverdiana* is likely to have an adaptive nature.

**Keywords:** bark, phellem, phloem, anomalies, *Spiraea beauverdiana*, woody plants, solfatar activity.

## References

- Angyalossy V., Pace M.R., Evert R.F., Marcati C.R., Oskolski A.A., Terrazas T., Kotina E., Lens F., Mazzone-Viveiros S.C., Angeles G., Machado S.R., Crivellaro A., Rao K.S., Junikka L., Nikolaeva N., Baas P. 2016. IAWA list of microscopic bark features. *IAWA J.* 37(4): 517–615. <https://doi.org/10.1163/22941932-20160151>
- Alfaro Sanchez R., Camarero J.J., Querejeta J.I., Sagra J., Moya D., Rodriguez-Trejo D. 2020. Volcanic activity signals in tree-rings at the treeline of the Popocatepetl, Mexico. *Dendrochronologia.* 59: 125663. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2020.125663>
- Battipaglia G., Cherubini P., Saurer M., Siegwolf T.W., Strumia S., Cotrufo F. 2007. Volcanic explosive eruptions of the Vesuvio decrease tree-ring growth but not photosynthetic rates in the surrounding forests. *Global Change Biology.* 13: 1122–1137. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01350.x>
- Barkalov V.Yu. *Flora Kuril'skikh ostrovov* [Flora of the Kuril Islands]. 2009. Vladivostok. 468 p. (In Russ.)
- Bezdelev A.B., Bezdeleva T.A. *Zhiznennye formy semennykh rastenii rossiiskogo Dal'nego Vostoka* [Life forms of seed plants of the Russian Far East]. 2006. Vladivostok. 296 p. (In Russ.)
- Barykina R.P., Veselova T.D., Devyatov A.G., Dzhililova H.Kh., Ilyina G.M., Chubatova N.V. *Spravochnik po botanicheskoi mikrotekhnike. Osnovy i metody* [Handbook of botanical microtechnics. Basics and Methods]. 2004. Moscow. 312 p. (In Russ.)
- Bykasov V.E. 1980. Vulkanogennyye parageneticheskiye landshaftnyye komplekсы [Volcanic paragenetic landscape complexes]. In: *Izvestiya Akademii Nauk SSSR. Seriya geograficheskaya.* [News of the Academy of Sciences of the USSR. Geographic series]. 5: 97–105. (In Russ.)
- Clarkson B.D. 1998. Vegetation succession (1967–1989) on five recent montane lava flows, Mauna Loa, Hawaii. *New Zealand J. of Ecology.* 22(1): 1–9.
- Cutler N.A., Belyea L.R., Dugmore A.J. 2008. Spatial patterns of microsite colonization on two young lava flows on Mount Hekla, Iceland. *J. Veg. Sci.* 19: 277–286. <https://doi.org/10.3170/2008-8-18371>
- Cruz-Munoz A.R., Rodriguez-Fernandez L., Calva-Vazquez G., Ruvalcaba-Sil J. L. 2008. Effects due to Po-



- pocatepetl volcano eruptions on the elemental concentrations in tree growth rings. *X-Ray Spectrum*. 37: 163–168. <https://doi.org/10.1002/xrs.1057>
- 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 Tacana Volcano, Mexico-Guatemala. *Canadian Journal of Forest Research*. 50 (1): 65–72. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2019-0214>
- Degterev A.V. 2009. Issledovaniya sovremennogo sostoyaniya nekotorykh aktivnykh vulkanov Kuril'skoi ostrovnnoi dugi [Research of the current state of some active volcanoes of the Kuril island arc]. In: *Vestnik Sahalinskogo muzeya* [Bulletin of the Sakhalin Museum]. 1(16): 229–236. (In Russ.)
