

На правах рукописи

ДАВЛАТОВ Сайфудин Хайридинович

**ВИДЫ РОДА *BERBERIS* L. В ТАДЖИКИСТАНЕ
(ЭКОЛОГО-БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ
И РАЦИОНАЛЬНОЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ)**

03.02.01 – «Ботаника»

03.02.08 – «Экология»



АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук



005058196

16 МАЯ 2013

Новосибирск – 2013

Работа выполнена в Институте ботаники, физиологии и генетики растений
АН Республики Таджикистан.

Научный консультант — доктор биологических наук, с.н.с.
Байкова Елена Валентиновна.

Официальные оппоненты: Банаев Евгений Викторович
доктор биологических наук,
Федеральное государственное бюджетное учреждение
науки Центральный сибирский ботанический сад
Сибирского отделения Российской академии наук,
зам. директора;
Курченко Елена Ивановна
доктор биологических наук, с.н.с.
ФГБОУ ВПО “Московский педагогический
государственный университет”, зав. сектором;
Силантьева Марина Михайловна
доктор биологических наук, проф.
ФГБОУ ВПО “Алтайский государственный
университет”, профессор.

Ведущая организация — Ботанический сад биологического факультета ФГБОУ
ВПО “Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова”.

Защита состоится 4 июня 2013 г. в 10⁰⁰ часов на заседании диссертационного со-
вета Д 003.058.01 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки
Центральном сибирском ботаническом саде Сибирского отделения Российской акаде-
мии наук по адресу: 630090, Новосибирск-90, ул. Золотогорная, 101.

Факс: (383) 330–19–86.

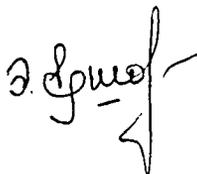
E-mail: botgard@ngs.ru.

Сайт в Интернете: <http://vak.ed.gov.ru>.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Федерального государственного
бюджетного учреждения науки Центрального сибирского ботанического сада
Сибирского отделения Российской академии наук.

Автореферат разослан 29 апреля 2013 г.

Ученый секретарь совета,
доктор биологических наук



Ершова Э.А.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность работы. Род *Berberis* L. (*Berberidaceae* Juss.) является одним из многовидовых таксонов среди дикорастущих плодовых растений Таджикистана. В.И. Запрягаева (1975) указывала для этой территории 8 видов барбариса, входящих в состав формаций шибляка, чернолесья и арчовников.

Барбарисы известны как декоративные, лекарственные и пищевые растения. Однако возможности хозяйственного использования этого рода далеко не исчерпаны. Многие декоративные и устойчивые в культуре виды барбариса Таджикистана не встречаются в садах и парках, очень мало используются их плоды, ценные не только в пищевом отношении, но и как продукт, содержащий биологически активные вещества.

Необходимой теоретической базой освоения ресурсного потенциала барбарисов Таджикистана должно быть изучение эколого-ценотического и биолого-морфологического разнообразия местных видов, а также обобщение и критический анализ опубликованных ранее флористических материалов. До сих пор окончательно не решен вопрос о таксономическом составе рода *Berberis* в Таджикистане. Отечественными ботаниками этот род практически не исследовался. Среди имеющихся сводок наиболее полной является обработка рода, выполненная В.И. Запрягаевой (1975) для «Флоры Таджикской ССР». Однако для ряда полиморфных видов остаются неясными границы, объем и родственные связи: требуют уточнения и дополнения таксономический статус и диагностические признаки некоторых таксонов рода *Berberis*. Для решения спорных вопросов систематики необходимо привлечение дополнительных признаков, таких как анатомическая структура листа и плода, морфология пыльцевых зерен и др.

Среди интродуцентов, испытываемых в Таджикистане, важное место занимают вечнозеленые барбарисы. Однако широкое использование их в зеленом строительстве, как и местных дикорастущих видов, сдерживается недостаточной изученностью биологии видов этого рода. Детальные сравнительные эколого-биологические и морфолого-анатомические исследования дикорастущих и интродуцированных видов рода *Berberis* необходимы для их целенаправленного вовлечения в хозяйственный оборот, разработки стратегических подходов к рациональному использованию и сохранению растительных ресурсов Таджикистана и его биологического разнообразия в целом.

Цель и задачи исследования. Цель работы – сравнительное эколого-биологическое и морфолого-анатомическое изучение дикорастущих листопадных и интродуцированных вечнозеленых видов барбарисов в Таджикистане, разработка научных основ их рационального использования и охраны.

Основные задачи:

- выделить основные этапы истории изучения дикорастущих и интродуцированных барбарисов Таджикистана;
- дать почвенно-климатическую характеристику районов произрастания дикорастущих барбарисов и районов интродукции вечнозеленых видов;
- изучить эколого-географические особенности дикорастущих видов, выявить закономерности их высотного распределения и фитоценотическую приуроченность;

– провести сравнительное анатомо-морфологическое изучение дикорастущих видов барбарисов Таджикистана с целью выявления дополнительных диагностических признаков;

– уточнить и дополнить ботаническую характеристику дикорастущих барбарисов;

– уточнить видовой состав барбарисов Таджикистана, выявить редкие виды и их местонахождения;

– составить ключ для определения видов рода *Berberis* Таджикистана;

– изучить в сравнительном плане биологию прорастания семян, формирование проростков, ритм сезонного роста и развития дикорастущих видов и вечно-зеленых интродуцентов;

– исследовать биохимический состав плодов дикорастущих и интродуцированных видов, отобрать из них наиболее ценные для хозяйственного использования;

– дать научно обоснованные рекомендации по рациональному использованию и охране дикорастущих барбарисов Таджикистана;

– подвести итоги первичного испытания барбарисов в ботанических садах Таджикистана и ввести наиболее перспективные виды в ассортимент для зеленого строительства.

Защищаемые положения: 1. Современные условия Памиро-Алая в пределах распространения флороцено типов чернолесья, арчовников и внепоясного светлоселья являются оптимальными для произрастания и возобновления видов рода *Berberis* в естественных сообществах. Многообразие экотопов и экологических ниш обусловили высокое видовое разнообразие барбарисов в Гиссаро-Дарвазском ботанико-географическом районе Таджикистана.

2. Выявленные ранее диагностические признаки недостаточны для достоверной идентификации и инвентаризации видового разнообразия барбарисов Таджикистана. Привлечение новых анатомических признаков листовой пластинки (число слоев и размеры клеток мезофилла, число устьиц на единицу площади, размеры замыкающих клеток устьиц) и пыльцевых зерен (форма, размеры и скульптура поверхности) позволяет решить спорные вопросы систематики на секционном и видовом уровнях.

3. Меры по охране редких видов рода *Berberis* в естественных местах обитания должны сочетаться с сохранением их генофонда в интродукционных популяциях в ботанических садах и созданием плантаций хозяйственно ценных ресурсных видов как резерва для дальнейшей реинтродукции. Выявленные эколого-биологические особенности дикорастущих и интродуцированных барбарисов определяют их высокий адаптационный потенциал и возможности его реализации в условиях Таджикистана.

Научная новизна работы. Результаты исследования существенно расширяют и углубляют сведения об особенностях биологии и экологии видов рода *Berberis*.

Впервые проведено детальное исследование барбарисов Таджикистана: уточнен видовой состав и распространение видов на территории республики, выявлены фитоценологические особенности, высотные пределы произрастания, приуроченность к флороцено типам и ботанико-географическим районам и подрайонам Таджикистана. Установлено, что в Таджикистане произрастает 9 видов барбарисов.

сов, которые входят в состав кустарникового яруса формаций шибляка, чернолесья и арчовников, расположенных в пределах высотной амплитуды от 700 до 3200(3700) м над ур. м. Наибольшее видовое разнообразие барбарисов установлено в Гиссаро-Дарвазском ботанико-географическом районе Таджикистана.

На основе оригинальных материалов получены новые данные по морфологии и анатомии вегетативных и репродуктивных органов, составлены ключи для определения дикорастущих и интродуцированных видов рода *Berberis*. Выявлены новые диагностические признаки: число слоев и размеры клеток мезофилла, число устьиц на единицу площади, размеры замыкающих клеток устьиц листовой пластинки, форма, размеры и скульптура поверхности пыльцевых зерен. Впервые описано морфолого-анатомическое строение листьев и семян редких видов барбариса *B. multispinosa* Zaprjagaeva и *B. stolonifera* Koehne & E.L. Wolf. С помощью сканирующего электронного микроскопа получены новые данные о структуре пыльцевых зерен 8 дикорастущих видов барбариса. Результаты исследования существенно расширяют и углубляют сведения об особенностях биологии и экологии видов рода *Berberis* в Таджикистане, в том числе редких видов, рекомендуемых к охране.

Подведены итоги интродукции 80 видов рода *Berberis* в Душанбинском ботаническом саду.

Теоретическая и практическая значимость работы. Результаты исследования вносят существенный вклад в решение проблемы эколого-морфологической адаптации древесных растений. На примере рода *Berberis* проведен комплексный сравнительный анализа бореальных азиатских видов и интродуцентов субтропического генезиса.

Практическая значимость работы определяется, прежде всего, ресурсным значением дикорастущих и инорайонных видов барбариса как пищевых, декоративных и лекарственных растений. Подготовлены материалы для включения 5 видов барбариса во второй выпуск «Красной книги Таджикистана». Опубликованы методические пособия по изучению анатомии листа и плодов. Результаты работы использованы при разработке и чтении лекций по специальностям «Экология растений», «Ботаника» и «Растениеводство» в Таджикском аграрном университете. На основе результатов исследований рекомендованы для зеленого строительства 78 видов и 1 разновидность барбариса. Рекомендации по ресурсному использованию дикорастущих видов даны на основе районирования Таджикистана для целей озеленения и для целей лесомелиорации. Материалы исследований могут быть использованы при составлении региональных «Флор» и «Определителей» более обширных территорий, в частности, горной Средней Азии.

Апробация работы. Основные положения диссертации доложены на республиканской конференции «Флора и растительность Таджикистана» (Душанбе, 1999); юбилейной научно-теоретической конференции «Флора и растительность Таджикистана: рациональное их использование и охрана» (Душанбе, 2001); республиканской конференции «Актуальные проблемы сельского хозяйства Республики Таджикистан» (Душанбе, 2001); научной конференции «Актуальные проблемы ботаники: настоящее и будущее» (Душанбе, 2002); 2-й международной научной конференции «Экологические особенности биологическо-

го разнообразия» (Душанбе, 2002); научной конференции «Вопросы сохранения и рационального использования биоразнообразия Таджикистана» (Душанбе, 2002); на республиканской конференции «Здоровое питание – здоровая нация» (Душанбе, 2009); научно-практической конференции, посвященной 40-летию образования Памирского биологического института имени Х. Юсуфбекова (Хорог, 2009); республиканской конференции «Экологические особенности биологического разнообразия» (Куляб, 2011). Работа обсуждалась в Центральном ботаническом саду Таджикистана, а в законченном виде была доложена на заседании отдела экологии и растительных ресурсов Института ботаники, физиологии и генетики растений АН РТ (Душанбе, 2012).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 29 работ. В автореферате приведено 26 основных публикаций, в том числе 2 монографии и 15 статей в журналах, рекомендованных ВАК РФ.

Структура и объем диссертации. Диссертация изложена на 252 страницах и состоит из введения, 10 глав, выводов, списка литературы (303 наименования, в т. ч. 43 на иностранных языках). В работе 39 таблиц и 53 рисунка.

