

**ФОРМОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ *RHODODENDRON
SICHOTENSE* POJARK. (ERICACEAE)
В ПРИМОРСКОМ КРАЕ**

О.С. Вологодина

Ботанический сад-институт ДВО РАН, г. Владивосток

Большинство авторов «Флоры СССР», следуя идеям В. Л. Комарова, придерживалось монотипической концепции вида. В частности, А.И. Пояркова при обработке рода *Rhododendron* L. для «Флоры СССР» в 1952 г. по образцу, собранному из: «Уссурийский край, округ залива Ольги, в цветении, 28 апреля 1913 года. В. Белоусов» (тип – LE), установила ещё один вид для Дальнего Востока страны, описанный ею как новый, – *Rhododendron sichotense* Pojark.

Данный вид наиболее близок к *Rh. dauricum* L. и к *Rh. mucronulatum* Turcz., от которых отличается остающимися на зиму листьями, опадающими после развития молодых побегов. У *Rh. sichotense* число листьев может быть от 3 до 10, у *Rh. mucronulatum* от 1 до 5, у *Rh. dauricum* от 2 до 7.

На основании данных анализа литературы можем сделать вывод, что в настоящее время о систематическом положении данного вида нет единого мнения. Так, некоторые авторы в своих работах (Александрова, 1972, 2003; Воробьёв и др., 1966; Воробьёв, 1968; Зорикова, 1973; Тафинцев, 1978) рассматривали этот вид как самостоятельный – *Rh. sichotense*.

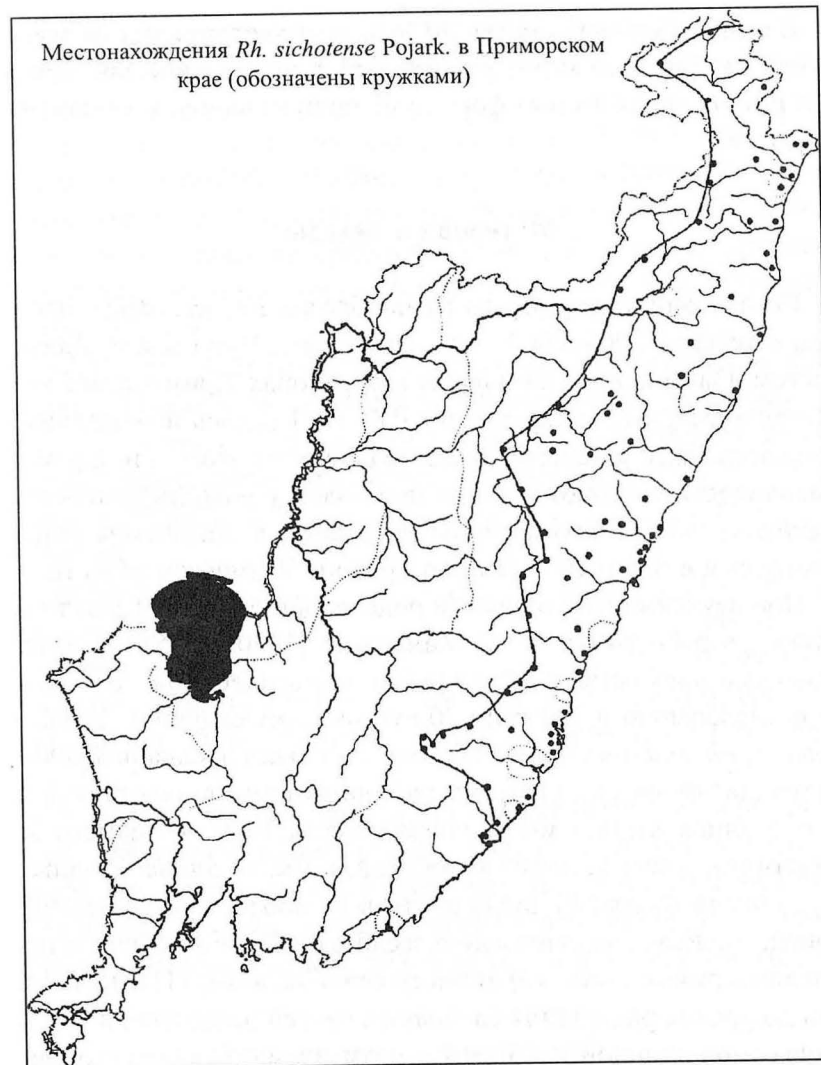
С другой стороны, некоторые ботаники считают необоснованным выделение *Rh. sichotense* в качестве самостоятельного вида. В.Н. Ворошилов (1982) определил его на уровне подвида *Rh. dauricum* L. subsp. *sichotense* (Pojark.) Worosch., занимающего восточную часть ареала *Rh. dauricum*. Такое выделение основано на том, что подвид *Rh. dauricum* L. subsp. *sichotense* (Pojark.) Worosch. имеет сходное строение листа с *Rh. dauricum*, но у первого листья снизу более покрыты дисковидными желёзками, чем у второго, и нередко могут быть ржавыми из-за опушения.

Позже А.П. Хохряков и М.Т. Мазуренко (1991) относили этот вид в родство к *Rh. mucronulatum* – *Rh. mucronulatum* subsp. *sichotense* (Pojark.) Khokhr. По их мнению, у этого подвида всего лишь более долговечные, относительно более широкие, листья, чем у *Rh. mucronulatum*, и распространён он в пределах ареала по восточному склону Сихотэ-Алиня. *Rh. sichotense* по форме цветка, величине коробочки в большей мере сходен с *Rh. mucronulatum*.