- del Moral R., Magnússon B. 2014. Surtsey and Mount St. Helens: a comparison of early succession rates. *Biogeosciences*. 11: 2099–2111. <https://doi.org/10.5194/bg-11-2099-2014>
- Eremin V.M., Kopanina A.V. *Atlas anatomii kory derev'ev, kustarnikov i lian Sahalina i Kuril'skikh ostrovov* [Atlas of the bark anatomy of trees, shrubs and lianas of Sakhalin and the Kuril Islands]. 2012. Brest. 896 p. (In Russ.)
- Gorshkov G.S. *Vulkanizm Kuril'skoi ostrovnnoi dugi* [Volcanism of the Kuril island arc]. 1967. Moscow. 287 p. (In Russ.)
- Grishin S.Yu. 2014. Izliyaniya lavovykh potokov na Kuril'skikh ostrovakh v XX i nachale XXI veka: mashtaby i glubina izmeneniya ekosistem [Outpourings of lava flows on the Kuril Islands in the XX and early XXI centuries: the scale and depth of ecosystem changes]. *Izvestiya RGO*. [News of the Russian Geographical Society]. 146(6): 1–13. (In Russ.)
- Grishin S.Yu. 2015. Pogrebniye lesnoi rastitel'nosti lavovymi potokami Tolbachinskogo izverzheniya (Kamchatka, 2012–2013 g.) i ego posledstviya [Burial of forest vegetation by lava flows of the Tolbachik eruption (Kamchatka, 2012–2013) and its consequences]. *Izvestiya RGO*. [News of the Russian Geographical Society]. 147(6): 14–27. (In Russ.)
- Grishin S.Yu. 2017. Izliyaniye lavovykh potokov na Kamchatke v XX i nachale XXI veka: mashtaby i glubina izmeneniya ekosistem [Outpouring of lava flows in Kamchatka in the XX and early XXI centuries: the scale and depth of ecosystem changes]. *Izvestiya RGO*. [News of the Russian Geographical Society]. 149(6): 43–59. (In Russ.)
- Karpov G.A., Lupikina E.G., Andreev V.I., Samkova T.Yu. 2007. Vozdeistviye vulkanizma na okruzhayushchuyu sredu (na primere izverzhenii v kal'dere Akademii Nauk i vulkana Karymskii) [The impact of volcanism on the environment (on the example of eruptions in the caldera of the Academy of Sciences and the Karymsky volcano)]. *Vestnik Dal'nevostochnogo otdeleniya Rossijskoj akademii nauk*. [Bulletin of the Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences]. 2(132): 83–99. (In Russ.)
- Kopanina A.V. 2016. Strukturnyye ekologo-anatomicheskiye issledovaniya drevesnykh rasteniina Sakhaline i Kuril'skikh ostrovakh [Structural ecological and anatomical studies of woody plants on Sakhalin and the Kuril Islands]. *Byull. BSI DVO RAN* [Elektronnyj resurs]: nauch. zhurn. Botan. sad-institut DVO RAN. [Bull. BSI FEB RAS [Electronic resource]: scientific. zhurn. Botanical Garden-Institute FEB RAS]. 15(2): 36–38. <https://botsad.ru/media/cms/3615/36-38.pdf> (In Russ.)
- Kopanina A.V. 2018. Strukturnyye adaptacii *Spiraea beauverdiana* (Rosaceae Juss.) v ekstremal'nykh usloviyakh [Structural adaptations of *Spiraea beauverdiana* (Rosaceae Juss.) in extreme conditions]. In: *Mat-ly VI Mezhdunar. simp. im. B.N. Ugoleva* [Materials of the VI Intern. symp. n. a. B.N. Ugolev]. Krasnoyarsk. Novosibirsk. 108–111 pp. (In Russ.)
- Kopanina A.V. 2019. Strukturnyye osobennosti kory i drevesiny *Spiraea beauverdiana* (Rosaceae) v ekstremal'nykh usloviyakh Arktiki i postvulkanicheskoi aktivnosti na Kuril'skikh ostrovakh [Structural features of the bark and wood of *Spiraea beauverdiana* (Rosaceae) in extreme conditions of the Arctic and post-volcanic activity in the Kuril Islands]. *Sibirskii lesnoi zhurnal*. [Siberian Forest Journal]. 3: 52–63. <https://doi.org/10.15372/SJFS20190307> (In Russ.)
