

МОСКОВСКИЙ ОРДЕНА ЛЕНИНА И ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО
ЗНАМЕНИ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
имени М. В. ЛОМОНОСОВА

На правах рукописи

М. С. ШАТАЛИНА

ЭКОЛОГО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ
НЕКОТОРЫХ ВИДОВ КAVKAZСКИХ
РОДОДЕНДРОНОВ

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научные руководители:
профессор А. А. УРАНОВ
и профессор С. Н. ТЮРЕМНОВ

МОСКВА — 1966 г.

Работа выполнена на кафедре геоботаники МГУ.

Защита состоится на Биолого-почвенном факультете МГУ.
в 1966 г.

Автореферат разослан 1966 г.

Просьба Ваши отзывы и замечания присылать по адресу: Москва, В-234, Ленинские горы, МГУ, Биолого-почвенный факультет, Ученый Совет.

ВВЕДЕНИЕ.

Одной из ведущих задач ботаники является изучение природной флоры СССР с целью выявления ее ресурсов и практического использования их. Дикая флора содержит большое количество полезных растений. К числу последних относятся объекты нашего исследования — рододендроны понтийский, кавказский и желтый (*Rhododendron ponticum* L., *Rh. caucasicum* Pall., *Rh. luteum* Sweet), широко распространенные на Кавказе. Названные растения обладают многими ценными свойствами. Это — лекарственные, дубильные, эфирно-масличные и декоративные растения. (Рутковский, Виноградов и Колотов, 1925; Кречетович, 1931; Шлыков, 1932; Землинский, 1951; Российский, 1954; Кадаев, 1963 и др.). Учитывая разнообразие полезных свойств кавказских видов рододендра, имеет смысл ставить вопрос о комплексном использовании их.

В настоящее время они мало изучены. Монографических работ по этим видам нет. В некоторых изданиях систематического характера и в ботанической литературе Кавказа упоминаются рододендроны или содержатся отрывочные сведения по систематике, экологии, ценологии и т. д. изученных растений.

Настоящая работа представляет комплексное экологическое, морфологическое и геоботаническое исследование. В задачу предлагаемой работы входило всестороннее изучение перечисленных выше видов и среды их естественного обитания. Поставленные в работе вопросы систематики, морфологии, географии и истории происхождения видов, экологии, фитоценологии и индивидуального развития направлены на выявление биологических особенностей исследованных растений и выяснение возможностей интродукции кавказских видов рододендрона в Москве и других районах СССР.

Сбор материала осуществлялся в течение полевых сезонов на Юго-Осетинском горно-луговом стационаре им. Н. А. и Е. А. Буш в 1956 и 1957 гг., в приморских районах Аджарии (ущелья рек Кинтриш, Чаква, Коронис-цкали, Намцзавис-цкали, гора Мтирала) и в Тебердинском государственном заповеднике в 1961 и 1962 гг. Обработка материалов производилась на кафедре геоботаники Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова.

Предлагаемая работа содержит 330 страниц машинописного текста. Она состоит из введения, 5 глав и заключения, включает

115 оригинальных иллюстраций (графиков, фотографий, рисунков, таблиц). Список цитированной литературы насчитывает свыше 500 названий.

Глава I. Характеристика районов исследования (геология, рельеф, гидрография, климат, почвы и растительность).

В Юго-Осетии обследованы верховья реки Большая Лиахва, а затем территория Тебердинского заповедника и приморские районы Аджарии (к югу от Натанеби до аджаро-турецкой границы). Эти районы характеризуются большим разнообразием природных условий и широким распространением изученных видов рододендрона.

Рельеф Тебердинского заповедника и Юго-Осетинского горно-лугового стационара является высокогорным. Он сильно расчленен и носит следы оледенения. В приморских районах юго-западной части Аджарии преобладают низинные формы рельефа.

На обследованной территории много рек.

В изученных районах Аджарии климат теплый и влажный; средняя годовая температура равна 13°C ; количество атмосферных осадков в год составляет 2504 мм; почвы плодородные (красноземы, аллювиальные и т. д.). В долине реки Теберды климат умеренно-теплый. По многолетним данным метеостанции, расположенной на высоте 1330 м н. у. м., средняя годовая температура достигает $6,9^{\circ}\text{C}$, среднегодовое количество осадков — 695 мм. В Домбае (высота 1550 м н. у. м.) средняя годовая температура падает до $4,3^{\circ}\text{C}$, среднегодовое количество осадков равно 1344 мм, на Клухорском перевале (метеостанция находится на высоте 2040 м н. у. м.) средняя температура и количество осадков равны соответственно $3,0^{\circ}\text{C}$ и 1436 мм в год. В высокогорьях Тебердинского заповедника, как и в Юго-Осетии климат холодный, альпийский. В окрестностях Эрмани (Юго-Осетия) средняя годовая температура равна $2,1^{\circ}\text{C}$, в год выпадает в среднем 1045 мм атмосферных осадков. В бассейне рек Теберда и Большая Лиахва преобладают бурые дерновые горно-луговые, лесные и торфянистые почвы под рододендронниками. Среднегодовые температура и количество атмосферных осадков в исследованных районах Кавказа представлены в диссертации многочисленными климатограммами, составленными по методу Госсена-Вальтера. В связи с разнообразием физико-географических условий отмеченных районов различны их флора и растительность.

Для флор бассейнов рек Теберды и Большой Лиахвы характерно обеднение их колхидскими элементами по сравнению с флорой Аджарии.

