

ВНУТРИ- И МЕЖПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТИ ЖИЗНИ ЛИСТЬЕВ У *RHODODENDRON LEDEBOURII* POJARK. И *RH. DAURICUM* L. (ERICACEAE JUSS.) И ЕЕ ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ОБУСЛОВЛЕННОСТЬ

© 2019 г. Н. А. Тихонова*

Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН,
Россия 660036 Красноярский край, г. Красноярск, Академгородок, 50/28

*e-mail: fenix-sun@yandex.ru

Поступила в редакцию 17.07.2018 г.

После доработки 24.10.2018 г.

Принята к публикации 28.11.2018 г.

Исследованы 20 ценопопуляций двух близкородственных морфологически трудно различимых видов *Rhododendron dauricum* и *Rh. ledebourii* по одному из наиболее значимых таксономических признаков — продолжительности жизни листьев на побеге. Изучены корреляции данного признака с другими морфологическими признаками растений и климатическими условиями местообитаний видов. Проведен анализ внутри- и межпопуляционной изменчивости признака. Отмечено увеличение продолжительности жизни листьев с повышением высоты над уровнем моря и суммой осадков за год у обоих видов. Установлены существенные различия между популяциями внутри видов и отсутствие достоверных различий между видами по данному признаку.

Ключевые слова: рододендроны, популяционная изменчивость, горы Южной Сибири

DOI: 10.1134/S0367059719040152

Изучение внутривидовой изменчивости важных таксономических и адаптивных признаков растений как составная часть исследований биоразнообразия растительного мира является одной из наиболее актуальных проблем современности. Особый интерес представляют виды с широкими ареалами, нередко занимающие ведущее положение в фитоценозах. К таким растениям относятся близкородственные виды сибирских рододендронов: *Rhododendron ledebourii* Pojark. (рододендрон Ледебура) и *Rh. dauricum* L. (р. даурский), произрастающие в лесных и высокогорных фитоценозах гор Южной Сибири. Они образуют рододендроновую серию типов леса [1, 2] и являются доминантами и содоминантами в лесных фитоценозах. Их относительная доля возрастает в нарушенных лесных фитоценозах, на слабо развитых каменистых почвах, скалах, курумниках, поэтому они выполняют важные противоэрозионные, почвообразовательные и влагоудерживающие функции растительного покрова горных территорий, создают благоприятные микроклиматические условия для прорастания и развития сеянцев и подроста древесных эдификаторов фитоценозов — сосны, кедра, лиственницы [3, 4]. Неприхотливость и высокая экологическая пластичность данных видов рода *Rhododendron* обеспечили им широкое

распространение в горах Южной Сибири — на Алтае, в Западном и Восточном Саянах, Прибайкалье и Забайкалье.

Необходимо отметить, что, несмотря на большое значение этих видов для перечисленных территорий, они до сих пор мало изучены. В частности, спорным остается их таксономический статус [5–13]. Развитие и широкое использование генетических методов ДНК-анализа для решения таксономических вопросов вывели эти противоречия на новый уровень [14–18]. Между тем недостаточно исследованной остается межпопуляционная и внутривидовая дифференциация данных видов по морфологическим признакам. Появились новые интересные сведения об индивидуальных и популяционных отклонениях от типичных форм данных видов [5, 19–21]. В частности, А.И. Пояркова [5] и А.В. Каракулов [19] отмечали наличие форм *Rh. dauricum* с белыми цветами, то же наблюдала Д.Л. Вриш [22] у близкородственных ему видов р. остроконечного (*Rh. mucronulatum* Turcz.) и р. сихотинского (*Rh. sichotense* Pojark.). В Западном Саяне нами также был найден экземпляр с 7 лепестками (у типичной формы 5 лепестков, венчик розово-окрашенный); там же Н.В. Степа-

новым [20] обнаружен экземпляр с четырьмя лепестками.

В литературе отмечается [7, 13, 23], что по размерам и форме листьев *Rh. ledebourii* и *Rh. dauricum* трудно отличить. Одним из основных диагностических признаков в разделении двух видов является продолжительность сохранения живых листьев на побеге (ПЖЛ): *Rh. dauricum* отличается листопадностью, он сбрасывает листья в конце каждого вегетационного периода; для *Rh. ledebourii*, напротив, характерна полулистопадность — листья на побегах сохраняются до следующего года и опадают после цветения [24]. Вместе с тем необходимо отметить, что размеры и форма листьев у многих видов характеризуются высокой экологической изменчивостью, что позволяет растениям лучше адаптироваться к условиям произрастания [25–27].

Цель данной работы — исследование внутри- и межпопуляционной изменчивости признака продолжительности жизни листьев у *Rh. ledebourii* и *Rh. dauricum*, а также его корреляции с некоторыми морфологическими признаками растений в зависимости от климатических условий мест произрастания видов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в широком диапазоне условий произрастания двух видов: от низкогорий до высокогорий в Западном и Восточном Саянах, на Алтае, Кузнецком Алатау и в Прибайкалье, в пределах абсолютных высот 440–1500 м над ур. м. В местообитаниях отобранных популяций рододендронов *Rh. ledebourii* и *Rh. dauricum* климатические условия варьировали в следующих пределах: среднемноголетние значения среднегодовой температуры — от -3.6 до $+3.5^{\circ}\text{C}$, среднемноголетние суммы выпадающих за год осадков — от 219 до 1225 мм. В более теплом и влажном климате в окрестностях Телецкого озера на Алтае произрастают 3 популяции *Rh. ledebourii*. В условиях холодного и влажного климата растут высокогорные популяции обоих видов рододендрона. В Туве, в прохладном и сухом климате в окружении степей на высоте 840 м над ур. м., обнаружена одна из популяций *Rh. ledebourii*. Популяции рододендронов относили к одному из видов исходя из уточненной географии их распространения [24].