В дальнейшем В.А. Недолужко (1995) рассматривал данный вид рододендрона в ранге подвида *Rh. dauricum* – *Rh. dauricum* L. subsp. *sichotense* (Pojark.) Alexander. et Schmidt ex Worosch. Он полагал, что сихотинский рододендрон имеет самостоятельный ареал и зону переходных к *Rh. dauricum* форм, которые отражают в основном высотный характер.

В своих работах некоторые иностранные учёные рассматривали *Rh. sichotense* в ранге самостоятельного вида (Bean, 1951; Breuckner, 1981; Dostalek, 1995; Dostalek et al., 1988; Nakai, 1919; Rehder, 1949), который отличается от *Rh. dauricum* и *Rh. mucronulatum* по высоте куста, отсутствию остроконечного заострения на листьях и разными ареалами.

Rh. sichotense является эндемом восточных склонов Сихотэ-Алиня. Северная граница ареала *Rh. sichotense* находится в Хабаровском крае и достигает Советской Гавани (Александрова, 1972, 2003; Зорикова, 1973; Пояркова, 1952). *Rh. sichotense* довольно часто встречается в Ольгинском, Дальнегорском, Кавалеровском, Тернейском районах Приморского края. Пределом распростране-



ния *Rh. sichotense* на юге являются окрестности пос. Валентин (в северной части Лазовского района). По форме ареал *Rh. sichotense* вытянут в виде полосы вдоль восточного макросклона хр. Сихотэ-Алинь, и мы относим его к ленточному типу (см. рисунок).

В границах своего ареала *Rh. sichotense* встречается на разной высоте над уровнем моря. Это важный фитоценотический компонент разнотипных лесных формаций, один из видов, доминантных в подлеске.

Материал и методы

Исследования формового разнообразия *Rh. sichotense* проводили в течение 2003–2005 гг. в Тернейском, Чугуевском, Дальнегорском, Ольгинском, Кавалеровском районах Приморского края. В Ботаническом саду-институте ДВО РАН велись наблюдения за рододендронами в течение всего года. Кроме этого для изучения изменчивости таксономических признаков у рододендронов ряда *Daurica* (Pojark.) проводили исследования в Хасанском районе Приморья и в Читинском сельском районе Читинской области.

При изучении изменчивости рододендронов использовали методику, разработанную С.А. Мамаевым (1970, 1975). Выделяли локальные популяции с различными экологическими условиями, где исследованию подлежали 20 кустов рододендронов. У *Rh. sichotense*, *Rh. mucronulatum* и *Rh. dauricum* были проанализированы следующие признаки: 1) высота растения (длина главного побега), в см; 2) длина листа, в мм; 3) ширина листа, в мм; 4) диаметр околоцветника, в мм; 5) длина коробочки, в мм; 6) длина черешка, в мм; 7) число жилок; 8) число листьев на побеге в ранневесенний период; 9) число выделительных желёзок в 1 мм² верхнего и нижнего эпидермиса листа; 10) диаметр венчика, в мм; 11) высота венчика до уровня разделения свободных частей лепестков, в мм; 12) длина самой длинной тычиночной нити, в мм; 13) длина столбика, в мм. Основные характеристики побега (признаки № 1–3) были проанализированы для всех выборок.

У каждого растения также обращали внимание на окраску цветков и листьев (в летний и в осенний периоды), наличие опушения и остроконечия на листьях, форму листовой пластинки. При

этом использовали общепринятые методики (Фёдоров и др., 1956), позволяющие определить морфологические особенности рододендронов.

Обработку данных морфологической изменчивости проводили методами биометрии (Галанин и др., 1986; Зайцев, 1990). При анализе полученных данных использованы такие статистические показатели, как средняя арифметическая (M), ошибка среднего (m), коэффициент вариации (V, %). Расчёты проводили с помощью программы Excel.

Амплитуду изменчивости количественных признаков определяли по величине коэффициента вариации. Оценку величины коэффициента вариации проводили на основе эмпирической шкалы уровней изменчивости признаков С.А. Мамаева (V, %):

Очень низкий	до 7
Низкий	7–12
Средний	13–23
Высокий	24–40
Очень высокий	более 40

Количественные признаки с очень низким, низким, средним уровнями изменчивости могут быть использованы в диагностике видов.

Объектами анатомического исследования были листья рододендронов, собранные в разных районах Приморского края и в Читинской области. Пользовались общепринятыми методами (Эсау, 1969). Срезы делали от руки бритвой, заключали в глицерин-желатину. Готовые препараты изучали под микроскопом «Ломо Микмед-2».

Внутривидовая изменчивость

Наиболее обычна раскидистая форма куста от 50 см до 2 м высотой, отличающаяся классическими параметрами морфологических признаков (Пояркова, 1952). Это ветвистый кустарник с растопыренными ветвями и прямыми, торчащими, обычно собранными

несколькими пучками на концах ветвей побегами. Кора старых ветвей тёмно-серая. Годовалые побеги красновато-бурые, коротко пушистые или покрытые сидячими, округлыми чешуевидными желёзками.