В растительности Тебердинского заповедника и Юго-Осетинского стационара есть общие типы, например, субальпийские березняки, рододендронники и т. д. В Аджарии господствуют буковые и каштановые леса с вечнозеленым подлеском. Таким образом, знакомство с физико-географическими условиями названных районов

показало их огромное разнообразие и наличие общих черт. Кроме того, максимальное распространение того или иного вида связано с определенным комплексом природных условий.

Изучение размещения видов рододендрона показало, что кавказский рододендрон встречается в районах высокогорных холодных и влажных, понтийский рододендрон предпочитает районы низменные, влажные и теплые, желтый рододендрон произрастает на Кавказе почти всюду.

Исходя из сказанного, интродукцию исследованных растений следует вести по-разному, с учетом физико-географических особенностей районов их обитания.

Глава 2. Систематика, география и происхождение желтого, понтийского и кавказского рододендрона.

Род *Rhododendron* L. (сем. *Ericaceae* DC.) включает *Azalea*, *Theorodion*, *Azaleastrum*, *Hymenanthes*, насчитывает 1300 видов (Engler's, 1964). Среди них встречаются деревья, кустарники и кустарнички. В большинстве своем рододендроны горные растения. Пределы их распространения находятся на высоте от уровня моря до 4800 м н. у. м. Главный центр современного обильного произрастания видов рода *Rhododendron* L. находится в Центральной и Восточной Азии. Рододендроны имеют восточно-азиатское происхождение. Вслед за А. Seithe (1953), мы считаем Восточный Китай и Японию первичным центром происхождения рода *Rhododendron* L., т. к. там преобладают виды с примитивным чешуйчатым опушением. Острова Малайского архипелага — вторичный центр развития данного рода.

Цезальпино упомянул о рододендронах в литературе впервые в 1585 году. К. Линней (1753) распределил девять известных ему видов рододендронов в два рода: *Rhododendron* L. и *Azalea* L. В садоводческой практике это деление сохранилось до сего времени. Ботаники признают один род *Rhododendron* L., так как различия между азалиями и рододендронами незначительны (Endlicher, 1834; Rehder, 1949; Пояркова, 1952 и др.).

Известное в настоящее время число видов рода *Rhododendron* L. зарубежные систематики распределяют приблизительно в 40 секциях и многочисленных сериях. Наши представления о системе этого рода в целом и изученных растений в частности, согласуются с таковыми у А. И. Поярковой (1952) и О. М. Полетико (1960).

Исследованные виды относятся к двум под родам. Кавказский и понтийский рододендроны принадлежат к под роду *Leiorhodium* (Rehd.) Pojark. и каждый к самостоятельному ряду: желтый рододендрон к под роду *Pentanthera* (G. Don) Pojark. (Пояркова, 1952). Они имеют родство с восточно-азиатскими и северо-американскими видами рододендрона (Кузнецов и др., 1901). Названные виды рододендрона мы понимаем широко.

Кавказские виды рода рододендрона систематически резко обособлены друг от друга. Они имеют существенные различия в морфологии вегетативных и генеративных органов, в экологии и в географии. В морфологической изменчивости и ареалах отражена пластичность видов, которая характеризует интродукционные возможности растений. Д. Д. Арцыбашев (1925) рассматривал пластичные виды как благодарный материал для интродукции. Знание ареалологии кавказских видов рододендрона проливает свет на происхождение данных видов и другие теоретические вопросы биологии растений.

Rhododendron ponticum L. в настоящее время встречается в Португалии, юго-западной Испании, в Ливане и Сирии, в Болгарской Страндже, в Турции, в СССР — в западной части Кавказа (Willkomm, 1896; Vohsberger, 1934; Пояркова, 1952).

Ископаемые кожистые листья понтийского рододендрона найдены у подножья Альп в плиоценовых отложениях (Cretzoiu, 1938). На Кавказе он обнаружен в верхне-плиоценовых отложениях (мэотис и чауда) в Гурии и в четвертичных отложениях Сухуми (Колаковский, 1955).

Современный ареал понтийского рододендрона дизъюнктивен. Ископаемые находки подтверждают, что в прошлом данный вид имел сплошное распространение от Пиренейского п-ва до Кавказа.

Ареал желтого рододендрона распадается на две части. Польский остров ареала включает Польшу (Masco, 1929), Украинское (Бурчак-Абрамович, 1956; Барбарич, 1962) и Белорусское Полесье (Пачоский, 1899; Полянская, 1929; Михайловская, 1953), малоазиатско-кавказский ареал — Турцию и Кавказ (Кузнецов и др., 1901). В последние годы выявлены новые местонахождения желтого рододендрона на юго-восточном крае Альп: одно в Австрии и три в Словении (Staber, 1934; Ogorevc 1954; Mayer, 1958). Дикое произрастание его в указанных местонахождениях еще нужно доказать. В отличие от желтого и понтийского видов рододендрона кавказский рододендрон эндемичен для Кавказа. Он встречается в высокогорьях Большого и Малого Кавказа, в пределах СССР и Турции.

Кавказ характеризуется современным обильным распространением изученных видов. Колхида является центром кавказского ареала понтийского и желтого рододендрона. Западные и центральные районы Большого Кавказа — районы массового произрастания кавказского рододендрона.

По мнению Н. И. Кузнецова (1891), названные виды рододендрона являются на Кавказе третичными реликтами. Древность их подтверждается не только дизъюнкцией ареалов желтого и понтийского рододендрона и изолированностью ареала кавказского рододендрона, но и тем, что исследованные растения относятся к древнему роду *Rhododendron* L., приуроченностью их к западной части Кавказа, изобилующей третичными формами, но и некоторыми морфоло-

гическими и анатомическими признаками: кожистыми и вечнозелеными листьями у понтийского и кавказского рододендрона, ранним одревеснением корневой системы и частично стебля уже у проростков рододендрона (по Scharfetter'у, 1953), наличием гетерогенных лучей в древесине (Яценко-Хмелевский, 1946) и т. д.