Согласно предложенной Н.Б. Семенюк [24] схеме, граница между видами проходит по р. Ока (приток Ангары), берущей начало в горах Восточного Саяна. Общее число выборок — 20 ценопопуляций, по 30 растений в каждой, по 5 побегов с каждого растения. Измеряли продолжительность жизни листьев, длину и ширину листьев, длину годичных побегов, число листьев на побегах, облиственность побегов, длину облиственной части

побегов. Индивидуальную изменчивость признаков оценивали по шкале коэффициентов вариации (CV), которая по С.А. Мамаеву [26] имеет следующую градацию: $<7\%$ — очень низкий; $8-12\%$ — низкий; $13-20\%$ — средний; $21-40\%$ — высокий; $>40\%$ — очень высокий уровень изменчивости.

Для анализа данных использовали корреляционный, однофакторный дисперсионный и регрессионный анализы [28]. Из-за отклонения распределения значений признака в большинстве выборок от “нормального” их предварительно нормировали по формуле $(X_i - X_{\min}) / (X_{\max} - X_{\min})$. Для анализа зависимости продолжительности жизни листьев (ПЖЛ) от климатических условий местообитания использовали следующие климатические показатели за 3 года, предшествующие сбору образцов: среднегодовая температура ($T_{\text{ср}}$), сумма осадков за год ($\Sigma\text{ос}$), среднемесячные температуры и месячные суммы осадков, индекс континентальности (ИК). Индекс континентальности рассчитывали по Л.А. Горчинскому: $1.7A / \sin\phi$, где A — годовая амплитуда температуры воздуха, ϕ — географическая широта места. Метеорологические данные были взяты из базы данных Всероссийского научно-исследовательского института гидрометеорологической информации — Мирового центра данных (ВНИИГМИ-МЦД), баз данных “KNMI Climate Explorer” и “NOAA” для ближайших к месту сбора образцов метеостанций с учетом различий по высоте над уровнем моря за 2007–2012 гг. Пределы значений климатических показателей местообитаний популяций за исследуемый период приведены на рис. 1.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Необходимо отметить, что в “Определителе растений...” [29] отсутствуют сведения о пределах варьирования признака продолжительности жизни листьев у рододендронов. Как было отмечено выше, *Rh. ledebourii* весной цветет с листьями, а *Rh. dauricum* — без них, из-за чего некоторые исследователи [6, 8, 30] считают р. Ледебура полувечнозеленой формой р. даурского. Чтобы уточнить эти данные, на рис. 2 приведены среднепопуляционные значения признака в ценопопуляциях обоих видов, наблюдаемые нами в 2009–2012 гг.

Внутри популяций живые листья на растениях сохраняются от 1 до 2 лет у *Rh. dauricum* и от 1 до 3 лет — у *Rh. ledebourii*. Среднепопуляционные значения признака изменяются у *Rh. dauricum* от 1.1 до 1.8, у *Rh. ledebourii* — от 1.1 до 2.1, а средние для видов значения у *Rh. ledebourii* — 1.8, у *Rh. dauricum* — 1.5. В целом признак характеризуется невысокой индивидуальной изменчивостью, но в некоторых популяциях коэффициент вариации по-

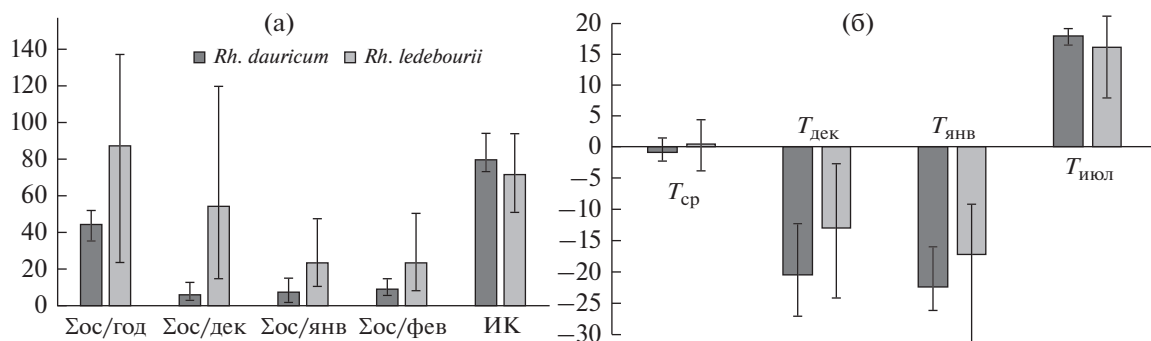


Рис. 1. Пределы климатических показателей местообитаний исследуемых популяций *Rh. ledebourii* и *Rh. dauricum*: $\Sigma_{ос}$ – сумма осадков за год, декабрь, январь и февраль; ИК – индекс континентальности; $T_{ср}$ – среднегодовая температура; $T_{дек}$, $T_{январь}$, $T_{июль}$ – средняя температура декабря, января и июля.