Красивые с приятным запахом листья *Rh. sichotense* достигают 1,7–3,5 см длины, 0,9–2,0 см ширины. Листья на стерильных ростовых побегах – до 4,5 см длиной, до 2,3 см шириной. Листья вдоль побега обычно более узкие, чем листья вдоль цветущих побегов, по форме продолговато-эллиптические. Черешки пушистые или чешуйчато-железистые, в 5–10 раз короче пластинки. Пластинка кожистая, сверху ярко-зелёная, снизу бледная светло-зелёная. Листовая пластинка с обеих сторон густо, особенно снизу, усаженная чешуевидными, округлыми желёзками, без щетинистых волосков, лишь сверху по средней жилке коротко пушистая. В очертании она большей частью эллиптически-яйцевидная или эллиптическая, с широко или даже округло-клиновидным основанием, с тупой, часто выемчатой или коротко заостренной верхушкой, кончающейся коротким тупым (шипикообразным) выростом жилки, с почти цельным или неясно расставленным городчатым краем листа.

Листья зимующие, обычно осенью они свертываются в трубку, но весной вновь раскручиваются. В снежные годы (с предшествующим влажным летом) листья на многих кустах не скручиваются, а в засушливые годы с бесснежной зимой они свертываются в трубочку. Очевидно, скручивание листьев – приспособительное свойство растений к перенесению неблагоприятных условий – не только морозов, но и засух: как летних, так и зимних.

Rh. sichotense цветёт весной, одетый прошлогодними листьями, которые опадают одновременно с распусканием новых. Цветочные почки одиночные или большей частью сближенные на конце побега в числе 2–4, цветоножки 0,5–0,8 мм длиной, скрытые под долго остающимися почечными чешуями. Чашечка маленькая – 2–2,5 мм в диаметре, с едва заметными округлыми голубыми зубцами. Венчик 2,1–2,7 см длиной, 3–4,5 см в диаметре, воронковидно-колокольчатый, до середины надрезанный на округлые или

широкояйцевидные, тупые лопасти, к основанию не суженные в короткий ноготок, отгиб менее открытый, чем у других близких видов, так как лопасти полупростертые и налегают краями друг на друга.

Тычинок десять, верхние короче венчика, нижние немного превышают его. Их тычиночные нити все согнутые и ниже середины густо опушены плоскими волосками. Столбик длинее тычинок, пурпурный, с чёрно-пурпурным рыльцем. Завязь сплошь железистая. Коробочка на ножке 9–14 мм длиной, от продолговато-цилиндрической до цилиндрически-яйцевидной.

Краткая характеристика локальных популяций *Rh. sichotense*

Локальная популяция-1 (ЛП-1). Окрестности пос. Ольга (Ольгинский район), 2–3 км к юго-западу от населённого пункта. *Rh. sichotense* произрастал на вершине горы, вдоль выходов скал в подлеске дубового леса. Численность популяции *Rh. sichotense* небольшая (18 кустов) из-за пожаров. Кустарник раскидистой формы, высотой от 56 до 120 см. Листья округлояйцевидные, продолговато-эллиптические, на длинных черешках, тёмно-зелёные, почти бурые, (табл. 1). Прирост был небольшой, 1–3 см. Семенное возобновление отсутствовало.

Локальная популяция-2 (ЛП-2). Окрестности пос. Ракушка (Ольгинский район), бух. Валентина. В подлеске берёзово-дубового леса на окраине населённого пункта, вдоль морского побережья. Форма кустов *Rh. sichotense* раскидистая, высота растений 50–140 см. Листья крупные, продолговато-эллиптические, почти округлые, с характерным запахом, тёмно-зелёные, опушение отсутствовало, прирост 1–2,5 см. По-видимому, не цвёл, семенные коробочки отсутствовали.

Локальная популяция-3 (ЛП-3). Окрестности с. Синегорье (Кавалеровский район), 5–10 км на север от населённого пункта. Растения произрастали в подлеске лиственнично-сосново-пихто-

Таблица 1

Средние значения количественных признаков *Rh. sichotense*
в локальных популяциях в Приморском крае ($M \pm m$)

Локальная популяция	Высота растения, см	Длина листа, мм	Ширина листа, мм	Длина черешка, мм	Число жилок
ЛП-1	68,3 ± 2,4	26,1 ± 0,5	14,0 ± 0,15	7,5 ± 0,11	8,7 ± 0,1
ЛП-2	71,5 ± 1,5	24,6 ± 0,4	14,0 ± 0,2	7,7 ± 0,08	9,3 ± 0,2
ЛП-3	97,5 ± 3,3	24,1 ± 0,6	12,0 ± 0,3	5,8 ± 0,15	9,1 ± 0,3
ЛП-4а	29,6 ± 0,4	19,1 ± 0,3	12,2 ± 0,2	6,2 ± 0,08	8,5 ± 0,2
ЛП-5	95,5 ± 4,7	18,9 ± 0,4	10,3 ± 0,2	4,0 ± 0,1	8,4 ± 0,4

Примечание. М – средняя арифметическая, m – ошибка среднего.

вого леса на вершине горы и по северо-восточному склону. Кустарник раскидистой формы, листья продолговато-эллиптические, эллиптические, почти округлые, тёмно-зелёные. Семенное возобновление отсутствовало.

Локальная популяция-4 (ЛП-4). Сихотэ-Алинский заповедник, в районе кордона «Благодатный» (Тернейский район). В подлеске дубового леса, численность популяции небольшая. Высота кустов 60–80 см, форма раскидистая. Листья продолговато-эллиптические, округлойцевидные. Окраска листьев тёмно-зелёная и зелёная. Коробочки средних размеров (7–13 мм).