Предки изученных растений произошли от древесных форм. До сих пор в юго-восточной Азии сохранились рододендроны — деревья (*Rhododendron arboreum* Sm., *Rh. giganteum* Forrest). В Колхиде иногда встречается понтийский рододендрон в виде дерева 8—12 м высотой. В онтогенезе кавказских видов можно наблюдать уже на ранних стадиях развития одревеснение корневой системы и стебля.

В настоящее время понтийский желтый и кавказский рододендрон встречаются в лесном поясе Кавказа. Сопутствующие им растения также относятся к лесным. Например, рядом с кавказским рододендронам растут типичные лесные виды: *Listera cordata* L., *Oxalis acetosella* L., *Vaccinium myrtillus* L.

Понтийский рододендрон произрастает обычно с кавказской черникой, лавровишней, падубом. (*Vaccinium arctostaphylos* L., *Laurocerasus officinalis* Roem., *Buxus colchica* Pojark.). Названный рододендрон является характерным растением вечнозеленого подлеска колхидского типа леса.

Проведенные нами многочисленные измерения и подсчеты показали, что в лесу изученные виды рододендрона имеют максимальные размеры куста и листьев, большее число цветков и соцветий, больший годичный прирост побегов, большую продолжительность жизни листа и т. д. (таблица № 1). Это свидетельствует о лесном происхождении рододендрона и о том, что до настоящего времени они находят благоприятные условия для существования в лесу.

Доказательством кавказского происхождения названных видов рододендрона служит то, что Кавказ и теперь остается центром обильного распространения их.

Глава 3. Экологические и эколого-морфологические особенности изученных рододендронов.

В связи с привлечением оригинальных анатомических данных и сопоставления границ кавказских ареалов изученных растений с кривыми средних годовых температур и осадков на Кавказе, составленными И. В. Фигуровским (1912), наши исследования по экологии кавказских видов рододендрона являются дополнением к ранее известному.

Ареал понтийского рододендрона совпадает с областью распространения на Кавказе средней годовой температуры 12—15° при 800—2500 мм атмосферных осадков в год. Желтый рододендрон встречается в районах, где средняя годовая температура на Кавказе равняется 11—15°, а количество атмосферных осадков — 600—2500 мм в год. Кавказский рододендрон преобладает в областях со

Изменение параметров состояния изученных видов рододендрона

Название видов	Кавказский рододендрон			
	Лесной пояс	Субальпийский пояс		Альпийский пояс
Параметры	елово-пихтовый лес (2100 м. н. м.)	криволесье (1900— 2500 м)	открытый склон (2400— —2700 м)	открытый склон (2700— —2900— —3100 м)
Высота кустарника см	90—60	75—50	60—50	40—20 (15)
Годичный прирост в длину см	4,7 (5,6—4,0)	3,5 (3,9—3,0)	2,9 (2,2—1,7)	1,8 (2,2—1,7)
Число листьев, образующихся за год	9 (10—7)	8 (9—6)	7 (8—5)	5 (6—3)
Продолжительность жизни листа в годах	5—4	4	4—3	3—2
Длина листовой пластинки см	13,4 (14,1—12,4)	11,3 (12,5—10,0)	10,2 (11,4—9,4)	6,5 (7,3—6,0)
Ширина листовой пластинки см	3,9	3,5 (3,8—3,3)	3,0 (3,3—2,8)	2,1 (2,4—1,8)
Число цветков в соцветии	9	8 (9—7)	8—9	8 (9—7)

Примечание: цифры в скобках показывают пределы колебаний.

средней годовой температурой 7—8° и количеством атмосферных осадков 1000—2500 мм в год.

Обобщив литературные данные, гербарный материал и собственные наблюдения по распространению изученных видов рододендрона на Кавказе, удалось составить экологическую характеристику данных видов, выразив ее в виде экологических рядов по отношению к высоте над уровнем моря, экспозиции, крутизне склона, водному, световому и тепловому режимам, к почве.

Желтый и понтийский рододендрон произрастают от уровня моря до субальпийского пояса. Кавказский рододендрон встречается в верхнем лесном поясе, субальпийском и альпийском. Желтый и понтийский рододендроны — это характерные растения лесного пояса Кавказа, кавказский рододендрон более типичен для высокогорий.

Изученные растения могут расти на склонах любой экспозиции в условиях достаточной влажности и затенения. Кавказский и понтийский рододендрон предпочитают северные и западные склоны.

в связи с высотой над уровнем моря в различных условиях

Желтый рододендрон			Понтийский рододендрон		
Лесной пояс		Субальпийский пояс	Лесной пояс	Субальпийский пояс	
сфагновое болото (1330 м)	различные типы леса (1400—2000 м)	открытый склон (до 2200 м)	опушка елово-пихтового леса (2040 м)	криволесье (2100—2200 м)	открытый склон (2300—2400 м)
до 150	130—100	90—80	до 100	110—90	70
10,3 (17,3—3,0)	6,8 (9,7—4,9)	4,4 (8,6—1,1)	6,4 (10,3—4,2)	5,2 (8,3—2,4)	2,7 (4,0—1,9)
15 (21—9)	11 (13—8)	9 (10—7)	7 (9—5)	7 (8—6)	5 (6—4)
1	1	1	3—2	4 (5—3)	3 (4—2)
9,3 (12,1—6,3)	8,4 (10,6—6,1)	5,7 (8,0—4,2)	14,8 (17,0—12,9)	17,7 (20,3—14,7)	13,6 (16,9—9,4)
2,9 (3,6—2,3)	2,7 (3,3—2,2)	1,9 (3,0—1,4)	3,6 (4,8—3,4)	4,7 (5,4—4,2)	3,4 (4,1—2,5)
15 (26—8)	13 (15—12)	10 (11—9)	7 (11—5)	14 (16—10)	7 (10—4)

Как правило, кавказский рододендрон избегает южные склоны, а желтый рододендрон очень характерен для них.