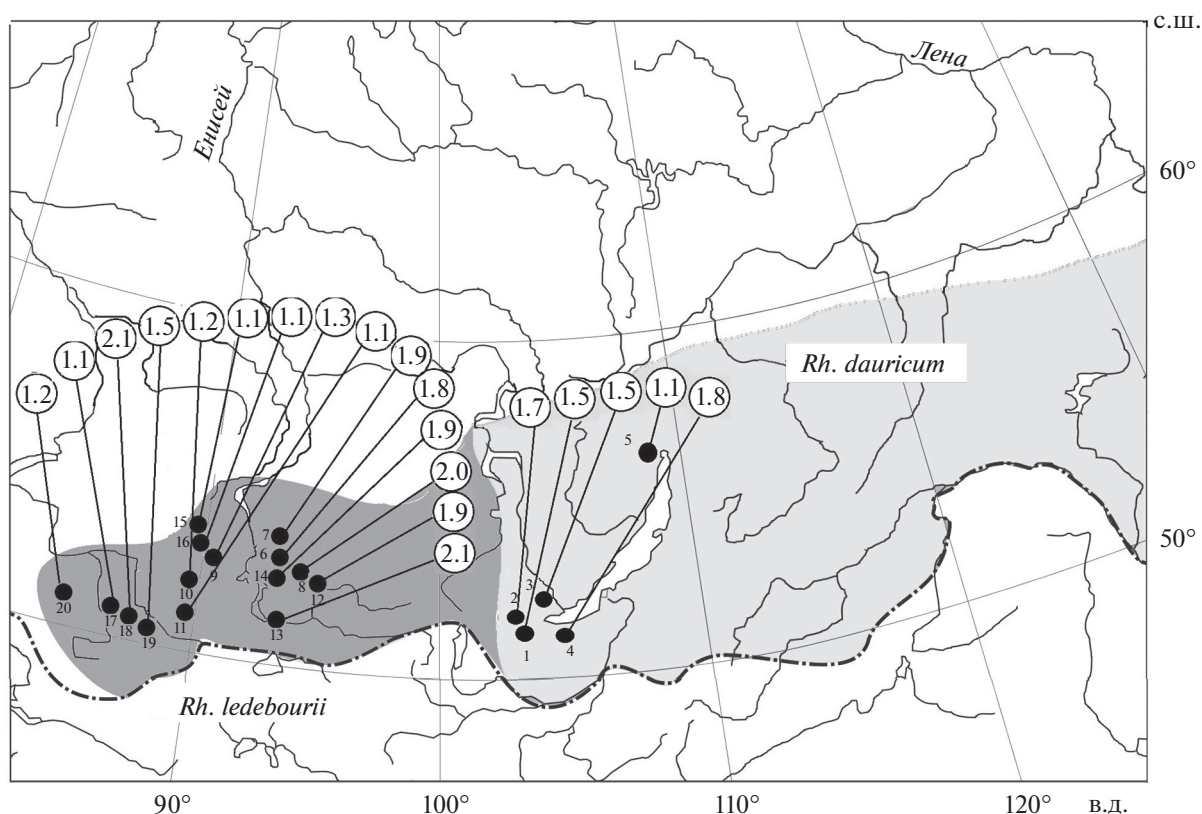


Рис. 2. Среднепопуляционные значения признака ЛЖЛ в ценопопуляциях исследуемых видов: 1–5 – *Rh. dauricum*; 6–20 – *Rh. ledebourii*.

вышается до среднего и высокого уровня – 18–32%. Внутри популяций особи распределяются, как правило, следующим образом: большую часть выборок составляют полулистопадные растения, в некоторых популяциях наблюдается симметричное распределение или преобладание листопадных растений (левосторонняя асимметрия).

Необходимо отметить, что число ценопопуляций с более высокими значениями признака продолжительности жизни листьев у *Rh. ledebourii*

выше, чем у *Rh. dauricum*, что в общем согласуется со сведениями о различиях между видами. Однако различия средних величин и их дисперсий для видов не достигают требуемого уровня значимости ($F = 0.725$, $d.f. = 149.449$, $P < 0.131$; $F = 0.227$, $d.f. = 1.598$, $P < 0.882$ соответственно). По результатам двухфакторного дисперсионного анализа 29% изменчивости признака объясняется различиями между видами, 46% – между популяциями. Внутри видов на межпопуляционные различия по