Нам приходилось наблюдать вторичное цветение рододендрона в октябре в Сихотэ-Алинском заповеднике (урочище «Кабань») без листьев, это свидетельствует о том, что *Rh. sichotense* морфологически ближе к *Rh. mucronulatum*. Коробочка цилиндрической формы, 0,9–2 см шириной, на относительно длинной ножке 9–14 мм.

Проведённые нами исследования показали, что ценоареалом вида является Дальнегорский район Приморья, где *Rh. sichotense* растёт в подлеске кедрово-широколиственных лесов, образуя во время цветения сплошной «ковёр». *Rh. sichotense*, произрастающий в районе Дальнегорского перевала, имеет раскидистую форму. Листья почти округлые, продолговато-эллиптические, широкоэллиптические, тёмно-зелёные с характерным запахом.

Исследования локальных популяций *Rh. sichotense* в окрестностях поселков Ольга, Ракушка, Синегорье, в Сихотэ-Алинском заповеднике (кордоны «Благодатный», «Кабаний»), в районе Дальнегорского перевала показали, что данная форма обычна и встречается по всему ареалу.

Локальная популяция-4а (ЛП-4а). В пределах ареала *Rh. sichotense* мы наблюдали и супралиторальные популяции, связанные с морским побережьем. Вдоль побережья в заповеднике «Сихотэ-Алинский» (кордон «Благодатный») *Rh. sichotense* выходил из подлеска, габитус куста приобретал подушковидную форму, приуроченную к песчаным субстратам. Главная физиономическая черта таких растений – низкорослость, крайне медленный рост побегов в длину и связанное с этим интенсивное ветвление; все побеги оказывались тесно сближенными. Рост стеблей в длину тормозился ярким и прямым светом, постоянными ветрами, недостатком минерального питания и пр.

В Сихотэ-Алинском заповеднике, вдоль морского побережья, в осенний период листья на одном побеге приобретали, кроме бурого, ещё и красно-бурю, жёлтую окраску. Такое многообразие в окраске листовой пластинки можем описать так: «fuscus» – бурая, «rubro-fuscus» – красно-бурая, «aurea» – жёлтая. *Rh. sichotense*, имеющий в благоприятных условиях форму прямостоячего кустарника, образует на берегу моря подушковидную форму. Сильно развитая стержневая корневая система позволяла растениям добывать себе влагу и минеральные вещества с большей глубины.

Локальная популяция-5 (ЛП-5). На горе Снежная (Чугуевский район) в сообществах из *Pinus pumila* Rgl. встретили особую форму *Rh. sichotense*. Здесь произрастали формы с белой, кремовой, светло-розовой и тёмно-фиолетовой окраской цветков. У *Rh. sichotense* наблюдали уменьшение размеров вегетативных органов. Кустарник высотой 50–110 см, кора светло-серая гладкая, листья округло-эллиптические, почти округлые и округлые (длина листа практически равна ширине), небольших размеров, кожистые, тёмно-зелёные. Диаметр околоцветника варьировал в пределах

Внутрипопуляционная изменчивость признаков *Rh. sichotense*
в локальных популяциях в Приморском крае

Локальная популяция	Высота растения, мм	Длина листа, мм	Ширина листа, мм	Длина черешка, м	Число жилок
ЛП-1	48,7	23	22	18,2	16,6
ЛП-2	35,0	21,2	19	16,8	34,8
ЛП-3	41,2	28,2	28,1	30,1	41,3
ЛП-4а	49,5	20,3	21,3	15,9	31,8
ЛП-5	38,7	23,0	27,1	28,6	40,8

Примечание. V – коэффициент вариации, %.

существования вида. В дальнейшем в процессе эволюции популяция будет отвечать увеличением численности уже существующих, адаптивных к этим изменениям, вариантов и сокращением численности (исчезновением) – не адаптивных. При этом эволюции как процесса выработки новых адаптаций происходить не будет, за видом в целом сохранится его название, хотя может произойти необратимое изменение и его генофонда, и фенотипического состава.

Таким образом, *Rh. sichotense* проявляет значительную экологическую изменчивость. Локализацию его форм наблюдали в различных районах Приморского края, что позволяет делать выводы не только о большой экологической пластичности вида, но и о том, что биологическая разнокачественность особей в популяциях обеспечивает сохранение вида и его форм – компонентов сбалансированного полиморфизма. Внутривидовое разнообразие *Rh. sichotense* является фактором эволюционной стабильности.

Межвидовая изменчивость

Количественные значения высоты побегов, диаметров околоцветников совпадали у *Rh. sichotense* и *Rh. dauricum*, но эти виды отличаются по форме листьев. Для *Rh. sichotense* характерны листья

25–45 мм. Коробочки небольшие (6–11 мм длиной). С нашей точки зрения, эта форма, встречающаяся в данных экологических условиях, наиболее декоративна и заслуживает изучения для озеленения населённых пунктов Приморского края.

У подножья горы в подлеске *Rh. sichotense* имел сильно вытянутые междоузлия, листья только верхушечные, низкий процент облиствения, и при последующей интродукции в БСИ ДВО РАН в течение нескольких лет отсутствовало цветение.