Желтый и понтийский рододендрон лучше растут и развиваются на пологих склонах до 20° крутизной, а кавказский рододендрон, как наиболее высокогорный кустарник — на склонах с углом наклона 30—40°.

Исследованные виды рододендрона влаголюбивы. Наиболее требователен к влажности почвы и воздуха понтийский рододендрон. В условиях Аджарии он ведет себя как гигромезофит. Это подтверждается анатомическим строением листа его: умеренным развитием механической ткани, слабой кутикулой, наличием больших межклетников, присутствием устьиц только на нижней стороне листьев. Желтый рододендрон — мезофит. Он устойчив к засухе. Лист его имеет сильно развитую столбчатую паренхиму, расположенную в три слоя. Кавказский рододендрон является в исследованных нами районах Кавказа ксеромезофитом. Мощное развитие его наблюдается близ ручьев и снежных пятен. Застойного увлажнения назван-

ный рододендрон не выносит. Анатомической структуре листа кавказского рододендрона присущи следующие ксероморфные признаки: мощно развита кутикула, толстостенный верхний эпидермис и т. д. Кроме того, у него имеются многоклетные волоски, создающие ржавчинное опушение с нижней стороны листьев, а края последних загнуты книзу.

В отношении к свету рододендроны ведут себя по-разному. Более светолюбив желтый рододендрон. Он же и относительно теневынослив, лучше развивается на открытых местах. Кавказский рододендрон светолюбив и теневынослив. Понтийский рододендрон теневыносливее других. Доказательством сказанного выше служит обитание понтийского рододендрона преимущественно в темных лесах Кавказа, а желтого рододендрона, наоборот, — в светлых, либо на опушке темнохвойных лесов. Кавказский рододендрон преобладает на открытых склонах. Отношение изученных растений к свету нашло отражение и в анатомическом строении их листьев.

Если понтийский рододендрон, как и желтый теплолюбив, то кавказский рододендрон является криофитом. Это проявляется в том, что первые два растения встречаются на более обогреваемых солнцем южных склонах, кавказский рододендрон, как правило, их избегает и произрастает вблизи ледников, снежных пятен и вершин, в то время как другие рододендроны предпочитают более теплые средне-горные и ниже-горные и приморские районы Кавказа.

Понтийский рододендрон растет обычно на плодородных (красноземе, буроземе, аллювиальных и т. д.) почвах, а желтый рододендрон чаще всего произрастает на бедных, олиготрофных болотистых и песчаных почвах. Не требователен к субстрату и кавказский рододендрон. Он может селиться в расщелинах камней. Типично произрастание названных кустарников на кислых торфянистых почвах ($pH = 3-4$). Очень редко они селятся на кислых почвах, подстилаемых известняками (пример, массив Охачкуе в Абхазии). Изученные растения — кальцефобы.

Жизнь в горах наложила отпечаток на морфологическое и анатомическое строение кавказских видов рододендрона. Они имеют саблевидно изогнутые и гибкие ветви. Последние сильно одревеснены, характерна эксцентричность их анатомического строения. Корневая система направлена вверх по склону.

Произрастание рододендрона на открытых склонах гор — явление остаточное: ухудшение климатических условий привело к снижению верхней границы леса на Кавказе. Рододендроны, бывшие в подлеске, оказавшись на открытых местах, вероятно, претерпели изменения, приведшие к образованию экологических форм, которые приспособились к жизни в иных условиях.

У понтийского рододендрона в процессе эволюции выработались две экологические формы, впервые выделенные и описанные в данной работе. Высокогорная форма *Rhododendron ponticum* f. *parvifolia* Schat. f. п. резко отличается от долинной формы *Rh. ponticum* f. *grandifolia* Schat. f. п. меньшей высотой куста, приземистой формой

его, мелкими листьями и белой, а не сиреневой окраской венчика и т. д.

Экологические и морфологические особенности изученных растений, выражающиеся в приспособленности видов к конкретным условиям среды, мы характеризуем параметрами жизненного состояния видов: высотой кустарника, годичным приростом ветвей, числом листьев, образующихся в год, и продолжительностью их жизни, длиной и шириной листовой пластинки листьев срединной формации и числом цветков в соцветии. Мы наблюдали изменения этих параметров с высотой произрастания кустарников над уровнем моря и в различных условиях. С поднятием в горы уменьшается высота кустарников, длина и ширина листовой пластинки, число листьев, образующихся за год, продолжительность жизни листа на побеге и т. д. (таблица № 1).

Исходя из экологических, морфологических и фитоценологических особенностей исследованных видов рододендрона, можно заключить, что желтый рододендрон, как растение с широкой экологической амплитудой, может быть перенесено из мест естественного произрастания в районы интродукции. Виды, не обладающие высокой биологической пластичностью, к каковым относится кавказский рододендрон, следует вводить в культуру посевом семян, учитывая, что приспособление диких растений к новым необычным условиям среды идет особенно интенсивно на первых стадиях их развития.

Глава 4. Фитоценологическая роль кавказских видов рододендрона.