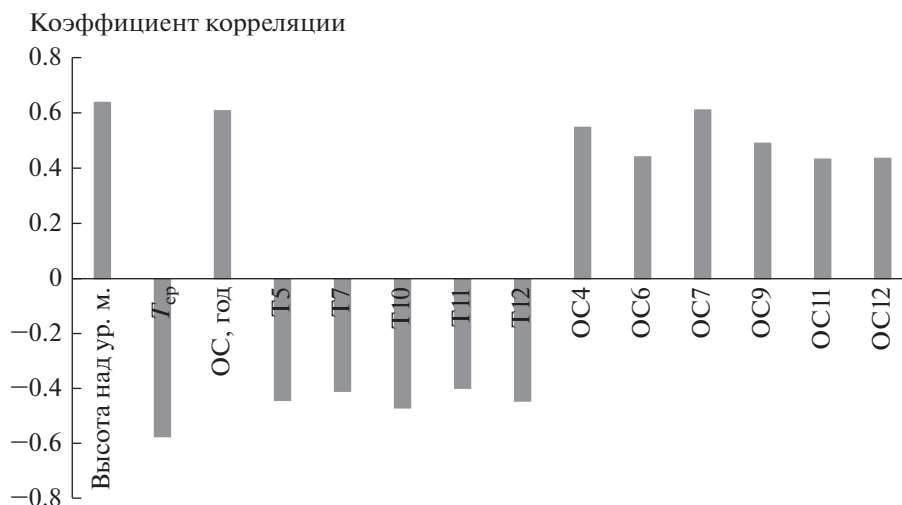


Рис. 3. Корреляции признака продолжительности жизни листьев в популяциях *Rh. dauricum* и *Rh. ledebourii* с климатическими переменными: T_{cp} – среднегодовая температура воздуха; Ос, год – среднегодовая сумма осадков; Т5 – средняя температура за май, Т7 – за июль, Т10 – за октябрь, Т11 – за ноябрь, Т12 – за декабрь; ОС3 – средняя сумма осадков за март, ОС4 – за апрель, ОС5 – за май, ОС6 – за июнь, ОС7 – за июль, ОС9 – за сентябрь, ОС11 – за ноябрь, ОС12 – за декабрь.

продолжительности сохранения живых листьев на побегах приходится 77% дисперсии выборок *Rh. ledebourii* и 44% дисперсии у *Rh. dauricum*, на внутрипопуляционные различия – 23 и 56% соответственно. Таким образом, *Rh. ledebourii* отличается в 2 раза более высокой дифференциацией популяций по данному признаку. При этом меньшая продолжительность сохранения живых листьев на побегах отмечена в выборках со Станового нагорья (Байкальский хр.), Западного Саяна (хр. Чикчут, хр. Сайлыг-Хем-Тайга), Кузнецкого Алатау (Абаканский хр.), Алтая (хр. Алтынту, Катунский хр.) – в местообитаниях не только *Rh. dauricum*, но и *Rh. ledebourii*.

Так как признак в целом характеризуется высокой межпопуляционной изменчивостью, то для установления степени влияния экологических факторов на обнаруженные различия был проведен анализ его скоррелированности с некоторыми климатическими характеристиками. В данной работе более полно представлены разные местообитания *Rh. ledebourii*, в более узком диапазоне варьируют климатические показатели мест произрастания 5 выборок *Rh. dauricum*. По данным Д.И. Назимовой с соавт. [2], рододендроновые типы леса с *Rh. dauricum* распространены в довольно широких пределах значений суммы активных температур и коэффициента континентальности. В целом местообитания *Rh. dauricum* характеризуются более континентальным климатом (см. рис. 1) и значительно меньшей суммой выпадающих за год осадков. При этом необходимо отметить, что некоторые популяции *Rh. ledebourii* растут в условиях, близких к экологическо-

му пределу распространения *Rh. dauricum* (по максимальным значениям ИК, минимальным значениям средней температуры и температуры января). Наиболее существенно местообитания популяций двух видов различаются по сумме осадков за год, средним значениям температуры в декабре, сумме осадков в зимние месяцы.

В результате корреляционного анализа для всех популяционных выборок рододендронов *Rh. ledebourii* и *Rh. dauricum* были получены достоверные ($P < 0.05–0.01$) значения коэффициентов корреляции между ПЖЛ и следующими показателями: высотой над ур. м. ($r = 0.64$), средней температурой ($r = -0.58$), суммой осадков за год ($r = 0.61$), средней температурой мая, июля, октября, ноября и декабря ($r = -0.47...-0.48$), суммой осадков за апрель, июнь, июль, сентябрь, ноябрь, декабрь ($r = 0.46...0.61$) (рис. 3). Следовательно, живые листья дольше сохраняются на побегах (ПЖЛ) у обоих видов рододендронов с увеличением высоты над уровнем моря, понижением температуры воздуха и увеличением количества осадков.

Дополнительно был проведен корреляционный анализ результатов морфологических измерений всех учтенных признаков растений для выявления связей ПЖЛ с другими морфологическими признаками у *Rh. dauricum* и *Rh. ledebourii*. Как видно на приведенной для двух выборок каррелограмме (рис. 4), ПЖЛ связана с длиной годичного побега, числом листьев на побеге, длиной облиственной части побега, облиственностью побега (число листьев на единицу длины побега первого года роста). Необходимо отметить, что у *Rh. dauricum* данные корреляции между морфологиче-