Географическая изменчивость

Географическая изменчивость наиболее чётко проявлялась в отношении высоты растений. В зоне смешанных лесов, дубняков в Приморье, когда кустарник произрастал в подлеске, высота побегов составляла 1–1,5 м. На вершине горы Снежная размер кустов *Rh. sichotense* варьировал от 50 до 110 см. Вдоль морского побережья (кордон «Благодатный» в заповеднике Сихотэ-Алинский) *Rh. sichotense* имел высоту 25–40 см. Размер кустов колебался в зависимости от условий местообитания: главным образом от действия ветров на морском побережье и от высоты над уровнем моря. Заметное снижение высоты кустов наблюдается по мере приближения к берегу моря.

В Приморском крае *Rh. sichotense* проявлял широкую амплитуду в отношении размеров кустов, листьев, цветков, окраски околоцветника и листьев (табл. 2). Исследования показали, что *Rh. sichotense*, произрастающий в разных экологических условиях, характеризовался особенно сильной изменчивостью листьев. У растения изменялись не только размер и число листьев, но и форма, и окраска листовой пластинки.

Rh. sichotense – эволюционно устойчивый вид, об этом говорит разнообразие форм внутри вида. Как известно, при увеличении разнообразия увеличивается сумма жизни (Северцов, 1990). В популяциях *Rh. sichotense* наблюдали несколько форм, каждая из которых адаптивна по отношению к тому или иному аспекту

широкоэллиптические, продолговато-эллиптические, округлые по форме, меньших размеров, *Rh. mucronulatum* и *Rh. dauricum* имеют ланцетные, заостренно-эллиптические листья более крупных размеров (табл. 3).

Средние размеры пластинки листа у *Rh. sichotense* достигали 18,3×9,4 мм. По краю листья *Rh. mucronulatum*, *Rh. sichotense* и *Rh. dauricum* либо цельные, либо слабо городчатые. Опушение отсутствовало у *Rh. sichotense* и *Rh. dauricum*; опушение у *Rh. mucronulatum* было явно выраженным у растений, произрастающих вдоль побережья или на островах. Для листьев *Rh. mucronulatum*, *Rh. sichotense* и *Rh. dauricum* характерно перистое жилкование, хорошо выражены центральная жилка и боковые анастомозы.

Таблица 3

Характеристика количественных признаков *Rh. sichotense*, *Rh. mucronulatum* и *Rh. dauricum* (M ± m)

Признак	<i>Rh. sichotense</i>	<i>Rh. mucronulatum</i>	<i>Rh. dauricum</i>
Высота растения, см	95,8±1,3	42,0 ±1,5	105,6±3,2
Длина листа, мм	18,9±0,4	27,9±0,7	22,4±0,6
Ширина листа, мм	10,0±0,3	13,4±0,3	12,5±0,3
Число листьев	6,7±0,15	1,8±0,06	3,5±0,1
Длина черешка, мм	3,9±0,2	5,2±0,1	4,9±0,1
Число жилок	7,8±0,5	9,0±0,5	8,3±0,1
Диаметр околоцветника, мм	31,0±0,7	33,3± 0,5	30,6± 0,7
Высота венчика, мм	8,4±0,09	9,01±0,1	8,3±0,1
Число цветков в соцветии	3,9±0,15	4,0±0,08	4,4±0,2
Длина тычиночной нити, мм	15,4±0,2	16,2±0,17	14,8±0,2
Длина столбика, мм	23,5±0,1	24,5±0,1	21,5±0,2
Длина коробочки, мм	10,2±0,4	12,9±0,3	10,8±0,4

Примечание. M – средняя арифметическая, m – ошибка среднего.

Выделенные качественные признаки часто перекрываются (табл. 4). Строго различить популяции по качественным признакам оказалось на практике не всегда возможным. Это же относится

Таблица 4

Сравнительная характеристика морфологических признаков *Rh. sichotense*, *Rh. mucronulatum* и *Rh. dauricum*

Показатель	<i>Rh. sichotense</i>	<i>Rh. mucronulatum</i>	<i>Rh. dauricum</i>
Форма листа	Широко-эллиптическая, эллиптическая, продолговато-эллиптическая, округлая, почти округлая, округлояйцевидная	Эллиптическая, продолговатая, узкоэллиптическая, ланцетная, почти округлояйцевидная, узко яйцевидная	Эллиптическая, продолговатая, узкоэллиптическая, ланцетная, округлояйцевидная, округлая
Основание листа	Округлое, выемчатое, сердцевидное	Туповатое, округлое, выемчатое,	Клиновидное, туповатое, округлое, выемчатое,
Верхушка листа	Острая, туповатая, округлая, выемчатая	Острая, туповатая, оттянутая, с остроконечием	Острая, туповатая, с остроконечием
Край листа	Цельный, слабо-городчатый	Цельный, городчатый	Цельный, слабогородчатый
Опушение листа	Отсутствует	Отсутствует или лист равномерно покрыт волосками у прибрежно-морских форм	Отсутствует
Окраска листьев	Тёмно-зелёная, зелёная	Зелёная, светло-зелёная на открытых участках	Зелёная, светло-зелёная
Окраска листьев осенью	Тёмно-зелёная, бурая, на берегу моря ещё и красно-бурая, жёлтая	Зелёная, бурая, в Хасанском районе ещё и красная, и жёлтая	Зелёная, бурая
Окраска околоцветников	Белая, кремовая и от светло-розовых до тёмно-фиолетовых тонов	Белая, от светло-розовых до тёмно-фиолетовых тонов	Белая, от светло-розовых до тёмно-фиолетовых тонов
Форма куста	«Diffusa», «compacta», «pulvinatus»	«Diffusa», «compacta»,	«Diffusa»

и к количественным признакам *Rh. sichotense*, *Rh. mucronulatum* и *Rh. dauricum*.