Фитоценологическая роль кавказских видов рододендрона выявлена на материале многочисленных (более 300) геоботанических описаний пробных площадок в исследованных нами районах и на основе изучения фитоценозов Кавказа, в видовом составе которых присутствуют рододендроны. Мы составили классификацию из 118 наиболее распространенных ассоциаций (таблица № 2). Названия ассоциаций расположили в соответствии с вертикальной поясностью, исходя из того, что Кавказ — горная система с хорошо выраженной вертикальной зональностью в распределении растительности. Тип растительности устанавливался по жизненным формам доминантов. Основное содержание таксономических единиц согласуется с пониманием их Московской школой геоботаников, учитывающей видовой состав, обилие видов и выделяющей ассоциации по доминантам.

Анализ растительных сообществ Кавказа показал, что с альпийскими растениями образует ценозы лишь кавказский рододендрон. Число их невелико. В альпийском поясе указанный вид растет иногда и в виде самостоятельных зарослей. В виде обширнейших зарослей он встречается и на открытых склонах субальпийского пояса. Понтийский и желтый рододендрон также образуют здесь небольшие заросли или куртины. В субальпийском криволесье (березовом

Фрагмент из классификации растительных сообществ, в видовом составе которых присутствуют рододендроны

Пояс	Тип растительности	Класс формаций	Группа формаций	Формации	Класс ассоциаций	Группа ассоциаций	Ассоциации
Субальпийский	Лесной	Лиственные леса	Березовые	Березы пушистой	Березы пушистой и различных видов рододендрона	Березы пушистой и казского рододендрона	* <i>Betula pubescens</i> — <i>Rhododendron caucasicum</i>
				Березы Медведа	Березы Медведа и различных видов рододендрона	Березы Медведа и понтийского рододендрона	* <i>Betula medwedewi</i> — <i>Rhododendron ponticum</i>
			Буковые	Бука восточного	Бука восточного и различных видов рододендрона	Бука восточного и казского рододендрона	* <i>Fagus orientalis</i> — <i>Rhododendron caucasicum</i> + <i>Rh. luteum</i>
						Бука восточного и желтого рододендрона	* <i>Fagus orientalis</i> — <i>Rhododendron luteum</i>
Ольховые	Ольхи клейкой	Ольхи клейкой и различных видов рододендрона	Ольхи клейкой и желтого рододендрона	△ <i>Alnus glutinosa</i> + <i>Betula pendula</i> — <i>Rh. luteum</i> △ <i>Alnus glutinosa</i> — <i>Rhododendron luteum</i> — <i>Sphagnum centrale</i>			

Примечание: Условные обозначения степени участия рододендрона в фитоценозах Кавказа: * — Во всех ассоциациях рододендроны встречаются с обилием сор.¹ или сор.² △ — В этих ассоциациях рододендроны имеют обилие sp.

и буковом) все три вида рододендрона: кавказский, желтый и понтийский — обычны.

В лесном поясе рододендроны распределены следующим образом: в верхне-горной полосе хвойных лесов (пихтовые, пихтово-еловые, пихтово-букковые, елово-пихтовые) произрастает кавказский рододендрон, реже встречается понтийский рододендрон. Желтый рододендрон характерен для светлых хвойных (сосновые) лесов и опушек темнохвойных (еловые, пихтовые, елово-пихтовые и т. д.) лесов. В средне-горной полосе лесного пояса Кавказа растут три изученных вида. Постоянен в подлеске широколиственных лесов (букковые) понтийский рододендрон. В нижне-горной полосе распространения дубовых лесов часто встречается желтый рододендрон, реже — понтийский рододендрон. В каштановых лесах растет как желтый, так и понтийский рододендрон. Из этой полосы совершенно выпадает кавказский рододендрон. Нахождение желтого и понтийского рододендрона среди болот Колхиды, а кавказского рододендрона — на сфагновых болотах высокогорий Центрального Кавказа связано с наличием здесь кислой почвы.

В результате исследования выявился также и эколого-фитоценотический оптимум исследованных видов. Для желтого, понтийского рододендрона он находится во влажных и тенистых лесах Колхиды, для кавказского рододендрона оптимум — в субальпийском криволесье. В названных ценозах имеются наиболее благоприятные условия для роста и развития этих растений.

Хорошее жизненное состояние имеет желтый рододендрон в сосновых и дубовых лесах, понтийский рододендрон — в букковых, буковокаштановых и других лесах колхидского типа, кавказский рододендрон — в темнохвойных лесах и березовом криволесье.

В одних фитоценозах изученные виды рододендрона встречаются в незначительном количестве как примесь и являются компонентами сообщества, в других ценозах рододендроны доминируют или играют роль эдификаторов. Господствующее положение рододендрона в ряде растительных сообществ можно объяснить экологическими и морфологическими особенностями видов: 1) нетребовательностью к субстрату желтого и кавказского рододендрона; 2) теневыносливостью; 3) способностью желтого рододендрона выносить временную недостаточность влаги в почве и т. д. и средобразующей способностью. Последняя проявляется в том, что благодаря обильному ежегодному листопаду, создается мощная подстилка, безусловно оказывающая воздействие на формирование верхнего горизонта почвы.

Кавказский рододендрон является торфообразователем. Под пологом его образуется слой «рододендрового торфа», достигающий иногда, согласно нашим наблюдениям в Юго-Осетии, мощности 40 см. Заросли рододендрона имеют свой микроклимат. Температура поверхности почвы под рододендроном отличалась от температуры воздуха в среднем за месяц, например, в условиях Юго-Осетии в августе на 5°. Под рододендроном холоднее потому, что лучи

солнца плохо проходят через густую кожистую листву. Сильное затенение, которое создается под пологом рододендрона, угнетающе действует на другие компоненты растительных сообществ. Такое же влияние оказывает кислотность почвы под рододендронниками. Кислая реакция среды объясняется большим содержанием дубильных веществ в листьях изученных растений.