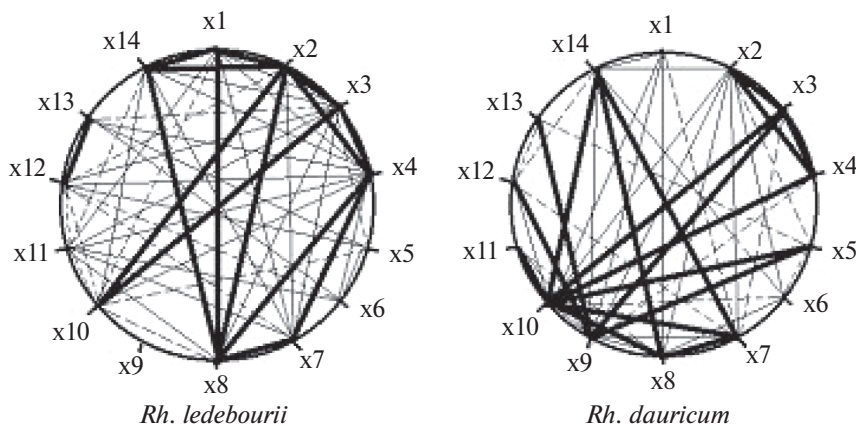


Рис. 4. Корреляции между признаками в популяциях *Rh. ledebourii* (Западный Саян – Уюкский хр.) и *Rh. dauricum* (Восточный Саян – Иркутско-Черемховская равнина). Признаки: x1 – число листьев на побеге, шт.; x2 – длина листа, мм; x3 – ширина листа, мм; x4 – длина черешка, мм; x5 – относительная длина листа (ширина листа/длина листа); x6 – относительная длина черешка (длина черешка/длина листа); x7 – облиственность побега (число листьев/длина облиственной части); x8 – длина облиственной части побега, мм; x9 – диаметр цветка, мм; x10 – число цветков на побеге, шт.; x11 – продолжительность жизни листьев, лет; x12 – высота куста, см; x13 – ширина куста, см; x14 – средняя длина годичного побега, мм.

скими признаками проявляются только на внутривидовом уровне и отсутствуют при объединении выборок вида, возможно, из-за недостаточного числа выборок. У *Rh. ledebourii*, наоборот, корреляции ПЖЛ с вышеперечисленными признаками обнаруживаются в обобщенном анализе данных, однако на внутривидовом уровне они выявлены только в нескольких ценопопуляциях, что в целом согласуется с отмеченными выше особенностями изменчивости внутри видов по ПЖЛ.

Ранее нами [23] было установлено, что коррелированность признаков (степень сопряженности) во многом зависит от экологических условий произрастания популяций, а корреляционная структура признаков (направление связей) у *Rh. ledebourii* и *Rh. dauricum* имеет сходные черты и, по-видимому, характерна для более высокого таксономического ранга (ряда, секции, рода и др.). Так, в неблагоприятных условиях роста популяций обоих видов наблюдается не только уменьшение облиственности побегов и размеров листьев, но и увеличение числа значимых коэффициентов корреляции ($r > 0.7$) до 9–12, включая генеративные признаки (размер и число цветков), а также продолжительность жизни листьев. Нами было также отмечено, что корреляции между признаками усиливаются не только в неблагоприятных климатических условиях произрастания (Западный Саян – Ойский и Уюкский хр.), но и в условиях повышенной конкуренции со стороны древостоя (Восточный Саян – Иркутско-Черемховская равнина).

Следует обратить внимание на то, что полученные отрицательные значения коэффициента

корреляции ПЖЛ со средними за год температурами (см. рис. 2) противоречат как литературным данным о теплолюбии рододендронов, так и результатам анализа корреляционной структуры признаков. В частности, предполагается, что листопадность возникла у растений как приспособление к условиям периодически холодного или сухого климата [31–33] и, в частности, у рододендронов связана с похолоданием и адаптацией к неблагоприятным условиям среды [34]. Следовательно, связь ПЖЛ с температурами должна быть положительной. То же следует из прямой связи ПЖЛ с размерами листьев, размерами и облиственностью побегов. Поэтому можно предположить, что наблюдаемые корреляции проявились из-за тесной связи T_{cp} и Σos с высотой над уровнем моря. В горах, как известно, благодаря значительной высоте снежного покрова растения могут избегать влияния низких температур. Этому способствует и жизненная форма рододендронов.

Для уточнения данного вопроса был проведен многофакторный регрессионный анализ данных, с помощью которого подтвердилась достоверная значимость всех 3 факторов вместе ($r = 0.767$, $F = 3.934$, $d.f. = 4.11$, $P < 0.032$). На трехмерном графике (рис. 5а) видно, что продолжительность жизни листьев в популяциях *Rh. ledebourii* и *Rh. dauricum* начинает увеличиваться с высоты 600 до 1000–1100 м над ур. м., где достигает максимальных значений (1.9–2.1 года) и далее остается постоянной. При этом на небольших высотах (до 600–800 м над ур. м.) с понижением температуры воздуха (T_{cp}) продолжительность жизни листьев у рододендронов снижается, т.е. связь ПЖЛ с T_{cp} в этом диапазоне высот прямая, однако с подняти-