В результате анализа коэффициентов вариации морфометрических признаков у *Rh. sichotense*, *Rh. mucronulatum* и *Rh. dauricum* установлено, что каждый признак, независимо от вида, имел довольно широкие границы колебания и характеризовался высокой изменчивостью (табл. 5). Так, очень высокий уровень варьирования у всех видов наблюдали по высоте растения. Коэффициент вариации данного признака достигал 41,5 %. Число жилок трёх видов имеет коэффициент варьирования до 40,9 %. Повышенный уровень варьирования наблюдали у признаков: длина листа (до 29,0 %), ширина листа (от 20,4 до 27,4 %), длина черешка (от 20,0 до 29,7 %). Диаметр околоцветника и длина коробочки имели средний уровень варьирования (от 19,4 до 23,6 % и от 20,9 до 21,3 % соответственно). Длина тычиночной нити исследуемых рододендронов имела низкий уровень изменчивости (от 10,8 до 11,4).

Таблица 5

Внутрипопуляционная изменчивость количественных признаков
Rh. sichotense, *Rh. mucronulatum* и *Rh. dauricum*

Признак	<i>Rh. sichotense</i>	<i>Rh. mucronulatum</i>	<i>Rh. dauricum</i>
Высота растения, см	38,4	41,5	41,4
Длина листа, мм	28,8	28,2	28,7
Ширина листа, мм	29,3	27,4	20,4
Число листьев	26,0	41,2	35,7
Длина черешка, мм	27,2	29,7	20,0
Число жилок	40,0	41,0	32,9
Диаметр околоцветника, мм	19,4	23,6	21,9
Высота венчика, мм	9,2	13,3	10,8
Число цветков в соцветии	30,6	25,1	34,6
Длина тычиночной нити, мм	10,8	10,9	11,4
Длина столбика, мм	4,6	4,3	7,5
Длина коробочки, мм	20,9	20,6	21,3

Примечание. V – коэффициент вариации, %.

Высота венчиков до уровня разделения свободных частей лепестков у *Rh. sichotense* и *Rh. dauricum* – с низким уровнем варьирования (соответственно 9,2 и 10,8 %), а у *Rh. mucronulatum* – средним (13,3 %). Длина столбика *Rh. sichotense* и *Rh. mucronulatum* имела очень низкий уровень изменчивости, длина столбика *Rh. dauricum* была с низким уровнем изменчивости.

Таким образом, из приведённых выше признаков наиболее стабильными у всех видов являются диаметр околоцветника, длина коробочки, высота венчика, длина тычиночной нити, длина столбика: все эти признаки отличаются малой вариабельностью и могут быть использованы при определении *Rh. mucronulatum*, *Rh. sichotense* и *Rh. dauricum*. Исследование изменчивости морфометрических показателей генеративных и вегетативных органов видов рода *Rhododendron* L. показало, что наиболее устойчивыми, а следовательно, и более значимыми при диагностике видов являются генеративные органы.

Биология цветения

В строении цветка *Rh. sichotense* имеются отличия. Лепестки *Rh. sichotense* (так же, как и лепестки венчика *Rh. mucronulatum*) по краю волнистые и налегают друг на друга. Венчик *Rh. dauricum* имеет лепестки по краю не волнистые и не налегающие друг на друга (приложение).

Период от появления едва заметных бутонов до начала их развёртывания (бутонизация) и от начала развёртывания первых цветков (начало цветения) у *Rh. dauricum* был более растянут во времени, чем у *Rh. sichotense* и *Rh. mucronulatum* (соответственно 7–10 дней и 4–7). Изучение сезонной динамики в жизни рододендронов показало, что *Rh. sichotense* в Тернейском районе Приморья и *Rh. dauricum* в Читинской области цвели практически одновременно – со второй половины мая, а *Rh. mucronulatum* в Хасанском районе Приморья зацвел раньше на одну-две недели. Однако при интродукции в условиях г. Владивосток раньше начинал цвести

Rh. sichotense (середина–конец апреля), а спустя пять–семь дней зацветали *Rh. mucronulatum* и *Rh. dauricum* (конец апреля–начало мая) в зависимости от климатических условий года.

У *Rh. sichotense*, *Rh. mucronulatum* и *Rh. dauricum* систематически отмечается незначительное осеннее цветение, так как к началу сентября–октября в цветочных почках уже сформированы все части цветка. При продолжительной теплой осени (конец сентября–начало октября) может наблюдаться обильное вторичное цветение, которое заканчивается с наступлением заморозков. Биологическая сущность вторичного цветения – это реакция организма многолетника на благоприятные условия произрастания.

Эта особенность может служить подтверждением гипотезы об общности предка у *Rh. sichotense* и *Rh. mucronulatum*. Как правило, деревья и кустарники умеренных широт летом закладывают почки, которые после перезимовки к весне начинают увеличиваться в размерах, затем раскрываются, и наступает вегетация. Однако у *Rh. sichotense* и *Rh. mucronulatum* цветочные почки после их закладывания летом начинают увеличиваться в объеме и достигают значительных размеров осенью. В результате часть бутонов распускается, то есть начинается осеннее цветение.