Благодарности. Автор выражает глубокую благодарность всему коллективу Института ботаники, физиологии и генетики АН РТ; сотрудникам Центрального сибирского ботанического сада, особенно своему научному консультанту Е.В. Байковой; товарищам, с которыми ему пришлось работать многие годы, – Х.Х. Каримову, Х.Х. Хисориеву, Х.А. Абдуллоеву, С. Рахимову, И. Кудратову, А. Халимову, С.Ю. Юнусову за их постоянные советы и помощь. Особую признательность автор выражает своим наставникам А.А. Ашурову и М. Дарвазиеву.

ГЛАВА 1. ПРИРОДНЫЕ УСЛОВИЯ РАЙОНОВ ПРОИЗРАСТАНИЯ БАРБАРИСОВ В ТАДЖИКИСТАНЕ И ПУНКТА ИНТРОДУКЦИИ

Таджикистан представляет собой типичную горную страну со сложнейшим геологическим и геоморфологическим устройством, с высотами от 300 до 7000 м над ур. м. Более 90 % всей территории республики занято горами Памиро-Алая, и только на севере в нее вклиниваются отроги Западного Тянь-Шаня.

Занимая центральную часть Памиро-Алая, Таджикистан расположен на северо-восточной окраине ботанико-географической области Древнего Средиземья, граничит на востоке с пустынно-степной провинцией Центральной Азии, относящейся к Бореальной области (Овчинников и др., 1973).

Сложный рельеф, значительная меридиональная и широтная протяженность, контрастное сочетание аридных, субаридных и гумидных микрорайонов (годовая сумма осадков колеблется от 70 до 2000 мм), а также сложная флорогенетическая история Таджикистана и Памиро-Алая в целом объясняют богатство таджикостанской флоры (до 5000 видов) и сложную фитоценологическую структуру растительного покрова. Древесная и кустарниковая растительность Памиро-Алая представлена 8 флороцено типами (Овчинников и др., 1973), среди которых 5 наиболее широко распространены в Таджикистане: широколиственные леса, или горное чернолесье; жестколистное ксерофильное редколесье, или шибляк; мелколистное микротермные горные леса, или светлоселье; арчовники и тугайные леса. Относящиеся к ним формации законо-

мерно распределяются на вертикальном профиле, образуя хорошо выраженные пояса: шибляка, чернолесья (верхняя и нижняя полоса), арчовников (пояса ваннтермофильных и микротермных арчовников).

При описании каждого из указанных выше поясов в диссертации приведены сведения о рельефе, климате, почвенном и растительном покрове. При написании главы использованы материалы справочника по климату Таджикистана (Агроклиматические ресурсы Таджикской ССР, 1976) и другие литературные источники (Сапожникова, 1949; Челпанов, 1963; Семенова, Леухина, 1965; Щукина, 1971; Владимирова, 1982; Ловелиус, 1995). При характеристике почвенного покрова автор опирался на данные В.Я. Кутеминского, Р.С. Леонтьевой (1966), П.А. Керзум, Р.С. Леонтьевой (1971), А.А. Садриддинова (1982) и др. При описании растительности использованы работы Н.Ф. Гончарова (1937), П.Н. Овчинникова (1957, 1971), В.И. Запрягаевой (1964, 1976), А.А. Коннова (1966), К.В. Станюковича (1982), Р.В. Камелина (1973) и др.

ГЛАВА 2. ОБЪЕКТЫ, МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1. Объекты исследования. По материалам, собранным автором в естественных местах обитания, исследованы 9 дикорастущих видов рода *Berberis* из 3 секций: из секции *Integerrimae* С.К. Schneid. – *B. integerrima* Bunge (б. цельнокрайный), *B. mummularia* Bunge (б. монетный), *B. iliensis* Popov (б. илийский); из секции *Heteropodae* С.К. Schneid. – *B. heteropoda* Bunge (б. разноцветоножковый), *B. heterobotrys* E.L. Wolf (б. разнокистевидный), *B. oblonga* С.К. Schneid. (б. продолговатый), *B. multispinosa* (б. многоколючковый), *B. stolonifera* (б. столоновый); из секции *Ulicinae* С.К. Schneid. – *B. kaschgarica* Rupr. (б. кашгарский).

В условиях Душанбинского ботанического сада проведено первичное интродукционное испытание 80 видов. Детальное исследование биологии и анатомо-морфологических особенностей предпринято для 6 интродуцированных видов из секции *Wallichianae* С.К. Schneid., наиболее перспективных в декоративном отношении, – *B. veitchii* С.К. Schneid. (б. Вича), *B. julianae* С.К. Schneid. (б. Юлиана), *B. bergmanniae* С.К. Schneid. (б. Бергмана), *B. gagnepainii* С.К. Schneid. (б. Ганьепена), *B. wallichiana* DC. (б. Уоллиха) и *B. sanguinea* Franch. (б. кроваво-красный).

2.2. Материал и методы исследования. Материал был собран в течение 1998-2012 гг. в результате экспедиционных и маршрутных исследований среднегорий и высокогорий хребтов Памиро-Алая: Кураминского, Туркестанского, Зеравшанского, Гиссарского, Каратегинского, Вахшского, Дарвазского, Ванчского, Аличурского, Газимаилик, Хозратишох, Петра Первого и Музкол. Помимо собственных сборов были изучены гербарные материалы, хранящиеся в гербариях Института ботаники, физиологии и генетики растений АН РТ (г. Душанбе), Памирском биологическом институте АН РТ (г. Хорог), Худжандском государственном университете (г. Худжанд), Таджикском национальном университете (г. Душанбе), Таджикском аграрном университете (г. Душанбе), Душанбинском государственном педагогическом университете (г. Душанбе), Цен-

тральном сибирском ботаническом саду СО РАН (г. Новосибирск), Институте ботаники и фитоинтродукции АН Казахстана (г. Алматы).

При определении видов и уточнении диагностических признаков использовались справочные издания: Флора СССР, т. VII (1937); Деревья и кустарники СССР, т. III (1954); Определитель растений Средней Азии, т. III (1972); Флора Таджикской ССР, т. IV (1975); монографии С.К. Schneider (1905), A. Rehder (1949), L.W.A. Ahrendt (1961).

Камеральная обработка материала включала морфологические, анатомические, палинологические, биохимические исследования, изучение биологии прорастания семян.

Распределение дикорастущих барбарисов по флороценотипам, вертикальным поясам растительности, ботанико-географическим районам и подрайонам, районам озеленения и лесомелиорации дано с учетом районирования растительности Таджикистана рядом авторов (Гончаров, 1937; Овчинников, 1948; Запрягаева, 1957, 1986). Фитоценолитическая приуроченность хозяйственно ценных видов установлена на основе геоботанических описаний, выполненных по общепринятой методике (Полевая геоботаника, 1964).

Фенологические наблюдения за интродуцентами проводили по методикам И.Н. Бейдемана (1960), Л.С. Плотниковой (1975), И.В. Голубева и др. (1977) и Методике фенологических наблюдений в ботанических садах СССР (1979). Биометрический анализ побегов и семян выполнен по методике А.А. Молчанова и В.В. Смирнова (1967). Семенная продуктивность определялась по методикам Т.А. Работнова (1950) и И.В. Вайнагий (1964).

При изучении морфологических особенностей плодов и семян использовались методические указания И.А. Ивановой и Н.М. Дудик (1974), Н.Н. Кадена и С.А. Смирновой (1974). Цвет плодов и семян определяли по шкале цветов А.С. Бондарцева (1954). Типы и форма зародышей в зрелых семенах описаны при помощи микроскопа МБС-9 по методике А.С. Мартин (Martin, 1946); учитывали размеры зародыша, зародышевого корешка, семядолей и эндосперма.

Начальные этапы онтогенеза исследованы в соответствии с методическими указаниями И.Г. Серебрякова (1952), И.И. Сикуры и Л.П. Сырца (1990) на материале, выращенном из семян местной репродукции по схеме И.Т. Васильченко (1960). При описании проростков учитывали начало прорастания семян, очередность развития частей зародыша, динамику развития гипокотыля, семядолей, системы главного корня, появление первых листьев, их форму и размеры.

Анатомическое изучение структуры листа проводили с использованием микроскопа БИОЛАМ-15 по методикам М.С. Гзырян (1959), В.Г. Николаевско-го (1964), Г.Г. Фурст (1979). Листья, собранные в июне-июле, при полном их формировании, фиксировались в 75 %-ном спирте. Срезы делали от руки бритвой и просматривали в глицерине (Прозина, 1960; Паушева, 1988; Барыкина и др., 2000). Измерения отдельных элементов тканей проводились с помощью окуляр-микрометра, визированного на объект-микрометр. Результаты измерений обработаны методами вариационной статистики (Доспехов, 1973; Зайцев, 1973; Лакин, 1980). Рисунки изготовлены с помощью рисовального аппарата РА-7. При описании структуры листа использовалась общепринятая терминология (Лотова, Веселова, Девятов, 2007).

Исследование микроморфологии пыльцевых зерен выполнено с помощью сканирующего электронного микроскопа модели Multiscan 200 GS (Институт гидродинамики СО РАН, г. Новосибирск). Материалом для работы послужили образцы пыльников с пыльцевыми зёрнами (в совокупности исследовано около 800 пыльцевых зерен, отобранных в природе и с гербарных экземпляров). Сухие пыльники с пыльцой крепились на металлический столик с помощью клея «Момент» и напылялись медью в вакуумной установке. Съёмка проводилась при увеличении $\times 100$ для описания внешнего вида пыльцевых зерен и при $\times 500$ и $\times 20\,000$ для описания поверхности экзины. При описании морфологии пыльцевых зерен использовалась терминология, принятая в работе Л.А. Куприяновой и Л.А. Алешиной (1967).

Для определения содержания сахаров, пектинов, катехинов, антоцианов, дубильных веществ и кислотности плоды высушивали в тени в проветриваемых помещениях. Влажность определяли высушиванием пробы до постоянной массы при температуре 105°C в термостате. Все биохимические показатели рассчитывали на массу абсолютно сухого сырья. За результат принимали среднее из данных трех параллельных определений по каждому показателю.

Содержание сахаров определяли по методу А.С. Швецова и Э.Х. Лукьяненко (1987). Содержание пектиновых веществ определяли по калибровочной кривой, построенной по галактуроновой кислоте (Метод биохимических исследований, 1987).

Катехины определяли спектрофотометрическим методом, используя спиртовой экстракт, полученный при определении пектинов. В пробирки отбирали по 0.8 мл экстракта, приливали 4 мл 1 %-ного раствора ванилина с концентрированной соляной кислотой. Содержание катехинов в пробе определяли по калибровочной кривой (Кукушкина и др., 2003).

Содержание антоцианов определяли спектрофотометрически при длине волны 510 нм, используя подкисленную 3.5 %-ной соляной кислотой спиртовую вытяжку из гомогената плодов, дубильные вещества и кислотность – титрометрическими методами (Кривенцов, 1982).

При определении болезней и вредителей барбарисов в естественных условиях произрастания пользовались определителями (Хохряков и др., 1966; Гусев, 1990) и литературой, посвященной вредным насекомым Таджикистана (Нарзикулов, 1962; Кулинич, 1965).

ГЛАВА 3. ИСТОРИЯ ИССЛЕДОВАНИЯ БАРБАРИСОВ ТАДЖИКИСТАНА И СОПРЕДЕЛЬНЫХ СТРАН

3.1. Таксономия и особенности формирования рода *Berberis*. E. Janchen (1949) полагал, что семейство *Berberidaceae* делится на два подсемейства – *Berberidoideae* и *Podophyloideae*. К первому подсемейству, к трибе *Mahonieae*, он отнес род *Berberis* вместе с родами *Mahonia* Nutt. и *Ranzania* Tito. Но так как различия между ними нечеткие, то одни систематики приводят аргументы в пользу того, что *Berberis* и *Mahonia* – это два самостоятельных рода (Fedde, 1901), а другие – ставят вопрос об объединении их в единый род *Berberis* (Derment, 1931).