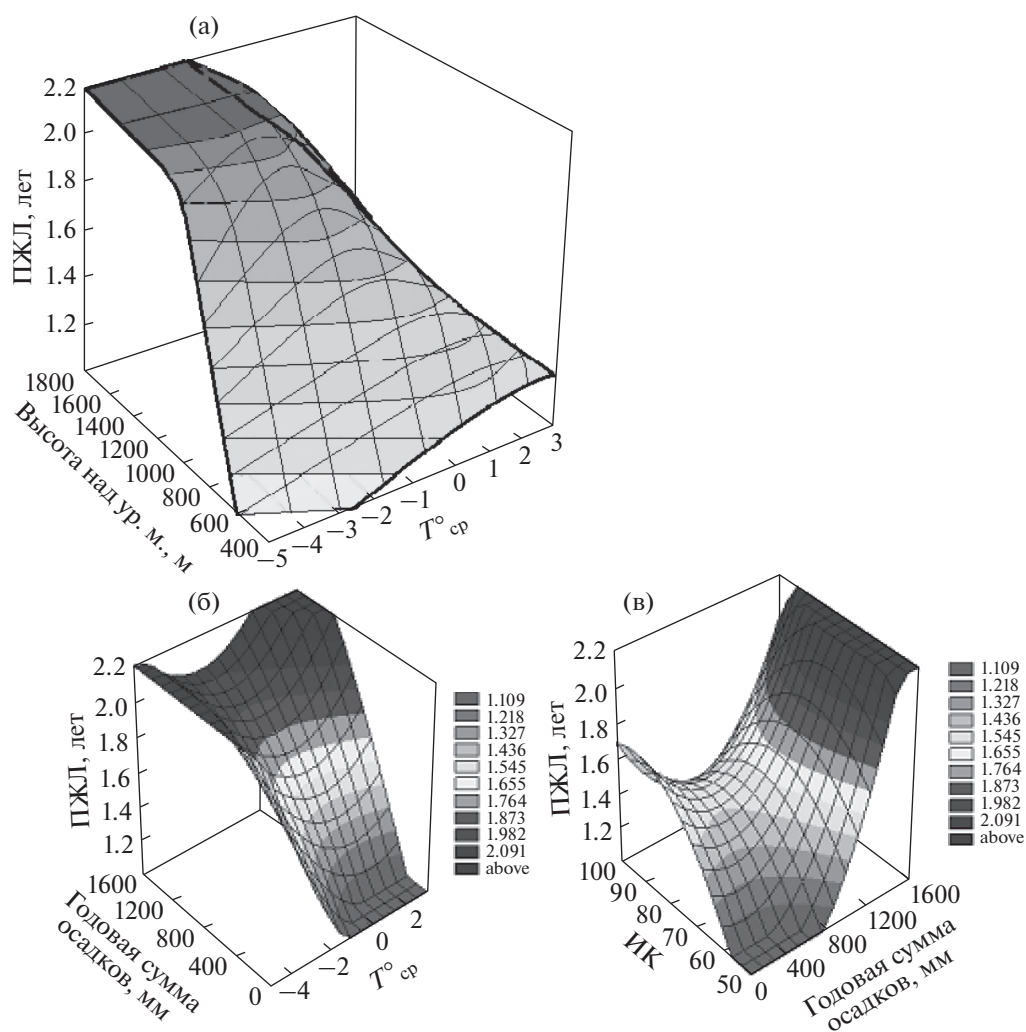


Рис. 5. Изменение продолжительности жизни листьев на побегах растений *Rh. ledebourii* и *Rh. dauricum* (ось Z): а – с изменением высоты над уровнем моря (ось X) и средней за год температуры (ось Y); б – с изменением средней за год температуры (ось X) и годовой суммы осадков (ось Y); в – с изменением годовой суммы осадков (ось X) и индекса континентальности (ось Y).

ем дальше в горы (до 1000–1100 м над ур. м. и выше) постепенно переходит в обратную.

Поскольку уменьшение ПЖЛ у вечнозеленых рододендронов является откликом на неблагоприятные условия местообитаний, то такие условия для них складываются в низкогорье (на высоте до 600 м над ур. м.) при T_{cp} ниже $+0.5...0^{\circ}C$. В этих условиях у исследуемых видов рододендронов наблюдается сокращение ПЖЛ на побеге до минимальных среднепопуляционных значений (1.1 года). По сочетанию тепло- и влагообеспеченности без учета высоты над уровнем моря (рис. 5б) худшие для рододендронов условия наблюдаются при среднегодовой температуре выше $-1^{\circ}C$ и невысокой континентальности (ИК меньше 60) в сочетании с недостаточным увлажнением (при годовой сумме осадков до 400 мм) (рис. 5в). В перечисленных условиях снижение ПЖЛ сопро-

вождается также другими морфологическими изменениями у рододендронов: уменьшением среднепопуляционных значений размеров листьев, длины годичного побега и облиственности побега, увеличением относительной ширины листьев. Последнее, как известно, является одним из признаков уменьшения и ксерофитизации листьев. Однако с повышением суммы осадков до 800–1000 мм в год величина температуры уже не влияет на ПЖЛ (ПЖЛ колеблется в пределах 1.7–2.1 года).

Исходя из полученных данных регрессионного анализа, в который были включены все учетные морфологические признаки растений, оптимальные для *Rh. ledebourii* и *Rh. dauricum* условия (с максимальной продолжительностью жизни листьев (2.0–2.1 года) складываются при сочетании положительных значений среднегодовой темпе-

ратуры (+1...+3°C) с высокой увлажненностью климата (1000–1600 мм в год), при значениях ИК до 90 (оптимальные значения ИК 70–80), а также с обязательным условием достаточного увлажнения (свыше 1000 мм в год). Худшими для данных видов условиями являются сильно засушливые местообитания (Западный Саян – Уюкский хр.), что проявляется и на межвидовом уровне (р. даурский с меньшей ПЖЛ растет, как было отмечено выше, в более прохладном и сухом климате).