Зимние холода и выпадающий снег препятствуют цветению, часть цветочных бутонов распускается весной. Такое цветение характерно для субтропических древесных пород. Данный характер ритма цветения *Rh. sichotense* и *Rh. mucronulatum*, конечно, не соответствует ни ритму климата субтропического, ни тем более умеренного; климат субтропиков и умеренной зоны характеризуется спадом температуры в зимний период ниже 0°C. Это свидетельствует о том, что цветение *Rh. sichotense*, *Rh. mucronulatum* было выработано в прошлом, в третичное время, когда климат был тропическим, без спада температур ниже 0°C. Вероятно, цветение в то время было непрерывным и протекало нормально, без повреждения цветков, что было весьма полезным для вида. Таким образом, особенности цветения рододендронов указывают на их происхождение от общего предка, произраставшего в условиях тропического климата.

В ходе экспедиционных работ, проведенных нами на территории Читинской области, осеннее цветение *Rh. dauricum* мы не наблюдали. При интродукции в БСИ ДВО РАН у *Rh. dauricum* происходило вторичное цветение. Следовательно, *Rh. dauricum* имеет общее происхождение с *Rh. sichotense* и *Rh. mucronulatum*, особенности его цветения в природе на территории Читинской области обусловлены климатическими факторами среды.

Кроме того, у *Rh. sichotense*, *Rh. mucronulatum* и *Rh. dauricum* на ранних этапах онтогенеза проявляется предковый признак. К морфологическим ретенциям у рододендронов относим следующее: на проростках часть листьев не опадает в течение первых нескольких лет. Этот пример доказывает, что предковые формы *Rh. mucronulatum*, *Rh. sichotense* и *Rh. dauricum* были вечнозелеными растениями.

Мы считаем, что естественным представляется путь развития из более западных (по отношению к Приморью) регионов. Современные ареалы этих видов, представляющие на юге Дальнего Востока в совокупности непрерывную цепочку из трёх близкородственных видов, некогда имели единый ареал общего предкового вида. Возможно, это был вид, более похожий на *Rh. dauricum*. Можно предположить, что особенности хр. Сихотэ-Алинь в период плейстоцена привели к дизъюнкции части ареала предкового вида и его генетической изоляции, в результате и сформировался *Rh. sichotense*.

Анатомические особенности эпидермиса листа

Сравнительное исследование показало, что эпидермис листа *Rh. sichotense*, *Rh. mucronulatum* и *Rh. dauricum* имеет железки, округлые по форме. Однако, *Rh. sichotense* на единицу площади листа более густо покрыт железками, чем *Rh. mucronulatum* и *Rh. dauricum*. Кроме того, у *Rh. sichotense* число выделительных железок практически одинаковое с верхней и нижней сторон листа, а иногда даже и больше с нижней стороны эпидермиса листа,

Rh. mucronulatum с верхней стороны имеет больше или одинаковое число желёзок. Так, на 1 мм² площади листовой пластинки *Rh. sichotense* в среднем имеет 8 (от 7 до 12) желёзок с верхней стороны листа и 9 (от 7 до 12) с нижней, *Rh. mucronulatum* – 4,5 (от 3 до 6) желёзок с верхней и 4 (от 3 до 6) с нижней. Число выделительных желёзок на листьях *Rh. dauricum* сходное с таковым у *Rh. mucronulatum*. Верхний эпидермис листа *Rh. dauricum* имеет 5,5 (от 3 до 6), нижний – 4,4 (от 3 до 6) желёзок (табл. 6 и 7).

Таблица 6

Сравнительная характеристика числа желёзок с верхнего и нижнего эпидермиса листьев *Rh. sichotense*, *Rh. mucronulatum* и *Rh. dauricum* (M±m)

Вид	Верхний эпидермис	Нижний эпидермис
<i>Rh. sichotense</i>	7,9±0,09	7,6±0,01
<i>Rh. mucronulatum</i>	4,9 ±0,08	4,0±0,1
<i>Rh. dauricum</i>	4,9±0,09	4,4±0,09

Примечание. M – средняя арифметическая, m – ошибка среднего.

Таблица 7

Значение коэффициента вариации (%) числа желёзок на листьях *Rh. sichotense*, *Rh. mucronulatum* и *Rh. dauricum*

Вид	Верхний эпидермис	Нижний эпидермис
<i>Rh. sichotense</i>	13,2	17,1
<i>Rh. mucronulatum</i>	18,8	27,5
<i>Rh. dauricum</i>	24,5	24,9

На поперечном срезе эпидермис имеет углубление, на дне которого располагается железа *Rh. sichotense*, эпидермис *Rh. mucronulatum*, *Rh. dauricum* ровный. Пельтатная желёзка *Rh. sichotense* имеет грибообразную форму, с очень маленькой «ножкой»

(отсутствующей у растений в вегетационный период и имеющей небольшие размеры в зимний период) и вогнутой «шляпкой», а у *Rh. mucronulatum* и *Rh. dauricum* обнаружена только выпуклая «шляпка».

Заключение

Rh. sichotense произрастает на ограниченной территории вследствие особенностей климата восточного макросклона хребта Сихотэ-Алинь. Это неоэндемик восточных склонов Сихотэ-Алиня.

Изученное нами формовое разнообразие *Rh. sichotense* позволяет считать его крайне варибельным. Однако изменчивость генеративных органов, числа выделительных желёзок неодинаково широкая. Можем объяснить наличие параллелизма признаков у *Rh. sichotense*, *Rh. mucronulatum* и *Rh. dauricum* происхождением от общего предка.