Таким образом, создавая специфические условия, рододендроны проявляют себя как сильные эдификаторы и им сопутствует поэтому довольно ограниченный и определенный комплекс сопровождающих растений. Особенно четко это прослеживается в случае с кавказским рододендроном, постоянными спутниками которого являются кислица, черника обыкновенная, различные виды плауна и папоротника.

В рассмотренных нами сообществах Кавказа синузия рододендрона не является инвазионной. Устойчивость и длительность существования рододендровых ценозов объясняется продолжительностью жизни исследованных кустарников (50—100 лет), их вегетативной подвижностью: боковые ветви возникают иногда уже на 2—4 году жизни сеянца, в результате полегания ветвей под действием снега образуется много придаточных корней и рододендроны обильно вегетативно размножаются. Кроме того, они способны быстро освоить новые территории, благодаря своей большой семенной продуктивности и местами обильному семенному возобновлению (до 120 семян кавказского рододендрона на 1 м² в субальпийском поясе Юго-Осетии и до 50 семян понтийского рододендрона на 1 м² в Аджарии). В силу своих биологических особенностей рододендроны подавляют в отдельных случаях возобновление древесных пород (например, кавказский рододендрон мешает семенному возобновлению березы в субальпийском криволиесье; понтийский рододендрон препятствует возобновлению бука, каштана в широколиственных лесах).

Все вышесказанное и обеспечивает эдификаторную роль рододендрона в растительном покрове Кавказа.

О динамике рододендровых ценозов следует говорить в каждом случае отдельно. В природе мы наблюдали случаи наступления зарослей кавказского рододендрона на субальпийскую травянистую растительность и березняки. Нам известны и примеры отступления этого кустарника под патиском овсяницы нестрой, белоуса и других мощных эдификаторов. Об этом мы судили по наличию рододендрового торфа под указанными растениями. Велика роль в данном процессе выпаса скота. По верхней границе распространения кавказского рододендрона в результате образования «некральных» зон (по Буш, 1936) возможно наступление альпийской растительности на кавказские рододендронники. В целом, мы считаем кавказский рододендрон прогрессивным эдификатором. Он занимает новые территории, так как нетребователен к субстрату, селится на осыпях и площадях, где отсутствуют мощные конкуренты. Лесные пожары и вырубка леса способствуют обильному разрастанию

желтого рододендрона. Данный кустарник отрицательно влияет на семенное возобновление сосны, бука и других древесных пород. Причина этого заключается в химизме почвы, создаваемом подлеском. Понтийский рододендрон заметно снижает число семян бука на га, так как листья кустарника создают большое затенение. В некоторых случаях этот рододендрон вытесняет из подлеска такого сильного эдификатора, как лавровишня. Широкому распространению понтийского рододендрона мешают скорее не конкуренты, а недостаток влаги и тепла. Светолюбие желтого рододендрона не дает ему внедриться под полог тенистых лесов. Для успешного существования кавказского рододендрона необходима низкая температура высокогорий.

Деятельность человека приводит к сокращению площади под рододендронниками (например, при выпасе скота на верхнем пределе распространения рододендрона, при обламывании веток на дрова и т. д.). В основном же распространение рододендрона определяется условиями среды. При благоприятной обстановке наблюдается расширение как экологического, так и географического ареала рододендрона. Например, понтийский рододендрон расширяет свои границы в Аджарии, а кавказский рододендрон сокращает свой ареал на северной границе в силу неблагоприятности создавшихся условий (мало снега, усиленный выпас, пожары и т. д.).

В целом, вопросы динамики рододендровых ценозов сложны и требуют многолетних стационарных исследований.

Следуя Ф. Н. Русанову (1950), который считает эдификаторы перспективными в интродукции, так как они отличаются большой приспособительной силой, полученной в итоге исторического развития и отразившейся в широком распространении и массовости видов в ценозах, мы считаем это теоретическим обоснованием интродукции кавказских видов рододендрона. Данные растения введены в культуру еще в прошлом столетии.

Изучение фитоценотической роли кавказских видов рододендрона имеет определенное значение для разработки методов интродукции данных растений. Ориентируясь на оптимальные условия жизни растений в природе, нужно создавать приемы культуры и композиции.

Глава 5. Особенности индивидуального развития кавказских видов рододендрона.

Исследование биологических особенностей кавказского, желтого и понтийского рододендрона в онтогенезе составило основной круг вопросов, затронутых в данной главе. Основные результаты наблюдения отражены в таблице 3.

Средние данные по морфологической характеристике семян кавказских видов рододендрона приведены в таблице 4.

Легкость семян рододендрона по весу, крыловидная окраска и т. д. обеспечивают расселение данных растений на далекие рас-

**Некоторые биологические особенности проростков, ювенильных и
(средние данные)**

№№	Название признаков	Кавказский рододендрон		
		Проростки	Ювенильные растения	Взрослые растения
1.	Общая длина растений (для взрослых высота надземной части) мм	8—16	16—170	300—1000
2.	Число листьев, образующихся в вегетационный период	2—4	2—4	5—7 (3—10)
3.	Длина листовой пластинки мм	2,1	25—30	65,5(50—140)
4.	Ширина листовой пластинки мм	1,0	10—40	26(18—40)
5.	Форма листа	округлая	яйцевидная, эллиптическая	продолговато-эллиптическая, эллиптическая, ланцетная
6.	Продолжительность жизни листьев	семядоли сохраняются 1 вегетационный период, листья остаются на след. год.	2	2—3(4—5)
7.	Годичный прирост стебля в длину мм	3	1—6(10)	10—40
8.	Длина корневой системы у проростков и ювенильных особей; глубина распространения основной массы корней взрослых растений мм	4—10	8—120	100—200 (400)
9.	Длина главного корня мм	6	5—60	не выражен
10.	Продолжительность жизни растений в годах	1	12	более 100

стояния ветром. Согласно классификации растений по способу распространения семян и плодов, данной Р. Е. Левиной (1957), исследованные виды следует относить к эуанемохорам.