Анализ полученных результатов показал, что в распространении двух близкородственных видов рододендрона *Rh. dauricum* и *Rh. ledebourii* существенное значение имеет компенсационное взаимовлияние климатических факторов теплообеспечения и увлажнения: они способны выносить недостаток влаги в более континентальном климате и при меньшей испаряемости влаги – в таких условиях получены средние значения ПЖЛ, либо, наоборот, они переносят низкие температуры, компенсируемые большим количеством осадков. Любопытно, что бедность почв на курумнике не оказывает угнетающего влияния на данный признак и другие размерные признаки рододендронов. Следует также отметить, что не все выявленные различия между видами и популяциями внутри видов объясняются выявленными экологическими закономерностями: у растений нескольких высокогорных популяций *Rh. ledebourii* продолжительность жизни листьев была ниже (до 1.1 года) по сравнению с низкогорными (1.5–2 года).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате проведенного исследования уточнены пределы индивидуальной внутривидовой и межпопуляционной изменчивости признака продолжительности жизни листьев у рододендронов Ледебура и даурского. Установлено, что большую часть выборок составляют полулистопадные особи с продолжительностью жизни листьев 1.5–2 года (индивидуальные пределы составили 1–3 года). Средние значения признака ПЖЛ у *Rh. ledebourii* – 1.8, у *Rh. dauricum* – 1.5.

Данный признак характеризуется значительной межпопуляционной экологической изменчивостью, поэтому различия между сравниваемыми видами, по-видимому, в большей степени обусловлены экологической географией видов. Различия между видами по данному диагностическому признаку, используемому для разделения сравниваемых видов, недостоверны. С ухудшением условий произрастания в популяциях сокращается ПЖЛ, возрастает его коррелированность с другими морфологическими признаками растений.

Получены достоверные корреляции ПЖЛ у видов рододендронов с некоторыми климатиче-

скими характеристиками местообитаний: с высотой над уровнем моря, среднегодовой температурой, суммой осадков за год, средними температурами и суммой осадков в отдельные месяцы (более высокие в период вегетации и с сентября по декабрь). Установлено, что с повышением высоты над уровнем моря и соответственно суммы осадков наблюдается увеличение продолжительности жизни листьев как у *Rh. dauricum*, так и у *Rh. ledebourii*. Оптимальные для *Rh. ledebourii* и *Rh. dauricum* условия складываются при сочетании положительных значений среднегодовой температуры (+1...+3°C) с высокой увлажненностью климата (1000–1600 мм в год) при значениях ИК 70–80 (до 90).

Исследуемые виды рододендронов способны переносить недостаток влаги в более континентальном климате при меньшей испаряемости либо, наоборот, выносят низкие температуры, компенсируемые большим количеством осадков, скрываясь под снегом от вымерзания. Таким образом, выживанию видов рододендронов в горах Сибири способствует взаимная компенсация факторов тепло- и влагообеспечения. Худшие условия для них складываются в низкогорье при T_{cp} ниже $-1^{\circ}C$ в сочетании с недостаточным увлажнением (при годовой сумме осадков до 400 мм). Для обоих видов установлены сходные тенденции в коррелированности ПЖЛ с учтенными факторами.

На основании полученных результатов сделан вывод о том, что ПЖЛ не является надежным диагностическим признаком для разделения данных видов рододендронов и может использоваться только для экологической характеристики условий произрастания популяций этих видов. Данный признак можно рекомендовать к использованию в качестве индикационного для предварительной экспресс-оценки качества местообитаний видов рододендрона.