Род *Berberis* выделен в 1753 г. К. Линнеем (Linnaeus), который в первом издании «Species plantarum» описал 2 вида – *B. vulgaris* L. и *B. cretica* L. Пер-

вая попытка монографической обработки рода принадлежит А. Usteri (1899), однако его система оказалась искусственной и не была принята последующими исследователями.

С.К. Schneider (1905a, b) обработал род *Berberis*, предложив новую, более естественную классификацию. Он разделил род на 2 ботанико-географические группы – *Septentrionales* (виды Старого Света и Северной Америки) и *Australes* (виды Южной и Центральной Америки). В роде *Berberis* Schneider (1905a, b; 1908) установил 22 секции, включающие 156 видов, отличающихся по признакам соцветий, плодов, листьев и числу семязачатков.

В 1961 г. таксономический обзор рода *Berberis* выполнил L.W.A. Ahrendt. В основу своей работы он положил систему Schneider, но дополнил ее и внес изменения, согласно собственным исследованиям. Он выделил 33 секции и 59 подсекций, включающих 497 видов. Из них вечнозелеными являются 91 вид из Азии и около 170 видов из Южной Америки.

Род *Berberis* древнего происхождения. Судя по географическому распространению современных видов и ископаемым остаткам (Кутузкина, 1964, 1975; Криштофович, Байковская, 1965; Корнилова, 1966), можно предположить, что он возник, вероятнее всего, в меловой период, до распада материка Гондваны.

Поздне меловая флора носила целиком субтропический характер и была близка к современным флорам подзоны лавролистных лесов. Эта флора, по мнению С.М. Разумовского (1971), покрывала всю верхнемеловую сушу, расчлененную в то время на множество крупных островов. В конце верхнего мела в северных широтах Северной Америки и Евразии в результате начавшегося похолодания образовалась листопадная флора – тургайская. Последняя была широко распространена на территории современного Туркестана, о чем свидетельствует островное распространение широколиственных лесов на Памиро-Алае и Тянь-Шане, в гумидных подобластях и провинциях Области Древнего Средиземья, а также палеофитологические исследования (Овчинников, 1971). В олигоцене, когда начался общий тектонический подъем, тургайские элементы распространились к югу – до Гималаев включительно. Почти повсеместно перекрыв полтавскую флору, в южной половине Туркестана тургайская флора вместе с оставшимися комплексами полтавской подвергалась древнесредиземному флорогенезу (Овчинников, 1955).

Широкая трансгрессия тургайской флоры до Гималаев и ее динамические связи с полтавской флорой находят наиболее аргументированное объяснение в историко-генетической концепции А.Н. Криштофовича (1958).

Анализ палеоботанических материалов (Пименов, 1954; Кутузкина, 1964; Корнилова, 1966), а также данные А.Л. Тахтаджяна (1948, 1966) и В. Шафера (1956) позволили С.М. Разумовскому (1971) сделать вывод, что наиболее древней из ныне существующих единиц растительности является подзона лавролистных субтропических лесов, в подлеске которых росли виды рода *Berberis*, и сейчас входящие в подобные растительные ассоциации.

3.2. Видовой состав и межвидовые связи рода *Berberis* Таджикистана и сопредельных стран. В границах территории бывшего СССР в естественных условиях произрастают только листопадные виды: по данным Б.А. Федченко (1937) – 12 видов, по А.С. Лозина-Лозинской (1954) – 12 видов, по Л.Н. Слизик

(1964а) – 16 видов, по С.Я. Соколову и О.А. Связевой (1956) – 14 видов, по сводке О.И. Виноградовой (1988) – 15 видов, по сводке С.К. Черепанова (1995) – 17 видов.

В обработках рода в региональных «Флорах» Средней Азии и Казахстана приведено следующее число видов барбариса: для флоры Узбекистана – 3 вида (Федченко, 1937), для флоры Кыргызстана – 5 видов (Протопопов, 1955), для флоры Казахстана – 8 видов (Корнилова, 1961), для флоры Таджикистана – 8 видов (Запрягаева, 1975), для флоры Туркмении – 1 вид (Федченко, 1948). Для Туркмении в более поздних работах указаны новые виды. Так, Л.Н. Слизык (1964) приводит сведения о произрастании там *B. orthobotrys* Bien. ex Aitch., *B. crataegina* DC., *B. densiflora* Boiss. & Buhse; В.В. Никитин и А.М. Гельдиханов (1988) в «Определителе растений Туркменистана» указывают следующие виды: *B. turcomanica* Kar. ex Ledeb., *B. densiflora* и *B. iberica* Steven. В качестве синонима последнего вида они приводят *B. crataegina*.

Большой вклад в изучение барбарисов Таджикистана внесла В.И. Запрягаева. В монографии «Дикорастущие плодовые Таджикистана» (1964) она привела сведения о 6 видах: *B. heterobotrys*, *B. oblonga*, *B. multispinosa*, *B. integerrima*, *B. nummularia* и *B. kaschgarica*. В более поздней работе, обработке рода *Berberis* для «Флоры Таджикской ССР» (1975), Запрягаева указала новые для этой территории виды – *B. heteropoda* Schrenk, *B. iliensis* и *B. stolonifera*; ранее признаваемый ею вид *B. oblonga* она перевела в синонимы к *B. integerrima*.

В 1972 г. критическую обработку рода *Berberis* для Средней Азии выполнила М. Туляганова. По её мнению, для этой территории ранее были необоснованно указаны 8 видов; *B. heterobotrys* и *B. multispinosa* она отнесла в синонимы к *B. oblonga*, *B. iliensis* – в синоним к *B. nummularia*, а *B. bykavianus* N. Pavl. и *B. sphaerocarpa* Kar. et Kir. – в синонимы к *B. heteropoda*. Синонимом этого вида считала *B. sphaerocarpa* и В.С. Корнилова (1961). Н.Н. Цвелев (2001) восстановил самостоятельность *B. sphaerocarpa*, отнесённого Л.Н. Слизык (1964) в синоним к *B. heteropoda*. Однако И.Ю. Коропачинский и Т.Н. Встовская (2002) не разделяли эти виды: приняв для Азиатской части России *B. sphaerocarpa*, они указали в качестве его синонима *B. heteropoda*, произрастающий на этой территории. М.А. Михайлова (2001) не признала самостоятельность *B. iliensis* и отнесла его в синоним к *B. nummularia*.

По данным Р.В. Камелина (1973, 1979, 1990), в горной Средней Азии (Афгано-Туркестанской провинции) произрастают около 12 видов барбарисов, в том числе в закрытых долинах Западного Копетдага встречаются *B. turcomanica*, *B. densiflora*, *B. orthobotrys*; среди урюк-арчовников Кухиستانского округа – комплекс видов *B. sphaerocarpa* (включая *B. heteropoda*, *B. oblonga*, *B. heterobotrys*, *B. bykavianus*, *B. multispinosa*).

В целом для территории Средней Азии разными авторами было указано 17 видов барбариса из 4 секций: из секции *Heteropodae* – 7 видов (*B. heteropoda*, *B. oblonga*, *B. stolonifera*, *B. heterobotrys*, *B. bykavianus*, *B. sphaerocarpa*, *B. multispinosa*), а также ряд разновидностей; из секции *Integerrimae* – 6 видов (*B. integerrima*, *B. nummularia*, *B. iliensis*, *B. turkomanica*, *B. densiflora*, *B. crataegina*) и многочисленные разновидности; из секции *Angulosae* С.К. Schneid. – 3 вида (*B. orthobotrys*, *B. sibirica*, *B. karkaralensis*); из секции *Ulicinae* С.К. Schneid. – *B. kaschgarica*.

ГЛАВА 4. ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ДИКОРАСТУЩИХ ВИДОВ

4.1. Приуроченность барбарисов к флороценотипам, поясам растительности и ботанико-географическим районам. П.Н. Овчинников (1975) выделил 20 флороцено типов растительности Таджикистана. Господствующие в том или ином флороцено типе виды различаются не только по жизненным формам, но и по отношению к факторам среды – температуре и влажности воздуха и почвы, освещенности, структуре и химическому составу субстрата и др. Эколого-биологическая и биоморфологическая конвергентность генетически разных видов в флороцено типах, по мнению П.Н. Овчинникова и др. (1973), является следствием пройденного ими общего пути становления и адаптации к определенным зональным условиям, воздействующим на изучаемую флору в определенные отрезки геологического времени.

Дикорастущие барбарисы входят преимущественно в состав группировок шибляка, чернолесья, белолесья, арчовников и криофитона. Наибольшее число видов, по 3, приурочено к шибляку (*B. heteropoda*, *B. stolonifera*, *B. iliensis*) и к арчовникам (*B. integerrima*, *B. oblonga*, и *B. multispinosa*), наименьшее, по одному, – к чернолесью (*B. heterobotrys*), криофитону (*B. kaschgarica*) и светлолесью (*B. nummularia*).

Распространение современной растительности Таджикистана подчиняется вертикальной поясности. За основу принятой нами схемы вертикальной поясности взята схема распределения лесной растительности В.И. Запругаевой (1964, 1976). Подробные сведения о природных условиях поясов растительного покрова с участием видов барбариса приведены в первой главе.

Пояс жестколистного ксерофильного редколесья, или шибляка. В нижней полосе (от 1200 до 1500 м) произрастает *B. nummularia*. В полосе на высоте от 1500 до 1700 м растут 6 видов – все виды барбариса, представленные в Таджикистане, кроме *B. integerrima*, *B. kaschgarica* и *B. multispinosa*. Видовое разнообразие барбарисов связано с тем, что эта полоса имеет переходный характер, контактируя с чернолесьем.

Пояс широколиственных лесов, или чернолесья. Высотный диапазон от 1000 до 1700 м; нижняя полоса с элементами шибляка и верхняя, от 1700 до 2200 м, – в типичном выражении. В нижней полосе произрастают *B. heterobotrys*, *B. integerrima*, *B. nummularia*, *B. oblonga*, *B. stolonifera*; в верхней полосе – те же виды, исключая *B. stolonifera*.

Пояс термофильных арчовников (от 1800 до 2200 м). Здесь произрастают *B. heterobotrys*, *B. integerrima*, *B. nummularia* и *B. oblonga*.

Пояс микротермных арчовников (от 2200 до 3400 м). В нижней полосе, от 2200 до 2600 м, растут *B. heterobotrys*, *B. integerrima*, *B. nummularia* и *B. oblonga*; в верхней полосе, от 2600 до 3400 м – те же виды, что и в нижней полосе, исключая *B. heterobotrys*, но дополнительно появляется *B. multispinosa*.

Пояс высокогорных пустынь (криофитона). Диапазон от 3500 до 4300 м. Здесь произрастает только *B. kaschgarica*.

Сильно пересеченный рельеф, резко контрастные ороклиматические условия в отдельных районах, ущельях и даже на склонах различной экспозиции,

неодинаковая выраженность почвенного покрова обусловили отсутствие резких границ как между отдельными типами растительного покрова, так и между поясами растительности. В местах их контакта образуется серия разнообразных группировок переходного характера, где в контактной полосе наблюдается сосредоточение видового разнообразия барбарисов. Так, например, у верхней границы пояса жестколистного ксерофильного редколесья, или шибляка, произрастают 6 видов барбариса.