При изучении онтогенеза кавказских видов рододендрона мы остановились на характеристике следующих возрастных периодов: 1) периода всхода, 2) ювенильного периода (со 2-го года жизни растения до первого цветения его), 3) периода взрослого, нормально развивающегося и плодоносящего растения, 4) периода старения и естественного отмирания растения.

взрослых растений кавказского, понтийского и желтого рододендрона
из 50—100 измерений)

Понтийский рододендрон			Желтый рододендрон		
Проростки	Ювенильные растения	Взрослые растения	Проростки	Ювенильные растения	Взрослые растения
15—30(50)	33—800	800— —2000 (8000)	15—35	15—280	75— —1500(3000)
3—6	3—5(10)	5—6 (4—9)	6—8	4—10	5—13 (7—21)
2,2	12—31	155(90—330)	2,6	2,8—42	55(42—120)
1,1	5—8	45(20—90)	1,8	1,9—20	25(14—38)
округлая	обратно- яйцевидная	эллиптиче- ская, ланце- товидная, об- ратно-яйце- видная	округлая, об- ратно-яйце- видная	широко-эл- липтическая, обратно-яй- цевидная	эллиптиче- ская, ланце- видная, об- ратно-яйце- видная
семядоли со- храняются 1 ве- гетационный пе- риод, листья оста- ются на след. год	2(3)	1,5—2(3—5)	семядоли со- храняются 1 ве- гетационный пе- риод, листья оста- ются на сле- дующий год	1(2)	не больше 1
3,5	5—18 (33—55)	50—250 (450)	5,5	10—38(80)	25—105
3,5—12,6	16—400	200—350 (600—900)	6—15	5—90	200—300 (600)
3	10—220	не выражен	3,5	6,5—25	не выражен
1	10—15(25)	более 100	1	6—8	более 50

Наблюдения в природе и лабораторные опыты показали, что изученные виды, как и все представители этого рода, имеют только надземное прорастание семян. В лабораторных условиях семена рододендрона начинают прорасти через 2—2,5 недели после посева. Неделю спустя, наступает массовое прорастание. К концу месяца у желтого рододендрона расходятся и занимают супротивное положение до того сложенные семядоли. Несколько позже, т. е. через полтора месяца, этого же состояния достигают понтийский и кавказский рододендрон. Первые настоящие листья раньше появ-

Морфологическая характеристика семян кавказских видов рододендрона
(средние из измерений 1000 семян)

Вид	Длина семени, мм	Ширина семени, мм	Вес 1000 семян, г	Парусность, см/г	Длина эндоспер- ма, мм	Ширина эндо- сперма, мм	Длина зародыша, мм	Ширина зароды- ша, мм	Отношение длины эндосперма к дли- не зародыша, %
<i>Rh. caucasicum</i>	1,7	0,7	0,05	244	1,2	0,6	0,5	0,1	42
<i>Rh. luteum</i>	3,7	0,9	0,10	359	1,6	0,7	1,15	0,3	73
<i>Rh. ponticum</i>	1,6	0,7	0,07	161	1,2	0,5	0,6	0,1	50

ляются у желтого рододендрона (через 45 дней), а у двух других видов, лишь к концу второго месяца со дня посева семян. Таким образом, желтый рододендрон на две недели опережает в своем начальном развитии понтийский и кавказский рододендрон, которые в начале развиваются параллельно.

Морфология семян, проростков и ювенильных растений кавказских видов рододендрона была изучена нами детально в систематических целях и может быть использована при определении коллекции рода рододендрона в начальном состоянии развития. Сравнительные исследования данных видов показали, что видовые различия имеются уже с самого начала онтогенеза, причем наибольшие между кавказским, понтийским и желтым, чем между первыми двумя.

По нашим наблюдениям, в природе ювениальный период у кавказского рододендрона составляет 12 лет, у понтийского рододендрона колеблется от 10—15, редко до 25 лет, у желтого — от 6 до 8 лет.

Сравнение видов по темпам роста и развития в ювенильный период привело к следующим выводам: 1) наиболее интенсивным ростом и развитием обладает желтый рододендрон, который зацветает на 6—8 году жизни, а средний годичный прирост его ветвей в длину достигает свыше 20 мм; крайне медленный рост у кавказского рододендрона; его годичный прирост составляет 1—6 мм; впервые цветет он на 13 году; 2) понтийский рододендрон занимает по темпам роста и развития в ювенильный период промежуточное положение. В благоприятных условиях он растет интенсивно и приближается в таком случае к желтому рододендрону, но первое цветение наступает у него в значительно позднем возрасте. В неблагоприятных условиях понтийский рододендрон похож в своем росте и развитии на кавказский рододендрон (например, в высокогорьях и у границы распространения).

В культуре, по нашим данным, желтый и понтийский рододендроны быстрее растут; первое цветение наблюдалось у пятилетних сеянцев этих видов. Кавказский рододендрон и в культуре сохраняет медленные темпы роста и развития.

В репродуктивный период меняются темпы роста понтийского и желтого рододендрона. Первый во взрослом состоянии растет интенсивнее желтого рододендрона и дает ежегодно приросты в 2 раза большие. Кавказский рододендрон продолжает расти медленно. Медленный рост — биологическое свойство этого вида. Он характеризует кавказский рододендрон на протяжении всей его жизни и сохраняется в культуре. Всенезеленость — характерный признак кавказского и понтийского рододендрона. Желтый рододендрон — листопадный.