Необходимо отметить, что при анализе влияния экологических факторов на морфологию видов растений кустарниково-травянистого яруса, помимо общепринятых климатических показателей, нужно учитывать высоту снежного покрова либо рассчитывать поправку к данным метеостанций по температуре и осадкам зимнего периода с учетом высоты снежного покрова. Несмотря на существенные генетические дистанции между данными видами [15, 18], проблему неопределенности их таксономического статуса вряд ли можно считать окончательно решенной ввиду отсутствия определенных генетических критериев видов, с одной стороны, и недостоверности морфологических различий, в том числе по диагностическим признакам – с другой.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке РФФИ (грант № 15-04-01640-а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Тюлина Л.Н. Лиственничные леса северо-восточного побережья Байкала и западного склона Баргузинского хребта // Геоботаника. М.; Л., 1954. Вып. 9. С. 150–209.
2. Назимова Д.И., Ермаков Н.Б., Андреева Н.М., Степанов Н.В. Концептуальная модель структурного биоразнообразия зональных классов лесных экосистем Северной Евразии // Сиб. экол. журн. 2004. № 5. С. 745–755.
3. Растительный покров Красноярского края. Вып. 2. Новосибирск: Изд. Сибирского отд. АН СССР, 1965. 266 с.
4. Типы лесов Сибири / Под ред. Смагина В.Н. Красноярск: Изд. Сибирского отд. АН СССР, 1969. Вып. 2. 365 с.
5. Пояркова А.И. Род Рододендрон // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. С. 31–60.
6. Малышев Л.И. Высокогорная флора Восточного Саяна. М., 1965. 367 с.
7. Александрова М.С. Рододендроны природной флоры СССР. М.: Наука, 1975. 112 с.
8. Красноборов И.М. Высокогорная флора Западного Саяна. Новосибирск: Наука, 1976. 378 с.
9. Коропачинский И.Ю. Древесные растения Сибири. Новосибирск: Наука, 1983. 384 с.
10. Мазуренко М.Т., Хохряков А.П. Семейство Ericaceae Juss. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб.: Наука, 1991. Т. 5. С. 119–166.
11. Chamberlain D.F., Nyam R., Argent G. et al. The genus *Rhododendron* – its classification and synonymy. Edinburgh: Royal Botanical Garden of Edinburgh Press, 1996. P. 181.
12. Усенко Н.В. Деревья и кустарники Дальнего Востока: справочная книга. Хабаровск: Изд. дом “Приамурские ведомости”, 2010. 272 с.
13. Тихонова Н.А. Морфологическая изменчивость вегетативных органов сибирских видов рододендронов // Исследования компонентов лесных экосистем Сибири: Мат-лы XII конф. молодых ученых Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН. Красноярск, 2011. С. 67–69.
14. Куцев М.Г., Каракулов А.В. Реконструкция филогении рода *Rhododendron* L. (Ericaceae) флоры России на основе последовательности спейсеров ITS1–ITS2 // Turczaninowia. 2010. Т. 13. № 3. С. 59–62.
15. Тихонова Н.А., Полежаева М.А., Пименова Е.А. AFLP-анализ генетического разнообразия близкородственных видов рододендронов подсемейства Rhodorastrae (Ericaceae) Сибири и Дальнего Востока России // Генетика. 2012. Т. 48. № 10. С. 1153–1162.
16. Баранова Т.В., Календарь Р.Н., Калаев В.Н. К вопросу филогении видов рода *Rhododendron* L. на основании исследований последовательности спейсеров ITS1–ITS2 // Сибирский лесн. журн. 2014. № 6. С. 29–45.
17. Jiang N., Man L., Zhang W. et al. Chloroplast view of the population genetics and phylogeography of a widely distributed shrub species, *Rhododendron dauricum* (Ericaceae) // Syst. Bot. 2016. V. 41. P. 626–633.
18. Polezhaeva M.A., Pimenova E.A., Tikhonova N.A., Korchagina O.S. Plastid DNA diversity and genetic divergence within *Rhododendron dauricum* s.l. (*R. dauricum* s.s., *R. ledebourii*, *R. sichotense* and *R. mucronulatum*; Ericaceae) // Plant Systematics and Evolution. 2018. V. 304. № 6. P. 763–774.
19. Каракулов А.В. Новые формы *Rhododendron dauricum* L. (Ericaceae) [из окрестностей Северобайкальска, Бурятия] // Биоразнообразие и пространственная организация растительного мира Сибири, методы изучения и охраны: Мат-лы Всерос. конф. Новосибирск, 2005. С. 76.
20. Степанов Н.В. 2009. <http://www.plantarium.ru/page/image/id/125027.html>.
21. Вриц Д.Л. Биологические особенности рода *Rhododendron* L. на Сихотэ-Алине // Бюл. Бот. сада-института ДВО РАН. 2010. № 5. С. 32–41.
22. Вриц Д.Л. Некоторые особенности эволюции видов рода *Rhododendron* L. центрального Сихотэ-Алиня // Леса российского Дальнего Востока: Мат-лы V Всерос. конф. Владивосток: ЛАИНС, 2012. С. 39–42.
23. Тихонова Н.А. Морфологическая и генетическая дифференциация видов рода *Rhododendron* в горах Южной Сибири: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Красноярск, 2013. 18 с.
24. Семенюк Н.Б. Об ареале и видовых отличиях *Rhododendron ledebourii* Rojark. // Бюл. Главного бот. сада. М.: Наука, 1976. Вып. 101. С. 51–55.
25. Синская Е.Н. Динамика вида. М.; Л.: Сельхозгиз, 1948. 525 с.
26. Мамаев С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере сем. Pinaceae на Урале). М.: Наука, 1973. 282 с.
27. Шемберг М.А. Береза каменная: систематика, география, изменчивость. Новосибирск: Наука, 1986. 176 с.
28. Шмидт В.М. Математические методы в биологии. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1984. 288 с.
29. Определитель растений юга Красноярского края / Под ред. Красноборова И.М., Кашиной Л.И. Новосибирск: Наука, 1979. 670 с.
30. Коропачинский И.Ю., Встовская Т.Н. Древесные растения Азиатской России. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2002. 707 с.
31. Василевская В.К. Формирование листа засухоустойчивых растений. Ашхабад, 1954. 257 с.
32. Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М.: Высшая школа, 1962. 378 с.
33. Васильев Б.Р. Строение листа древесных растений различных климатических зон. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1988. 208 с.
34. Артамонов В.И. Редкие и исчезающие растения. М.: В.О. Агропромиздат, 1989. 383 с.