- Kopanina A.V., Vlasova I.I., Vatsersonova E.O. 2017. Strukturnyye adaptacii drevesnykh rastenii k usloviyam vulkanicheskikh landshaftov Kuril'skikh ostrovov [Structural adaptation of woody plants to the conditions of the volcanic landscapes of the Kuril Islands]. *Vestnik DVO RAN*. [FEB RAS Bulletin]. 1: 88–96. (In Russ.)
- Kopanina A.V., Vlasova I.I. 2019. Structural changes of bark of the woody liana *Toxicodendron orientale* Greene (Anacardiaceae) in the extreme environments of gashydrothermal volcanic activity. *Botanica Pacifica*. A journal of plant science and conservation. 8(2): 3–17. <https://doi.org/10.17581/bp.2019.08212>
- Korablev A.P., Neshataeva V.Yu. 2016. Pervichnyye vulkanogennyye sukcesii rastitel'nosti Lesnogo poyasa na plato Tolbachinskii dol (Kamchatka) [Primary volcanogenic successions of vegetation of the Forest belt on the Tolbachinsky dol plateau (Kamchatka)]. *Iz-*

- vestiya RAN. Seriya biologicheskaya. [Izvestia RAN. Biological series]. 4: 366–376. <https://doi.org/10.7868/s0002332916040056> (In Russ.)
- Korovin V.V., Novitskaya L.L., Kurnosov G.A. *Strukturnyye anomalii steblya drevesnykh rastenii* [Structural anomalies of the stem of woody plants]. 2001. Moscow. 259 p. (In Russ.)
- Kurnosov G.A. 2000. Yamchatost' steblya kak tipichnoe proyavlenie anomal'nogo stroleniya steblya drevesnykh rastenii [Stem pitting as a typical manifestation of abnormal strolling of the stem of woody plants]. *Lesnoi vestnik*. [Forest Bulletin]. 6(15): 151–155. (In Russ.)
- Laverov N.P., Dobretsov N.L., Bogatkov O.A., Bondur V.G., Gurbanov A.G., Karamurзов B.S., Kovalenko V.I., Melekestsev I.V., Nechaev Yu V.V., Ponomareva V.V., Rogozhin E.A., Sobisevich A.L., Sobisevich L.E., Fedotov S.A., Khrenov A.P., Yarmolyuk V.V. *Noveishii i sovremenniy vulkanizm na territorii Rossii* [The newest and modern volcanism on the territory of Russia]. 2005. Moscow. 604 p. (In Russ.)
- Laverov N.P., Kovalenko V.I., Yarmolyuk V.V., Bogatkov O.A., Akinin V.V., Gurbanov A.G., Evdokimov A.N., Kudryashova E.A., Pevzner M M., Ponomareva V.V., Sakhno V.G. 2006. Noveishii vulkanizm severnoi Evrazii: rayonirovaniye i obstanovki formirovaniya [Newest volcanism of northern Eurasia: regionalization and setting of formation]. *Doklady Akademii nauk*. 410 (4): 498–502. (In Russ.)
- Lotova L.I., Timonin A.K. *Anatomiya kory rozocvetnykh (Rosaceae): raznoobraziye, evolyuciya, taksonomicheskoye znachenie* [Anatomy of the bark of Rosaceae: diversity, evolution, taxonomic significance]. 2005. Moscow. 264 p. (In Russ.)
- Manko Yu.I. 1980. Vulkanizm i dinamika rastitel'nosti [Volcanism and vegetation dynamics]. *Botanicheskii zhurnal* [Botanical Journal]. 65(4): 457–469. (In Russ.)
- Manko Yu.I., Sidelnikov A.N. *Vliyanie vulkanizma na rastitel'nost'*. [The influence of volcanism on vegetation]. 1989. Vladivostok. 163 p. (In Russ.)