В онтогенезе исследованные растения формируются как кустарники. Согласно классификации кустарников, данной И. Г. Серебряковым (1960), относим названные виды рододендрона к классу аэроксильных кустарников. Понтийский и желтый рододендроны принадлежат к подклассу прямостоячих кустарников, а кавказский рододендрон к подклассу стелющихся кустарников.

Жизненный цикл кавказского и понтийского видов рододендрона заканчивается после 100 лет (мы имеем спилы с растений в возрасте 115 лет). Желтый рододендрон отмирает после 50 лет. Естественное старение растений проявляется в ослаблении интенсивности цветения и в увеличении числа отмерших побегов со слущенной корой в центре куста, прекращается образование новых вегетативных и генеративных побегов, резко снижаются годовые приросты ветвей и т. д.

Способность понтийского и кавказского рододендрона существовать в виде зарослей, подавляя различных конкурентов, огромная семенная продуктивность, а местами и обильное семенное возобновление и вегетативная подвижность желтого рододендрона делают названные виды устойчивыми на Кавказе.

Выводы и рекомендации.

1. Кавказские виды рододендрона резко обособлены систематически друг от друга. Наибольшие морфологические отличия имеются между кавказским, понтийским, с одной стороны, и желтым рододендронами, с другой. Желтый и понтийский рододендроны — пластичны. Кавказский рододендрон консервативен в своих морфологических признаках.

2. Ареалы понтийского и желтого рододендрона дизъюнктивны; ареал кавказского рододендрона изолирован.

3. Кавказ характеризуется современным обильным распространением изученных растений. Они приурочены преимущественно к его западной части.

4. Исследованные виды рододендрона— реликтовые (третичные) растения. Они возникли в лесах Кавказа. Их предки были деревьями.

5. Кавказские виды рододендрона имеют широкую экологическую амплитуду. Это горные растения, произрастание их на открытых склонах гор— явление историческое, остаточное. Впервые описанные нами экологические формы понтийского рододендрона (*Rhododendron ponticum* f. *parvifolia* Schat. f. n. и f. *grandifolia* Schat. f. n.) — результат влияния среды на растение в историческом развитии.

6. Изученные виды рододендрона обладают средообразующими свойствами и являются эдификаторами некоторых лесных и высокогорных ценозов Кавказа.

7. Рододендрон растет часто в подлеске. Желтый, понтийский и кавказский рододендроны встречаются также и на открытых склонах субальпийского, а кавказский рододендрон и на склонах альпийского пояса в виде зарослей или куртин. Это устойчивые виды в ценозах.

8. В онтогенезе кавказский рододендрон характеризуется медленным ростом и развитием, желтый рододендрон, наоборот, быстрым ростом и развитием, понтийский рододендрон занимает промежуточное положение, но ближе по темпам роста и развития к кавказскому рододендрону.

9. В связи с пластичностью, наличием широкой экологической амплитуды, эдификаторной способностью и др. признаками — кавказские виды рододендрона являются перспективными в интродукции растениями.

10. Нетребовательность к субстрату, способность переносить временную недостаточность влаги в почве, но не в воздухе и другие особенности дают основание предположить более широкое и успешное введение в культуру изученных рододендронов в ряде районов средней полосы Европейской части СССР при соответствующих агротехнических приемах.

11. Наш опыт показал, что посадочный материал лучше выращивать из семян, собранных с растений в крайних условиях существования вида, так как здесь он более пластичен. Кроме того, можно брать семена ювенильного возраста из природы и транспортировать их в полиэтиленовой пленке, так как в раннем периоде онтогенеза они лучше приспосабливаются к новым условиям среды.

12. Для выращивания рододендронов необходима рыхлая хвойная земля (подстилка из соснового леса), перемешанная с кислым торфом с верховых болот и с песком. В культуре сажать рододендроны следует под разреженный полог деревьев или на открытых местах. Кавказскому рододендрону, интродуцируемому в Москве, нужен регулярный полив. В условиях Москвы, как и других районов средней полосы Европейской части СССР понтийскому рододендрону необходимо тщательное укрытие на зиму и обильный

полив летом. Желтый рододендрон может существовать здесь без укрытий.

Материалы по диссертации опубликованы в следующих работах:

1. Шаталина М. С., 1960, Кавказский рододендрон. ж. Цветоводство, № 1.

2. Шаталина М. С., 1962, Кавказские рододендроны и их полезные свойства. Тезисы Московской конференции молодых ученых-биологов, Изд. МГУ.

3. Шаталина М. С., 1963, К морфологии семян кавказских видов рододендронов. Вестник Московского Университета, серия 6, биология, почвоведение, № 1.

4. Шаталина М. С., 1963, Выращивание сеянцев рододендронов. ж. Цветоводство, № 7.

5. Шаталина М. С., 1963, Понтийский рододендрон. ж. Природа, № 11.

6. Шаталина М. С., 1963, Особенности распространения рододендронов в Тебердинском заповеднике. Научные доклады Высшей Школы, биологические науки, № 4.

7. Шаталина М. С., 1964, О распространении некоторых видов рододендронов на Кавказе. Бюлл. МОИП, отд. биологический, № 1.

8. Шаталина М. С., 1964, Начальные стадии развития кавказского рододендрона. Ботанический журнал: т. 49, № 5.

9. Шаталина М. С., 1965, Эколого-морфологические особенности рододендрона понтийского. Труды Тебердинского гос. заповедника, вып. 5.

10. Шаталина М. С., 1965, К морфологии проростков кавказских видов рододендронов. Вопросы озеленения. Изд. МГУ.