С учетом характера поясности, состава флоры и закономерностей распределения растительности Н.Ф. Гончаровым (1937) было проведено ботанико-географическое районирование флоры Таджикистана. Согласно этой схеме районирования, дикорастущие барбарисы, с учетом наших и литературных данных, приурочены к 9 (из 11) ботанико-географическим районам и к 20 (из 21) подрайонам республики (табл. 1, рис. 1).

Наибольшее число видов (7) встречается в Гиссаро-Дарвазском, а наименьшее (1) – в Восточнопамирском ботанико-географических районах.

Таблица 1

Дикорастущие барбарисы Таджикистана и их приуроченность к ботанико-географическим районам и подрайонам республики

| Виды | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|---|----------------|------------------|------------------------|--|--|--|---|--|--|----------------------|--------------|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | I. Кураминский | II. Моголтавский | III. Присьредарьинский | IV. Туркестанский а) Уратюбинский б) Исфаринский | V. Зеравшанский а) Западный б) Центральный в) Восточный | VI. Гиссаро-Дарвазский а) Западногиссарский б) Центральногиссарский в) Восточногиссарский г) Северо-дарвазский д) Дарвазский е) Южнодарвазский | VII. Южнотаджикстанский а) Газимаилский б) Бальджуванский в) Вахско-Кобаргинский г) Пархоро-Кировобадский | VIII. Восточнотаджикстанский а) Карателский б) Вахро-Боло в) Ягулемо-Ванчский | IX. Западнопамирский а) Баратский б) Шуганский в) Валанский | X. Восточнопамирский | XI. Алайский | | | | | | | | | |
| <i>B. heterobotrys</i> E. Wolf | + | - | - | - | - | + | + | + | + | + | - | + | + | + | - | - | - | - | - | - |
| <i>B. heteropoda</i> Schrenk | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| <i>B. iliensis</i> M. Pop. | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| <i>B. integerrima</i> Bunge | + | - | - | + | + | + | + | + | + | + | - | + | + | + | - | - | - | + | + | + |
| <i>B. kaschgarica</i> Rupr. | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | + |
| <i>B. multispinosa</i> Zap. | - | - | - | - | - | - | + | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| <i>B. nummularia</i> Bunge | + | - | + | - | + | + | + | - | - | - | - | - | - | + | - | - | - | + | + | + |
| <i>B. oblonga</i> (Rgl.) Schneid. | + | - | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | - | - | - | - | - | - | - |
| <i>B. stolonifera</i> Koehne et E. Wolf | - | - | - | - | - | - | + | - | - | + | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |

Примечание: Знак + обозначает, что в данном районе/подрайоне этот вид встречается, знак – обозначает, что в данном районе/подрайоне этот вид не встречается.

4.2. Фитоценоотические и экологические особенности барбарисов.

Berberis heterobotrys является одним из широко распространенных видов барбариса в Таджикистане. Его ареал ограничен Памиро-Алаем, где этот вид встречается на южном склоне Гиссарского хребта, на Дарвазском и Каратегинском хребтах, хр. Петра Первого и Хозратишох, реже – на Зеравшанском и Туркестанском хребтах. Произрастает в бассейнах рр. Пяндж, Оби-Ниоу, Ях-Су, Шураб-Дарья, Ванч и Язгулем.

B. heterobotrys – ксеромезофит, растет в среднем поясе гор, на каменисто-щебнистых почвах, по речным берегам и долинам, где встречается в кленовниках из *Acer turkestanicum* Рах, орешниках из *Juglans regia* L., ясенниках из *Fraxinus sogdiana* Bunge, экзохордниках из *Exochorda alberti* Regel, в различных формациях шибляка – миндальниках из *Amygdalus bucharica* Korsh., ясенниках из *Fraxinus raibocarpa* Regel, палиурусниках из *Paliurus spina-christi* Mill., реже в кара-арчовниках из *Juniperus seravshanica* Kom. В кустарниковом ярусе вместе с *B. heterobotrys* часто можно видеть *Exochorda albertii*, *Lonicera korolkowii* Stapf, *Rosa divina* Sumn. В травяном покрове господствуют растения, характерные для широколиственных лесов – *Dactylis glomerata* L., *Poa nemoralis* L., *Tanacetum pseudoachillea* C. Winkl., *Tulipa praestans* Hoog и др.

Berberis oblonga – один из широко распространённых видов с ареалом, ограниченным Памиро-Алаем и Тянь-Шанем. В Таджикистане произрастает на северном склоне Гиссарского хребта, на Зеравшанском, Туркестанском, Кураминском, Каратегинском, Дарвазском хребтах, в окрестностях озёр Искандер-Куль и Леби-Джой.

Мезоксерофит, устойчив к низким температурам воздуха, произрастает в верхнем и среднем поясах гор, на щебнистых почвах по берегам рек, обычно приурочен к арчовым лесам, в первую очередь формациям саур-арчовников из *Juniperus semiglobosa* Regel и урюк-арчовников из *J. turkestanica* Komar. Основными кустарниковыми породами в таких арчовниках являются *Berberis oblonga*, *Rosa kokanica* Regel ex Juz., *R. ovczinnikovii* Kocz., *Spiraea hypericifolia* L., *Cerasus erythrocarpa* Nevski, *Cotoneaster suavis* Pojark., *C. zerafschanicus* Pojark., *Ephedra equisetina* Bunge. Травяной покров представлен влаголюбивыми растениями – *Ligularia thomsonii* (С.В. Clarke) Pojark., *Poa nemoralis*, *Geranium collinum* Stephan ex Willd., *Gentiana umbellata* M. Bieb. и др.

В качестве более редкого компонента *B. oblonga* встречается в вишарниках из *Cerasus verrucosa* и типчаково-пырейных кара-арчовниках из *Juniperus seravshanica*.

При порубках этот вид становится эдификатором в густых колючих и труднопроходимых зарослях барбарисников. На Туркестанском хребте, в ущелье Кусавли на высоте 2400 м отмечены неморально-разнотравные барбарисники, на северном склоне Зеравшанского хребта – типчаковые барбарисники, на северном склоне Гиссарского хребта – разнотравно-остепнённые барбарисники. Очень часто, особенно в горном Зеравшане, встречаются барбарисники с *Lonicera stenantha* Pojark. В травяном покрове господствуют *Brachypodium sylvaticum* (Huds.) P. Beauv., *Polygonum bucharicum* Grig., *Ligularia thomsonii*, *Agrostis alba* L. и др.

Berberis nummularia. Ареал охватывает Памиро-Алай, юго-западный Тянь-Шань, горные районы Ирана. В Таджикистане произрастает на южном склоне Туркестанского хребта, на северном склоне Зеравшанского хребта, по берегам рр. Ходжа-Бакирган, Зеравшан, Ягноб, Кштут, Искандер-Дарья, Могиан, на Западном Памире – в бассейнах рр. Бартанг, Пяндж, Ванч. Мезоксерофит, устойчив к низким температурам воздуха. Растет обычно недалеко от воды – в нижних частях склонов и ущелий, по речным берегам и долинам, в расщелинах скал. Самостоятельных группировок не образует, является постоянным спутником видов родов *Betula*, *Populus* и *Salix* в прибрежных зарослях.

Berberis integerrima. Ареал охватывает Джунгарский Алатау, Тянь-Шань, Памиро-Алай, Иран. В Таджикистане встречается на южном склоне Дарвазского хребта, отмечен в горном Зеравшане по р. Ягноб, на Западном Памире в бассейнах рр. Ванч, Пяндж и Язгулем, единично растет на северном склоне Гиссарского хребта и склонах Туркестанского хребта. Ксеромезофит, морозоустойчив, произрастает на каменисто-щебнистых склонах.

В природных условиях чаще растет одиночными кустами. На высоте 2200 м на хр. Петра Первого в ущелье Гармо на нижних участках склонов *B. integerrima* входит в состав группировок саур-арчи, где *Juniperus semiglobosa* и *Betula pamirica* Litv. формируют верхний ярус высотой до 8-10 м. Барбарис вместе с *Lonicera bracteolaris* Boiss. & Buhse и *Cotoneaster multiflorus* Bunge формируют второй ярус высотой до 3.5 м. Под кронами деревьев и кустарников обильны *Astragalus tibetanus* Bunge, *Agrostis hissarica* Roshev., *Nepeta podostachys* Benth., *Stipa kirgisorum* P. Smirnov и др.

Berberis heteropoda. Ареал – Памиро-Алай, Тянь-Шань, Северо-Западная Монголия, Западный Китай. Местом произрастания вида в Таджикистане является водораздел рр. Ях-Су и Оби-Сурх, где *B. heteropoda* отмечен в ксерофильных миндальниках. Ксеромезофит, растет на мелкоземистых, слегка щебнистых почвах.

Berberis iliensis. Область распространения вида – Памиро-Алай, Тянь-Шань, Прибалхашье. В Таджикистане произрастает на хр. Газимайлик вблизи родника Ак-Булак в контактной полосе термофильных арчовников и шибляка. Ксеромезофит, растет на гипсоносных сухих и каменистых склонах, на открытых участках, отдельными кустами.

Berberis stolonifera. Ареал вида приурочен к горам Памиро-Алая, где этот вид произрастает на южных склонах Дарвазского и Гиссарского хребтов; растет он единичными кустами, нигде не образует куртин. В бассейне р. Варзоб на южном склоне Гиссарского хребта *B. stolonifera* отмечен в эфемерово-югановом сумашнике из *Rhus coriaria* L. В верхнем ярусе высотой 3-4 м, помимо сумаха, единично встречается миндаль бухарский, клен Регеля, боярышник понтийский. В кустарниковом ярусе, помимо барбариса, произрастают жимолость монетолистная, шиповник кокандский, вишня бородавчатая. В травяном покрове высотой 50-80 см отмечены *Prangos pabularia* Lindl., *Eremurus comosus* O. Fedtsch., *Alcea nudiflora* (Lindl.) Boiss., *Bromus oxyodon* Schrenk и др.

Berberis multispinosa. Эндем Памиро-Алая. Встречается в микротермных арчовниках, разнотравных степях и трагакантниках в бассейне р. Варзоб, в ущелье Такоб, на известняках. Ксеромезофит, растет на каменистых склонах, в трещинах скал.

Арчовники с *B. multispinosa* приурочены к каменистым склонам. Большею частью это редкостойные насаждения с сомкнутостью 0.3-0.4. Вместе с арчой встречаются единичные деревья клена туркестанского, из кустарников – жимолость Королькова, шиповник кокандский, кизильник гиссарский. В травяном покрове господствуют *Prangos pabularia*, *Bromus oxyodon*, *Dianthus baldshuanicus* Lincz., *Cousinia radians* Bunge, *Hypericum scabrum* L. и др.

Berberis kaschgarica. Область распространения – северо-западный Тибет, восточная часть Центрального Тянь-Шаня, Восточный Памир. В Таджикистане

встречается в горах Сары-Кол, в долине Ак-Су, в урочище Джамантал, на хр. Базар-Дара. Растет на сухих каменистых склонах, под большими камнями, в трещинах скал. Очень редкий кустарник, находится под угрозой исчезновения из-за использования на топливо местным населением.

ГЛАВА 5. АНАТОМО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ БАРБАРИСОВ

В естественных условиях барбарисы – листопадные кустарники высотой от 1 м (*B. kaschgarica*) до 4 м (*B. oblonga*, *B. integerrima*, *B. nummularia*), с многочисленными побегамии.