Таким образом, основными критериями для выделения *Rh. sichotense* в качестве самостоятельного таксона служат:

- 1) число желёзок в 1 мм² верхнего и нижнего эпидермиса листа (густожелезистость у *Rh. sichotense*);
- 2) особенности формы листа (здесь большое внимание уделяется наличию заострения на конце листовой пластинки);
- 3) наличие листьев в зимний период, во время цветения весной;
- 4) специфичный ареал;
- 5) сроки цветения *Rh. sichotense* не совпадают с цветением *Rh. mucronulatum* и *Rh. dauricum*;
- 6) *Rh. sichotense* отличается от *Rh. dauricum* морфологией цветка.

Изучение изменчивости популяций *Rh. sichotense* по морфологическим показателям в условиях Приморского края является актуальной для теории и практики задачей. Здесь находится большая часть ареала *Rh. sichotense*, и изучение закономернос-

тей его изменчивости по ряду изученных признаков позволяет глубже понять сущность адаптации рододендрона к условиям среды.

Все критерии в совокупности позволяют выделить *Rh. sichotense* как самостоятельный вид. *Rh. sichotense*, сохраняя в общих чертах морфологическую индивидуальность, по своим биологическим особенностям близок к *Rh. mucronulatum*.

Литература

- Александрова М.С. Рододендроны природной флоры СССР. М.: Наука, 1972. 112 с.
- Александрова М.С. Рододендроны. М.: ЗАО «Фитон+», 2003. 192 с.
- Воробьёв Д.П. Дикорастущие деревья и кустарники Дальнего Востока. Л.: Наука, 1968. 277 с.
- Воробьёв Д.П., Ворошилов В.Н., Горовой П.Г., Шрётер А.И. Определитель растений Приморья и Приамурья. М.; Л.: Наука, 1966. 493 с.
- Ворошилов В.Н. Определитель растений советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1982. 672 с.
- Галанин А.В., Беликович А.В., Проскурина Н.С. Практические работы по биометрии. Магадан: Изд-во ИБПС ДВО АН СССР, 1986. Вып. 2. 42 с.
- Зайцев Г.Н. Математика в экспериментальной ботанике. М.: Наука, 1990. 296 с.
- Зорикова В.Т. Биологические особенности дальневосточных рододендронов и введение их в культуру в условиях Приморского края: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 1973. 22 с.
- Мамаев С.А. Закономерности внутривидовой изменчивости семейства Pinaceae на Урале: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Свердловск, 1970. 54 с.
- Мамаев С.А. Основные принципы методики исследования внутривидовой изменчивости древесных растений // Индивидуальная и эколого-географическая изменчивость растений. Свердловск: Изд-во УНЦ АН СССР, 1975. С. 3–14.
- Недолужко В.А. Конспект дендрофлоры российского Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука, 1995. 208 с.
- Пояркова А.И. Род *Rhododendron* L. // Флора СССР. М.; Л., 1952. Т. 18. С. 31–61.
- Северцов А.С. Внутривидовое разнообразие как причина эволюционной стабильности // Журн. общей биологии. 1990. Т. 51, № 5. С. 579–589.
- Тафинцев Г.П. Сибирские виды рододендрона, их биология и использование в озеленении: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва, 1978. 20 с.
- Фёдоров А.А., Киртичников М.Э., Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Лист. М.; Л.: Издательство АН СССР, 1956. 303 с.

- Хохряков А.П., Мазуренко М.Т. Вересковые – Ericaceae Juss. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб.: Наука, 1991. Т. 5. С. 119–166.
- Эсау К. Анатомия растений. М.: Мир, 1969. 284 с.
- Bean W. J. Trees and shrubs hardy in the British Isles. London, 1951. Vol. 3. 664 p.
- Breuckner J. Rhododendrons for cold climates: hybrids of *Rh. dauricum sempervirens* // The RSC Bulletin. 1981. Vol. 10, N 1. P. 3–8.
- Dostalek J. The rhododendrons of North Korea // American Rhododendron Society Journal. 1995. Vol. 49, N 3. P. 127–133.
- Dostalek J., Dostalek J.J.R., Mucina L., Ho-Dzun H. On taxonomy phytosociology and ecology of some korean Rhododendron-ssp // Flora (Jena). 1988. Vol. 181, N 1–2. P. 29–44.
- Nakai T. Flora Sylvatica Koreana. Pars. 8. Ericaceae. Seoul, Corea, 1919. 64 p.
- Rehder A. Manual of cultivated trees and shrubs. Hardy in North America. New York, 1949. 996 p.

ПРИЛОЖЕНИЕ

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РЯДА *Daurica* Pojark. (*Rhododendron*)

1. Лепестки венчика по краю волнистые и перекрывают друг друга 2
– Лепестки венчика по краю не волнистые и друг друга не перекрывают **Rh. dauricum**
2. Листья сверху ярко-зелёные, снизу светлые, эллиптические заострённые к обоим концам, до 8 см дл. и до 2,5 см шир., большей частью опадающие на зиму. Распространён в Нижне-Зейском, Бурейском районах, в Хабаровском крае, в равнинных юго-западных районах Приморья, а также в северной части Китая, в Японии
..... **Rh. mucronulatum**
– Листья сверху тёмные, оливково-зелёные, яйцевидные, обратнойцевидно-эллиптические, почти все перезимовывают и опадают после цветения. Эндем восточных склонов Сихотэ-Алиня **Rh. sichotense**