- Melekestsev I.V. 2006. Deistvuyushchiye i potencial'no aktivnyye vulkany kurilo-kamchatskoi ostrovnogo dugi v nachale XXI v.: etapy issledovaniya, opredeleniye termina "deistvuyushchii vulkan", budushchiye izverzheniya i vulkanicheskaya opasnost' [Active and potentially active volcanoes of the Kuril-Kamchatka island arc at the beginning of the 21st century: research stages, definition of the term "active volcano", future eruptions and volcanic hazard]. *Vestnik Kamchatskoy regional'noj organizatsii Uchebno-nauchnyj centr. Seriya: Nauki o Zemle*. [Bulletin of the Kamchatka regional organization. Educational and scientific center. Series: Earth Sciences]. 1(7): 15–35. (In Russ.)
- Neshataeva V.Yu. *Rastitel'nost' poluoostrova Kamchatka*. [Vegetation of the Kamchatka Peninsula]. 2009. Moscow. 537 p. (In Russ.)
- Novitskaya L.L. *Karel'skaya bereza: mekhanizmy rosta i razvitiya strukturnykh anomalii* [Karelian birch: mechanisms of growth and development of structural anomalies]. 2008. Petrozavodsk. 144 p. (In Russ.)
- Nekrasov T.L., Korablev A.P. 2019. Vliyaniye vulkanicheskikh peplopadoy na vidovoye raznoobraziye sosudistykh rastenii v listvennichnykh lesakh klyuchevskoi gruppy vulkanov (Kamchatka) [Influence of volcanic ashfalls on the species diversity of vascular plants in larch forests of the Klyuchevskaya group of volcanoes (Kamchatka)]. *Vestnik TvGU. Seriya Biologiya i ekologiya*. [TvSU Bulletin. Series Biology and Ecology]. 4(56): 63–72. (In Russ.)
- Rybin A.V., Degterev A.V., Chibisova M.V., Guryanov V.B., Koroteev I.G. 2016. Vulkanicheskaya aktivnost' na kuril'skikh ostrovakh v 2012–2015 gg [Volcanic activity in the Kuril Islands in 2012–2015]. *Vestnik Kamchatskoy regional'noj organizatsii Uchebno-nauchnyj centr. Seriya: Nauki o Zemle* [Bulletin of the Kamchatka Regional Organization Educational and Scientific Center. Series: Earth Sciences]. 2(30): 77–87. (In Russ.)
- Razzhigaeva N.G., Ganzei L.A., Grebennikova T.A., Belyanina N.I., Mokhova L.M., Arslanov Kh.A., Chernov S.B. 2014. Evolyuciya landshaftov Kuril'skikh ostrovov v golocene [Evolution of landscapes of the Kuril Islands in the Holocene]. *Izvestiya Rossijskoy akademii nauk. Seriya geograficheskaya*. [Bulletin of the Russian Academy of Sciences. Geographic series]. 3: 43–50. (In Russ.)
- Schweingruber F.H. 2007. *Wood Structure and Environment*. Berlin. 279 p.
- Tikhonov I.N., Rybin A.V., Chibisova M.V. 2011. Nekotoryye zakonomernosti vremeni vozniknoveniya sil'nykh izverzhenii vulkanov Kuril'skoi ostrovnogo dugi [Some regularities of the time of occurrence of strong volcanic eruptions of the Kuril island arc]. *Lithosphere* [Lithosphere]. 3: 134–143. (In Russ.)
- Talskikh A.I., Kopanina A.V., Vlasova I.I. 2018. Strukturnyye osobennosti odnoletnego steblya Betula ermanii Cham. v usloviyakh Yuzhno-Sahalinskogo gryazevogo vulkana (o-v Sahalin) [Structural features of the annual stem Betula ermanii Cham. in the conditions of the Yuzhno-Sakhalin mud volcano (Sakhalin Island)]. In: *Materialy IV (XII) Mezhdunarodnoj botanicheskoy konferentsii molodykh uchyonykh*



- v *Sankt-Peterburge* [Materials of the IV (XII) International Botanical Conference of Young Scientists in St. Petersburg]. Saint Petersburg. 55 p. (In Russ.)