Побеги тонкие, прямостоячие, отходят под острым углом, большей частью ребристые, у *B. multispinosa* и *B. iliensis* – с бороздками. Молодые побеги текущего года зеленоватые, часто с красноватым «загаром» на освещенной солнцем стороне. Через несколько недель они приобретают красную окраску, а позже – красновато-коричневую (у *B. kaschgarica* зрелые стебли темно-красные с фиолетовым оттенком). Кора старых побегов фиолетово-красная (*B. oblonga*), фиолетово-коричневая (*B. heterobotrys*), темно-серая (*B. stolonifera*) или серая (*B. iliensis*, *B. integerrima*).

5.1. Морфолого-анатомическая структура листа. По форме и величине листовой пластинки **дикорастущие** барбарисы весьма разнообразны.

Наибольшая длина листа у *B. heterobotrys* и *B. stolonifera* – 3.0-6.5(8) см, наименьшая у *B. kaschgarica* – 0.3-1.5 см; наибольшая ширина листа у *B. multispinosa* и *B. heterobotrys* – 1.5-3.0 см, наименьшая у *B. kaschgarica* – 0.3-0.5 см и *B. iliensis* – 1.2-1.8 см.

Самые тонкие листья – 0.13-0.15 мм – у барбарисов, представленных во флороценоטיפах белолесья (*B. nummularia*) и чернолесья (*B. heterobotrys*). Самые толстые листья – 0.24-0.26 мм – у *B. multispinosa* и *B. integerrima*, произрастающих в арчовниках.

Колочки на плодородных побегах тонкие, игловидные, трехраздельные, желтые у *B. kaschgarica*; толстые, короче листьев, простые, трехраздельные у *B. integerrima*, *B. stolonifera*, *B. heteropoda*, *B. heterobotrys*; толстые, короче листьев, 5-7(11)-раздельные у *B. multispinosa*. Если вызревшие побеги первого года бледные (желтые, желто-коричневые, серые), то колочки обычно такого же цвета. Если побеги темные (красновато-коричневые, темно-пурпуровые, темно-коричневые), то такой же цвет имеют и колочки.

При сравнении анатомического строения листьев изученных барбарисов установлено их большое сходство. Для всех видов характерны дорзовентральность, многослойность мезофилла, аномоцитный тип устьиц, прямолинейно-извилистый контур клеточных стенок верхней эпидермы. Однако существуют и некоторые различия между видами, в основном количественного характера.

У большинства исследованных **дикорастущих** видов (табл. 2; рис. 2-4) клетки нижней и верхней эпидермы почти не отличаются друг от друга по форме и размерам. Исключение составляют *B. stolonifera* (рис. 2) и *B. heteropoda*, у которых высота клеток верхней эпидермы несколько больше высоты клеток

нижней эпидермы, а по ширине клетки нижней эпидермы слегка превосходят клетки верхней эпидермы. У всех видов эпидермальные клетки вытянуты в тангентальном направлении: их ширина значительно превосходит высоту. Однако у *B. heterobotrys* и *B. kaschgarica* (рис. 3) клетки нижней эпидермы почти изодиаметрические, в отличие от клеток верхней эпидермы. Околоустьичные клетки по форме не отличаются от остальных клеток эпидермы.

Таблица 2

Анатомические признаки эпидермы листовой пластинки видов рода *Berberis*

| Виды | Верхняя эпидерма, мкм | | Нижняя эпидерма, мкм | | Устьица | | | | | |
|------------------------|-----------------------|---------------|----------------------|---------------|------------------------------|--------------|-------------------------------|--------------|--------------------------|-------------------------|
| | высота клеток | ширина клеток | высота клеток | ширина клеток | на нижней стороне листа, мкм | | на верхней стороне листа, мкм | | число | |
| | | | | | длинная ось | короткая ось | длинная ось | короткая ось | на верхней стороне листа | на нижней стороне листа |
| <i>B. heterobotrys</i> | 12.8±0.48 | 24.4±1.46 | 14.0±0.59 | 17.6±2.28 | 30.5±0.88 | 22.8±0.45 | 29.3±0.28 | 23.1±0.69 | 14-28 | 174-345 |
| <i>B. heteropoda</i> | 18.4±0.74 | 28.2±0.60 | 14.3±0.12 | 29.1±0.50 | 28.4±0.26 | 26.8±0.48 | 30.8±0.91 | 25.9±0.54 | 71-85 | 142-225 |
| <i>B. illiensis</i> | 14.4±0.63 | 23.8±1.50 | 15.0±0.28 | 22.3±1.41 | 30.7±0.81 | 25.0±1.13 | 35.0±0.26 | 28.6±0.47 | 45-50 | 180-220 |
| <i>B. integerrima</i> | 16.0±0.73 | 27.4±1.33 | 16.4±0.73 | 28.8±2.44 | 35.6±30.7 | 22.2±0.53 | 29.8±1.58 | 25.0±1.03 | 57-114 | 114-222 |
| <i>B. kaschgarica</i> | 12.6±0.82 | 23.4±1.42 | 13.4±0.80 | 16.2±0.84 | 30.5±0.85 | 22.7±0.42 | 28.3±0.24 | 7.8±0.60 | 42-58 | 178-228 |
| <i>B. multispinosa</i> | 17.0±0.81 | 28.4±2.43 | 16.2±0.64 | 29.0±0.66 | 30.8±0.90 | 22.6±0.40 | 28.6±0.26 | 26.8±0.48 | 48-59 | 115-230 |
| <i>B. nummularia</i> | 14.2±0.61 | 24.0±1.72 | 15.2±0.32 | 26.4±1.22 | 27.6±0.74 | 22.4±0.01 | - | - | - | 118-171 |
| <i>B. oblonga</i> | 23.0±0.64 | 34.4±1.06 | 20.8±0.84 | 36.8±1.71 | 32.6±0.85 | 22.6±0.40 | 30.8±0.01 | 22.4±0.01 | 58-170 | 116-80 |
| <i>B. stolonifera</i> | 17.6±1.28 | 28.0±3.41 | 14.8±0.32 | 28.8±2.44 | 30.4±0.74 | 22.6±1.32 | 28.4±0.30 | 25.0±1.13 | 15-57 | 176-342 |

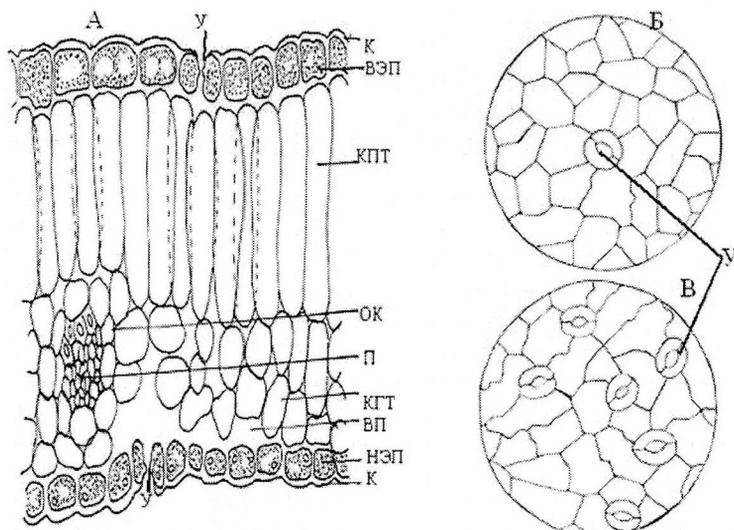


Рис. 2. Поперечный (А) и продольный срезы через верхнюю (Б) и нижнюю (В) эпидерму пластинки листа *Berberis stolonifera*.

Условные обозначения: к – кутикула; вэп – верхняя эпидерма; кпт – клетки палисадной ткани; кгт – клетки губчатой ткани; ок – клетки обкладки; п – проводящий пучок; вп – воздушные полости; нэп – нижняя эпидерма; у – устьица

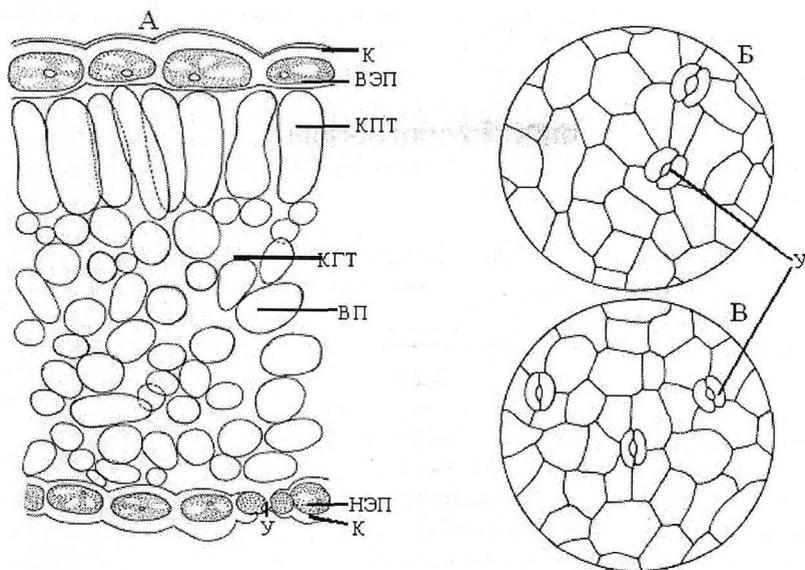


Рис. 3. Поперечный (А) и продольный срезы через верхнюю (Б) и нижнюю (В) эпидерму пластинки листа *Berberis kaschgarica* (здесь и далее условные обозначения те же, что и на рис. 2)

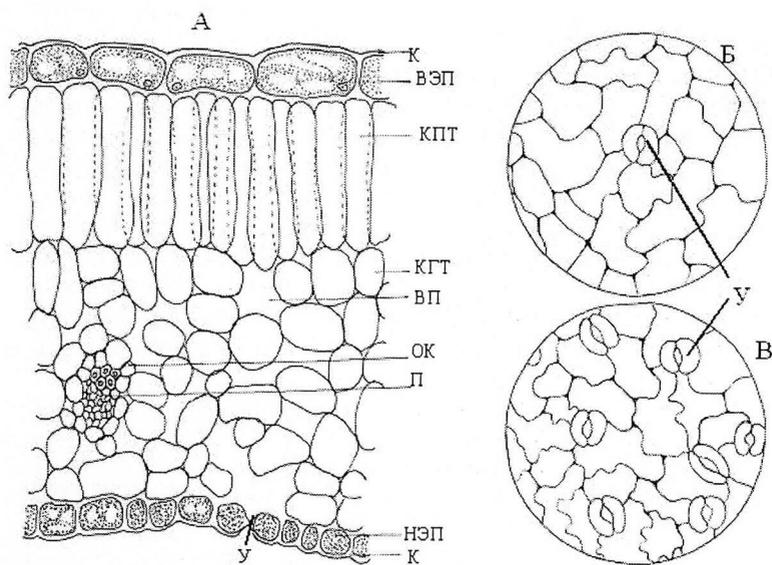


Рис. 4. Поперечный (А) и продольный срезы через верхнюю (Б) и нижнюю (В) эпидерму пластинки листа *Berberis multispinosa*

Листья у всех исследованных видов, за исключением *B. nummularia*, амфистоматические. Число устьиц на единицу площади на нижней стороне листовой пластинки значительно превышает этот показатель для верхней стороны листа. Особенно велика разница по числу устьиц между нижним и верхним эпидермисом у *B. heterobotrys* и *B. stolonifera*. У *B. nummularia* лист гипостоматический, то есть устьица на верхней стороне пластинки отсутствуют. Наиболее крупные устьица у *B. integerrima* и *B. iliensis*.

Мезофилл листа состоит из одного или двух слоев клеток палисадной паренхимы и многослойной рыхлой губчатой паренхимы, в клетках которой содержатся многочисленные хлоропласты. Наиболее крупные вытянутые клетки палисадной паренхимы выявлены у *B. multispinosa* (рис. 4), *B. stolonifera* и *B. integerrima*, наименее вытянутые – у *B. iliensis* и *B. heteropoda* (табл. 3).

Таблица 3

Анатомические признаки мезофилла листа видов рода *Berberis*

| Виды | Палисадная ткань, мкм | | | Губчатая ткань, мкм | | Толщина мезофилла, мкм |
|------------------------|-----------------------|------------------------------|-------------------------------|---------------------|-----------|------------------------|
| | число слоев | размер клеток по длинной оси | размер клеток по короткой оси | число слоев | толщина | |
| <i>B. heterobotrys</i> | 1 | 38.2±3.12 | 8.4±2.11 | 5-6 | 63.8±6.2 | 101.8±5.36 |
| <i>B. heteropoda</i> | 1(2) | 35.5±1.61 | 16.2±0.65 | 5-6 | 145.3±1.8 | 180.5±4.01 |
| <i>B. iliensis</i> | 1 | 35.8±1.53 | 16.4±0.68 | 6-7 | 144.6±2.8 | 179.6±3.30 |
| <i>B. integerrima</i> | 1(2) | 78.6±1.46 | 18.0±0.84 | 6-7 | 138.4±3.4 | 217.0±8.25 |
| <i>B. kaschgarica</i> | 1 | 39.6±5.32 | 14.5±0.84 | 4-5 | 133.5±5.2 | 172.0±6.68 |
| <i>B. multispinosa</i> | 1 | 82.4±3.07 | 14.0±0.01 | 7-8 | 127.4±2.6 | 209.8±8.56 |
| <i>B. nummularia</i> | 1(2) | 36.6±1.83 | 11.0±0.89 | 5-6 | 78.8±2.6 | 114.4±4.51 |
| <i>B. oblonga</i> | 1 | 73.0±2.85 | 14.8±0.32 | 5-7 | 130.0±3.5 | 213.2±9.49 |
| <i>B. stolonifera</i> | 1(2) | 80.8±3.75 | 20.8±1.95 | 3-4 | 118.6±2.2 | 198.0±8.16 |

Губчатая паренхима различается по толщине и числу клеточных слоев (от 3 до 8 у разных видов), состоит из рыхло расположенных изодиаметрических клеток. Многослойная губчатая ткань значительной толщины характерна для *B. multispinosa*, *B. integerrima* и *B. iliensis*; наименьшее число клеточных слоев губчатой паренхимы выявлено у *B. stolonifera*. Максимальные значения общей толщины мезофилла, установленные у *B. integerrima* и *B. multispinosa*, обусловлены высокими показателями толщины как губчатой, так и палисадной паренхимы у этих видов. Небольшая толщина мезофилла у *B. heterobotrys*, *B. nummularia* и *B. kaschgarica* связана с его мелкоклетчатостью при средних показателях числа слоев (см. табл. 3).

Клетки паренхимной обкладки пучков мелкие, с неодревесневающими стенками.

Сравнение строения листьев *вечнозеленых* барбарисов показало их большое сходство. Для них характерны толстые наружные стенки эпидермальных клеток, наличие гиподермы, многослойность мезофилла, расположение устьиц только на нижней стороне листовой пластинки (рис. 5).

Клетки верхней эпидермы более крупные, таблитчатой формы, с прямыми стенками, нижней эпидермы – изодиаметрические, иногда слегка вытянутые, с волнистыми стенками. Радиальный и тангентальный диаметры клеток эпидермы также изменчивы. Околоустьичные клетки по форме не отличаются от остальных клеток эпидермы. Число устьиц на единицу площади листа колеблется от 263 (*B. bergmanniae*) до 288 шт. (*B. sanguinea*).

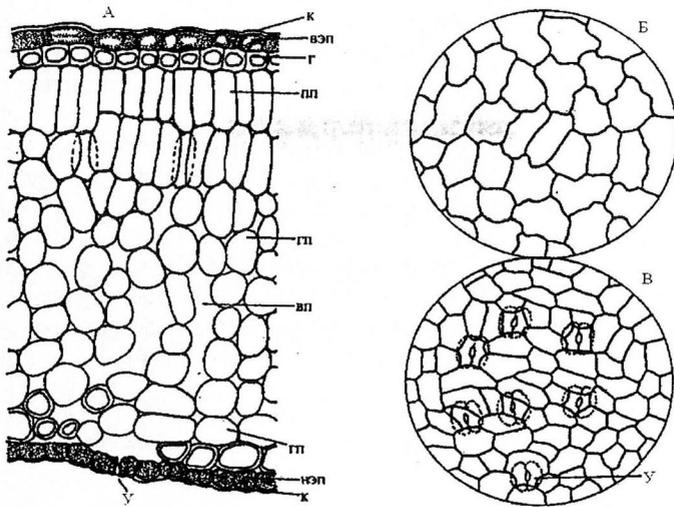


Рис. 5. Поперечный (А) и продольный срезы через верхнюю (Б) и нижнюю (В) эпидерму пластинки листа *Berberis wallichiana*.

Условные обозначения: К – кутикула; ВЭП – верхняя эпидерма; Г – гиподерма; ПП – палисадная паренхима; ГП – губчатая паренхима; ВП – воздухоносные полости; НЭП – нижняя эпидерма; У – устьица

Наиболее крупные устьица у *B. veitchii*, самые мелкие – у *B. gagnepainii* и *B. wallichiana*. Сеянцы *B. wallichiana* характеризуются наличием мелких устьиц и их небольшим количеством. Гиподерма представлена одним, реже 2-3 слоями округлых в сечении клеток с утолщенными неодревесневшими стенками с широкими или почти острыми концами. У барбарисов с кожистыми листьями (*B. julianae*, *B. gagnepainii* и *B. wallichiana*) клетки гиподермы имеют утолщенные оболочки и незначительные полости.

Палисадная паренхима состоит из двух, реже трех слоев сильно вытянутых клеток, содержащих многочисленные хлоропласты. Наиболее крупные вытянутые клетки у *B. gagnepainii*, *B. bergmanniae* и *B. wallichiana*. Губчатая паренхима 8-10-слойная, состоящая из довольно рыхло расположенных, толстостенных клеток. Клетки верхней эпидермы покрыты толстой (до 3 мкм) блестящей кутикулой.

Клетки паренхимной обкладки пучков с одревесневающими стенками. Проводящие пучки формируют механический тяж по краю листа. Средняя жилка выделяется морфологически и имеет своеобразную трехпучковую структуру.

Как следует из описания структуры листа, все изученные барбарисы характеризуются преобладанием ксероморфных признаков (относительно толстые клеточные оболочки, мощная палисадная ткань и пр.), но в то же время имеют признаки мезоморфного строения (обилие межклетников в губчатой паренхиме). В целом, ксероморфные признаки листа у вечнозеленых барбарисов из секции *Wallichianae* более выражены (гипостоматическая пластинка, наличие гиподермы, одревеснение обкладки пучков), чем у листопадных дикорастущих видов Таджикистана. Последние также обладают некоторыми ксероморфными признаками – у них плотные блестящие листья с хорошо развитой палисадной тканью, но устьица имеются на обеих сторонах листовой пластинки (кроме *B. nummularia*), кути-

кула менее мощная (кроме *B. kaschgarica*), обкладка пучков неодревесневшая. Эти барбарисы растут обычно неподалеку от воды – в нижней части склонов и ущелий, по речным берегам и долинам, в расщелинах скал – и структурные особенности их листа, вероятно, определяются в большей степени не ксероморфизмом, а приспособлением к избыточной инсоляции – гелиоморфизмом.

5.2. Морфологические признаки соцветий и цветков. Для дикорастущих видов барбарисов Таджикистана наиболее характерны кистевидные соцветия, представленные различными вариантами, с числом цветков до 40. Лишь у *B. kaschgarica* цветки одиночные или собраны по 3-8 в пучки или щитки. У интродуцентов из секции *Wallichianae* цветки преимущественно в пучках или кистях, но число цветков в соцветиях меньше – до 20. Метрические признаки соцветий и цветков исследованных видов значительно варьируют (табл. 4).

Таблица 4

Характеристика цветков и соцветий видов рода *Berberis* в Таджикистане

| Виды | Соцветия | | | Цветки | | | | | | | | Кол-во семян/чеш. шт. |
|------------------------|---|-----------------|--------------------|------------------------|----------------------|-------------|---------------------|----------------------|------------------------|-------------------------|-------------------|-----------------------|
| | тип | длина, см | число цветков, шт. | длина прицветников, см | длина цветоножек, см | диаметр, см | длина лепестков, см | ширина лепестков, см | длина чашелистиков, см | ширина чашелистиков, см | длина тычинок, см | |
| <i>B. heterobotrys</i> | пониклая кисть, режé щиток | (3)5-7(8) | (10)15-20(40) | 0.2-0.5 | 0.5-1.4 | 0.8-1.0 | 0.4-0.6 | 0.3-0.4 | 0.3-0.5 | 0.3-0.4 | 0.3-0.4 | 3-5 |
| <i>B. heteropoda</i> | рыхлая кистевидная метелка, зонтик или щиток | (2)3-5(6) | (3) 5-8 (14) | 0.2-0.5 | 0.6-1.2 | 0.2-0.8 | 0.5-0.6 | 0.4-0.5 | 0.2-0.3 | 0.2-0.3 | 0.35-0.45 | 2-5 |
| <i>B. iliensis</i> | простая кисть | (3) 5-6(7) | (10)15-25(30) | 0.1-0.15 | 0.4-0.9 | 0.3-0.5 | 0.3-0.4 | 0.2-0.3 | 0.15-0.20 | 0.1-0.2 | 0.3-0.4 | 3 |
| <i>B. integerrima</i> | рыхлая простая кисть | (3)6-7(8) | (10)12-15(20) | 0.1-0.2 | 0.8-1.5 | 0.8-0.9 | 0.2-0.3 | 0.1-0.2 | 0.2-0.3 | 0.2-0.3 | 0.3-0.4 | 2-3 |
| <i>B. kaschgarica</i> | короткий щиток | (0.8)1.0-1.5(2) | (3)4-6(8) | 0.2-0.3 | 0.2-0.3 | 0.6-0.7 | 0.5-0.7 | 0.3-0.4 | 0.3-0.5 | 0.2-0.4 | 0.3-0.4 | 6 |
| <i>B. multispinosa</i> | простая или разветвленная кисть | (4)5-6(8) | (8)10-12(15) | 0.3-0.4 | 0.7-0.9 | 0.8-1.0 | 0.6-0.7 | 0.4-0.5 | 0.4-0.5 | 0.3-0.4 | 0.3-0.5 | 2-3 |
| <i>B. nummularia</i> | простая кисть | (3)4-6(9) | (10)12-25(40) | 0.1-0.2 | 0.3-0.6 | 0.8-0.9 | 0.4-0.5 | 0.3-0.4 | 0.2-0.3 | 0.2-0.3 | 0.3-0.5 | 2-3 |
| <i>B. oblonga</i> | кистевидная метелка, режé зонтиковидная кисть | (2)3-5(10) | (10)12-25(40) | 0.1-0.3 | 0.8-1.5 | 0.8-1.0 | 0.45-0.53 | 0.4-0.45 | 0.4-0.6 | 0.2-0.3 | 0.3-0.4 | 2 |
| <i>B. stolonifera</i> | рыхлая пониклая кисть | (6)8-9(10) | (10)15-20(25) | 0.15-0.20 | 1.0-1.5(2.0) | 0.5-0.7 | 0.4-0.5 | 0.2-0.3 | 0.1-0.5 | 0.1-0.4 | 0.3-0.45 | 3 |

5.3. Морфолого-анатомическое строение плодов и семян. Плод видов *Berberis* – одногнездная ягода. По форме плоды округлые или слегка овальные (*B. heterobotrys*, *B. heteropoda*, *B. kaschgarica*, *B. integerrima*), эллиптические или обратояйцевидные (*B. iliensis*, *B. stolonifera*), продолговатые (*B. multispinosa*, *B. nummularia*, *B. oblonga*). Цвет плодов кроваво-красный (*B. iliensis*, *B. nummularia*), фиолетово-черный, с восковыми налетом (*B. heteropoda*), сине-черный (*B. kaschgarica*, *B. multispinosa*), пурпуровый (*B. heterobotrys*, *B. integerrima*, *B. oblonga*). Наиболее крупные плоды у *B. heterobotrys*, *B. heteropoda* и *B. oblonga*, наиболее мелкие – у *B. kaschgarica* (табл. 5).