- Talskikh A.I., Kopanina A.V., Vlasova I.I. 2019a. Structural features of the bark in young stems of *Betula ermanii* Cham. in the conditions of Yuzhno-Sakhalinsky mud volcano (Sakhalin Island). *IOP Conference Series Earth and Environmental Science*. 324: 012033. <https://doi.org/10.1088/1755-1315/324/1/012033>
- Talskikh A.I., Kopanina A.V., Vlasova I.I. 2019b. 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 90 anniversary of Prof. Ludmila Ivanovna Lotova*. September 16–22. In two part. Moscow. 241–245 pp.
- Tarelkina T.V., Novitskaya L.L., Nikolaeva N.N. 2018. Effect of sucrose exposure on the xylem anatomy of three temperate species. *IAWA J.* 39(2): 156–176.
- Vlodavets V.I. *Spravochnik po vulkanologii* [Handbook of Volcanology]. 1984. Moscow. 338 p. (In Russ.)
- Vatserionova E.O., Kopanina A.V. 2016. Osobennosti struktury molodykh steblei *Spiraea beauverdiana* v usloviyakh sol'fatarnykh polej vulkana kal'dery Golovnina, ostrov Kunashir [Structural features of young stems of *Spiraea beauverdiana* in the conditions of solfatar fields of the Golovnin caldera volcano, Kunashir Island]. In: *Byull. BSI DVO RAN* [Elektronnyj resurs]: nauch. zhurn. Botan. sad-institut DVO RAN. [Bull. BSI FEB RAS [Electronic resource]: scientific. zhurn. Nerd. garden-institute FEB RAS]. 15: 8–10. <https://botsad.ru/media/cms/3615/8-10.pdf> (In Russ.)
- Vatserionova E.O., Kopanina A.V., Vlasova I.I. 2018. Sravnitel'naya harakteristika kory odnoletnikh steblei *Spiraea beauverdiana* Schneid v usloviyakh sovremennoi vulkanicheskoi aktivnosti [Comparative characteristics of the bark of annual stems of *Spiraea beauverdiana* Schneid under conditions of modern volcanic activity]. In: *Mat-ly IV (XII) Mezhdunar. botan. konf. molodyh uchenyh* [Materials IV (XII) Intern. nerd. conf. young scientists]. Saint Petersburg. 54–55 pp. (In Russ.)
- Vatserionova C.O., Kopanina A.V., Vlasova I.I. 2019. Structural changes in the bark of *Spiraea beauverdiana* (Rosaceae) in Golovnin volcano caldera (Kunashir Island, South Kuriles). In: *Plant anatomy: traditions and perspectives. Materials of the International Symposium dedicated to the 90 anniversary of Prof. Ludmila Ivanovna Lotova*. In two part. Moscow. 260–264 pp.
- Yakubov V.V., Nedoluzhko V.A., Shantser I.A., Tikhomirov V.N., Rumyantsev S.D. 1996. Semejstvo Rozovye – Rosaceae [Family Pink – Rosaceae]. In: *Cosudistye rasteniya sovetskogo Dal'nego Vostoka* [Vascular Plants of the Soviet Far East]. Vol. 8. Saint Petersburg. 125–246 pp. (In Russ.)
- Yurchenko S.G. 2004. *Migraciya himicheskikh elementov v vodnykh ob'ektakh s razlichnoi antropogennoi nagruzkoj (yug Dal'nego Vostoka): avtoref. dis. ... kand. geogr. nauk* [Migration of chemical elements in water bodies with different anthropogenic load (south of the Far East): author. dis. ... Cand. geogr. sciences]. Vladivostok. 22 p. (In Russ.)
- Zharkov R.V. *Termal'nyye istochniki yuzhnykh Kuril'skikh ostrovov* [Thermal springs of the southern Kuril Islands]. 2014. Vladivostok. 378 p. (In Russ.)