Как видно из табл. 5, наибольшей массой характеризуются плоды *B. heterobotrys*, *B. integerrima* и *B. heteropoda*; плоды двух первых видов заготавливаются местным населением.

Наиболее крупные рыльца (диаметром 1.0-1.5(1.8) мм) обнаружены у *B. heterobotrys*, *B. iliensis* и *B. integerrima*; у *B. heteropoda*, *B. nummularia*, *B. kaschgarica* рыльце на небольшом столбике, почти сидячее.

Плоды содержат в среднем по 2-3 семени, в различной степени заполняющих гнездо завязи. Наибольшее число семян наблюдается в плодах *B. heterobotrys*, *B. heteropoda* и *B. nummularia* (табл. 6).

Таблица 5

Сравнительная характеристика плодов видов рода *Berberis*

| Виды | Длина плода, см | Ширина плода, см | Длина плодо- ножки, см | Средняя возд.-сух. масса плода, мг | Процент мякоти от массы плода |
|------------------------|---------------------------|------------------------|---------------------------|---------------------------------------|----------------------------------|
| <i>B. heterobotrys</i> | <u>0.8-1.2*</u> 1.03** | <u>0.5-0.8</u> 0.70 | <u>1.5-1.7</u> 1.63 | 42.0 | 41.6 |
| <i>B. heteropoda</i> | <u>1.0-1.2</u> 1.14 | <u>0.9-1.3</u> 1.04 | <u>1.5-2.0</u> 1.77 | 37.8 | 58.3 |
| <i>B. iliensis</i> | <u>0.6-0.9</u> 0.78 | <u>0.5-0.7</u> 0.60 | <u>1.5-1.8</u> 1.65 | 36.4 | 50.0 |
| <i>B. integerrima</i> | <u>0.8-0.9</u> 0.82 | <u>0.4-0.7</u> 0.50 | <u>1.3-2.0</u> 1.66 | 40.8 | 41.6 |
| <i>B. kaschgarica</i> | <u>0.4-0.5</u> 0.45 | <u>0.3-0.4</u> 0.32 | <u>0.9-1.2</u> 1.10 | 16.4 | 33.5 |
| <i>B. multispinosa</i> | <u>0.8-0.9</u> 0.86 | <u>0.4-0.5</u> 0.28 | <u>1.4-1.5</u> 1.48 | 35.7 | 53.0 |
| <i>B. nummularia</i> | <u>0.7-0.8</u> 0.75 | <u>0.5-0.7</u> 0.60 | <u>1.3-1.4</u> 1.35 | 35.0 | 64.2 |
| <i>B. oblonga</i> | <u>0.8-1.0</u> 0.98 | <u>0.7-0.4</u> 0.54 | <u>0.7-1.0</u> 0.5 | 37.6 | 60.5 |
| <i>B. stolonifera</i> | <u>0.9-1.2</u> 0.95 | <u>0.5-0.6</u> 0.55 | <u>1.0-2.5</u> 1.7 | 36.4 | 54.0 |

Примечание. * В числителе – макс. и мин. значения. ** В знаменателе – средние значения.

Таблица 6

Сравнительная характеристика семян видов рода *Berberis*

| Виды | Размеры, см | | | Возд.-сух. масса семян | | Количество семян в плодах, шт. |
|------------------------|---------------------------|------------------------|--------------------------|------------------------|-------------|-----------------------------------|
| | длина | ширина | толщина | средняя, мг | 1000 шт., г | |
| <i>B. heterobotrys</i> | <u>0.5-0.6*</u> 0.57** | <u>0.2-0.3</u> 0.28 | <u>0.15-0.17</u> 0.15 | 12.5 | 13.2 | (1)2-3(5) |
| <i>B. heteropoda</i> | <u>0.6-0.7</u> 0.67 | <u>0.5-0.6</u> 0.56 | <u>0.15-0.20</u> 0.18 | 9.5 | 12.4 | 1-3(5) |
| <i>B. iliensis</i> | <u>0.3-0.6</u> 0.49 | <u>0.2-0.3</u> 0.29 | <u>0.15-0.18</u> 0.15 | 12.5 | 14.0 | (1)2-3 |
| <i>B. integerrima</i> | <u>0.6-0.7</u> 0.65 | <u>0.2-0.3</u> 0.29 | <u>0.13-0.20</u> 0.15 | 12.0 | 13.5 | 1-2(3) |
| <i>B. kaschgarica</i> | <u>0.2-0.3</u> 0.26 | <u>0.1-0.2</u> 0.17 | <u>0.09-0.12</u> 0.11 | 6.0 | 6.8 | 2-3 |
| <i>B. multispinosa</i> | <u>0.5-0.7</u> 0.65 | <u>0.4-0.5</u> 0.45 | <u>0.2-0.3</u> 0.24 | 8.5 | 12.6 | 2(3) |
| <i>B. nummularia</i> | <u>0.3-0.4</u> 0.37 | <u>0.2-0.3</u> 0.26 | <u>0.13-0.14</u> 0.13 | 7.5 | 8.2 | (1)2-3(4) |
| <i>B. oblonga</i> | <u>0.5-0.6</u> 0.58 | <u>0.2-0.3</u> 0.27 | <u>0.15-0.20</u> 0.18 | 14.8 | 16.5 | (1)2 |
| <i>B. stolonifera</i> | <u>0.5-0.6</u> 0.55 | <u>0.2-0.4</u> 0.28 | <u>0.16-0.18</u> 0.17 | 11.6 | 12.4 | (1)2-3 |

Примечание. * В числителе – макс. и мин. значения. ** В знаменателе – средние значения.

Семена светло-коричневые, чуть розоватые, обратнойцевидные, с загнутым носиком и выпуклой спинкой (*B. nummularia*), продолговатые, слегка серповидно изогнутые (*B. kaschgarica*, *B. integerrima*), овальные, двугранные с выпуклой спинкой, блестящие (*B. heterobotrys*, *B. heteropoda*), узкообратнойцевидные, изогнутые (*B. iliensis*). Верхушка семени постепенно заостренная, основание округлое, спинной шов выпуклый, брюшной – желобчатый.

Поверхность семян обычно блестящая, гладкая (*B. kaschgarica*, *B. nummularia*) или мелкосетчатая (*B. heterobotrys*, *B. heteropoda*, *B. iliensis*, *B. integerrima*). Свежесобранные семена могут быть сочными (*B. heterobotrys*, *B. heteropoda*, *B. iliensis*, *B. integerrima*), их поверхность может быть шершавой, от точечно-ямчатой до неправильно сетчатой. Цвет семян обычно от светло-коричневого (*B. nummularia*) или каштанового до темно-коричневого; свежие семена могут быть желто-зелеными. Наиболее крупные семена у *B. integerrima*, *B. heterobotrys* и *B. heteropoda*, мелкие – у *B. kaschgarica*.

По строению и участию производных внутреннего или наружного интегументов в формировании механического слоя семенная кожура у исследованных нами видов барбариса довольно однообразна и отличается лишь некоторыми количественными показателями (табл. 7). Наибольшая толщина кожицы у *B. nummularia* и *B. heterobotrys*, наименьшая – у *B. kaschgarica*.

Таблица 7

Средние значения количественных признаков семян видов рода *Berberis*

| Виды | Толщина кожицы, мкм | Длина зародыша, мкм | Семядоли, мкм | | | Длина зачаточного корешка, мкм | Толщина эндосперма с одной стороны зародыша, мкм |
|------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------|--------|---------|--------------------------------------|--|
| | | | длина | ширина | толщина | | |
| <i>B. heterobotrys</i> | 170 | 3900 | 2725 | 1185 | 110 | 2275 | 512 |
| <i>B. heteropoda</i> | 163 | 4096 | 2568 | 1220 | 138 | 1534 | 226 |
| <i>B. iliensis</i> | 130 | 4400 | 2425 | 1388 | 135 | 2245 | 625 |
| <i>B. integerrima</i> | 150 | 3700 | 1900 | 1275 | 188 | 1660 | 139 |
| <i>B. kaschgarica</i> | 108 | 2300 | 1091 | 570 | 131 | 970 | 100 |
| <i>B. multispinosa</i> | 168 | 3750 | 2520 | 1196 | 124 | 2205 | 608 |
| <i>B. nummularia</i> | 205 | 2525 | 1310 | 534 | 158 | 1193 | 192 |
| <i>B. oblonga</i> | 174 | 3820 | 2509 | 1120 | 127 | 2305 | 552 |
| <i>B. stolonifera</i> | 165 | 3600 | 2580 | 1206 | 117 | 2254 | 496 |

Семенная кожура состоит из 3-4 слоев клеток. Защитный слой формируется из наружной эпидермы и прилегающих к ней 1-3 слоев интегументальной паренхимы. Эпидермальные клетки вытянуты в радиальном направлении, около 100 мкм длины у *B. integerrima* и 115-130 мкм – у *B. nummularia*. Клеточные оболочки эпидермы слегка утолщены и лигнифицированы, так же как и клеточные оболочки подстилающих 2-3 слоев тесты. Дериваты внутреннего интегумента представлены в виде двух слоев клеток, отчасти сдавленных. Слои тесты состоят из толстостенных клеток, заполненных темно-оранжевым содержимым. Утолщению и лигнификации подвергаются также и клетки внутренней эпидермы тесты, что позволяет определить семена барбарисов как экзо-эндотестальные (Поддубная-Арнольди, 1982; Меликян, Вышенская, 1988).

Эндосперм в семенах хорошо развит, содержит в качестве запасных веществ белок и масла (Ходжиматов, 1989).

Расположение зародыша в семенах барбариса осевое, по форме он лопатчатый, хорошо дифференцирован. В нем хорошо развиты семядоли; они плоские, эллиптические, превышают по длине осевую часть зародыша. Обычно развита также почечка (состоящая из недифференцированной меристемы) и корешок; гипокотиль очень короткий, почти сразу переходящий в корешок; последний по длине может быть равен семядолям.

5.4. Структура поверхности пыльцевых зерен. Пыльцевые зерна (п.з.) у исследованных видов рода *Berberis* спиральнобороздные с цельнопокровной экиной, очертания их в латеральном положении эллипсоидальные, почти округлые, реже прямоугольные. Полярная ось (п.о.) варьирует в пределах от 44 до 72 мкм. Экваториальный диаметр (э.д.) варьирует в пределах от 24 до 44 мкм.

Самые мелкие пыльцевые зерна (п.о. примерно 44 мкм длины) среди изученных видов у *B. integerrima*, самые крупные – у *B. nummularia* (п.о. примерно 72 мкм). Диапазон изменчивости наибольших и наименьших величин п.о. и э.д. составляет: п.о. – 8-16, э.д. – 4-8 мкм. Диапазон изменчивости п.о. больше, чем э.д. (табл. 8).

Таблица 8

Морфологические признаки пыльцевых зерен видов рода *Berberis* из Таджикистана

| Виды | Размеры пыльцевых зерен, мкм | | | Диапазон изменчивости размеров, мкм | | Ширина спиральной борозды, мкм | Ширина межбороздовых полос, мкм |
|--|------------------------------|-------------------------------|---------------------|-------------------------------------|-------------------|--------------------------------|---------------------------------|
| | полярная ось (п.о.) | экваториальный диаметр (э.д.) | отношение п.о./э.д. | полярной оси | экватор. диаметра | | |
| Sect. <i>Heteropodae</i> C.K. Schneid. | | | | | | | |
| <i>B. heteropoda</i> | (52) 59.5 (62) | (36) 40.8 (44) | 1.4 | 16 | 8 | 26.7-28.4 | 0.5-1.0 |
| <i>B. heterobotrys</i> | (56) 68.2 (72) | (36) 41.8 (44) | 1.6 | 16 | 8 | 23.5-32.0 | 0.8-1.0 |
| <i>B. multispinosa</i> | (56) 61.6 (68) | (36) 41.6 (42) | 1.5 | 12 | 6 | 23.3-24.8 | 0.4-0.6 |
| <i>B. stolonifera</i> | (48) 57.8 (64) | (32) 37.9 (40) | 1.5 | 16 | 8 | 19.9-23.3 | 0.7-0.9 |
| Sect. <i>Integerrimae</i> C.K. Schneid. | | | | | | | |
| <i>B. integerrima</i> | (44) 50.5 (56) | (24) 32.4 (32) | 1.5 | 12 | 8 | 20.0-26.2 | 0.4-0.5 |
| <i>B. iliensis</i> | (48) 54.3 (60) | (32) 33.1 (36) | 1.6 | 12 | 4 | 23.3-34.9 | 1.2-1.9 |
| <i>B. nummularia</i> | (58) 60.6 (72) | (36) 38.0 (42) | 1.9 | 12 | 4 | 12.7-18.3 | 0.6-0.9 |
| Sect. <i>Ulicinae</i> C.K. Schneid. | | | | | | | |
| <i>B. kaschgarica</i> | (48) 52.8 (56) | (32) 32.8 (36) | 1.6 | 8 | 4 | 18.3-27.5 | 0.6-0.9 |

По форме п.з. широкоэллипсоидальные (почти сферические) ($P = 1.4-1.5$; где $P = \text{п.о./э.д.}$) у *B. heteropoda*, *B. integerrima*, *B. stolonifera* и *B. multispinosa*; эллипсоидальные ($P = 1.6-1.9$) у *B. heterobotrys*, *B. iliensis*, *B. kaschgarica* и *B. nummularia*.

Борозды пыльцевых зерен зонально-опоясывающие, нередко закрученные в спирали или многочисленные, соединенные друг с другом без определенной закономерности. Края борозд неровные, извилистые. Скульптура ямчатая, чаще морщинистая, извилистая.

У исследованных видов скульптура поверхности экины более или менее сглаженная или морщинистая. Морщинки тонкие, короткие, извилистые. Ширина промежутков между морщинками 0.6-0.9 мкм у *B. kaschgarica* и 1.2-1.9 мкм у *B. iliensis*.

Ширина спиральных борозд варьирует от 12.7 мкм у *B. nummularia* до 34.9 мкм у *B. iliensis*. Мембрана борозд зернистая. Текстура экзины мелкосетчатая. Ячеи сетки округлые или неправильной формы, с извилистыми контурами.

Размеры п.о. и э.д., изменчивость наибольших и наименьших их значений, форма и скульптура поверхности п.з. – важные диагностические признаки для решения спорных вопросов межвидовых отношений в роде *Berberis*.

В секции *Integerrimae* п.з. эллипсоидальные (рис. 6, а-в) ($P > 1.6$), изменчивость между наибольшими и наименьшими размерами как п.о., так и э.д. одинакова. У *B. iliensis* пыльцевые зерна в очертании почти прямоугольные (на полюсах притупленные), изменчивость э.д. наименьшая (4 мкм), ширина промежутков между морщинками скульптуры поверхности наибольшая. По строению пыльцевых зерен этот вид барбариса хорошо отличается от *B. nummularia*, и отнесение его в синонимы к *B. nummularia* (Туляганова, 1972; Михайлова, 2001), по нашему мнению, не находит подтверждения в палинологическом материале.

Секция *Heteropodae*, представленная 4 видами, оказалась достаточно однородной по морфологии пыльцевых зерен, при этом выявлены некоторые отличия между видами. У *B. heteropoda* п.з. широкоэллипсоидальные, скульптура разнообразная, длина полярной оси в среднем составляет 59.5 мкм. В отличие от него, у *B. multispinosa* поверхность экзины ячеистая (рис. 7, а-в), экзина более утолщенная, изменчивость размеров п.з. наименьшая. Для *B. stolonifera* характерными являются укороченность п.о. и э.д., а также особый тип скульптуры поверхности экзины, которую мы назвали крупнобугристой, что отличает этот вид от всех других изученных видов.

Данные, приведенные в табл. 8, показывают сходство *B. heterobotrys* и *B. multispinosa* по количественным палиноморфологическим признакам с *B. heteropoda* и *B. stolonifera*, включенными Арендтом (Ahrendt, 1961) в секцию *Heteropodae*, что подтверждает наше мнение о принадлежности *B. heterobotrys* и *B. multispinosa* к этой же секции.

Секция *Ulicinae* представлена одним видом – *B. kaschgarica*, у которого пыльцевые зерна широкоэллипсоидальные ($P = 1.6$), концы спирально закрученной борозды несколько шире, чем сама спираль (рис. 8, а-в), мембрана борозд зернистая, экзина покровная, текстура крупносетчатая, ячеи сетки округлые и несколько продолговатые, стенки ячей широкие.

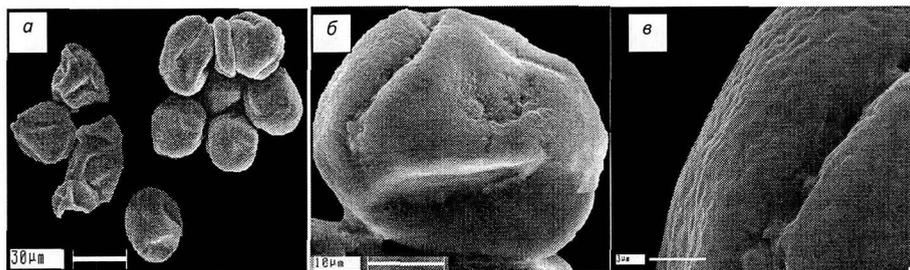


Рис. 6. Пыльцевые зерна *Berberis integerrima* из секции *Integerrimae*. (а – $\times 1000$, 30 мкм; б – $\times 5000$, 10 мкм; в – $\times 20\,000$, 3 мкм)

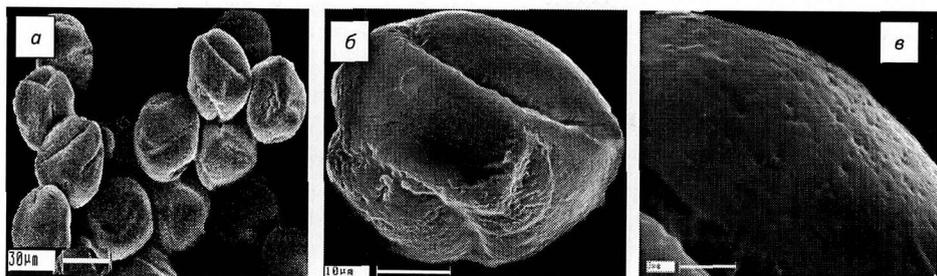


Рис. 7. Пыльцевые зерна *Berberis multispinosa* из секции *Heteropoda*.
(а – $\times 1000$, 30 мкм; б – $\times 5000$, 10 мкм; в – $\times 20\,000$, 3 мкм)

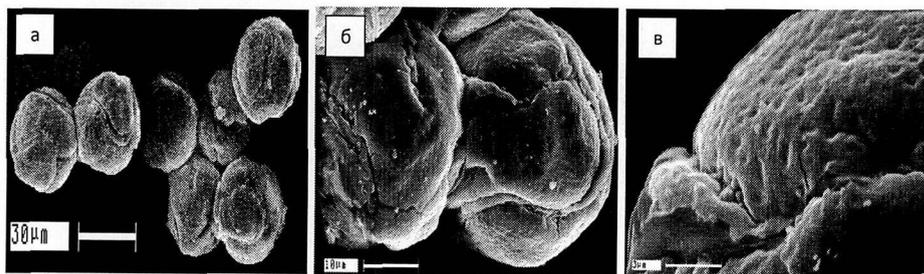


Рис. 8. Пыльцевые зерна *Berberis kaschgarica* из секции *Ulicinae*.
(а – $\times 1000$, 30 мкм; б – $\times 5000$, 10 мкм; в – $\times 20\,000$, 3 мкм)

ГЛАВА 6. БОТАНИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ДИКОРАСТУЩИХ И ИНТРОДУЦИРОВАННЫХ ВИДОВ БАРБАРИСОВ

С учетом полученных результатов сравнительного морфолого-анатомического анализа 9 видов листопадных и 6 видов вечнозеленых барбарисов в Таджикистане уточнено их таксономическое положение. В главе приводится конспект дикорастущих видов, включающий номенклатурную цитату, морфологическое описание, эколого-биологическую характеристику, общее распространение и распространение на территории Таджикистана. Для интродуцированных барбарисов приведена ботаническая характеристика с указанием происхождения. Составлены оригинальные ключи для определения дикорастущих и интродуцированных видов.

ГЛАВА 7. БИОЛОГИЯ ПРОРАСТАНИЯ СЕМЯН И РАЗВИТИЯ ПРОРОСТКОВ

Залогом успеха введения в культуру дикорастущих барбарисов является детальное изучение биологии их индивидуального развития.

Как показали наши исследования, единичные всходы появились у *B. nummularia* на 25-28-й день, несколько позже, на 35-38-й день, у остальных видов. Всхожесть семян составила от 53 % (*B. multispinosa*) до 86 % (*B. nummularia*).

Процесс прорастания семян и развития проростков исследованных видов

очень сходен (рис. 9-11). Прорастание надземное, гипокотиллярное: после появления зародышевого корешка на поверхность почвы выходит дугообразно согнутый гипокотиль с двумя ассимилирующим семядолями, обычно заключенными в семенную кожуру (у некоторых проростков без кожуры). Постепенно гипокотиль принимает вертикальное положение, а семядоли располагаются горизонтально. Эпикотиль не развит, ювенильные листочки выходят непосредственно над семядолями. Первые настоящие листья появляются в конце апреля – начале мая. К середине мая формируется розетка из 5-6 листочков. Жилкование ювенильных листьев петлисто-сетчатое, основных жилок пять, расходящихся от верхушки черешка.

По морфологическим признакам проростки исследованных видов трудно различимы: межвидовые отличия на этом этапе определяются только количественными показателями размеров гипокотыля, семядолей, ювенильных листьев.

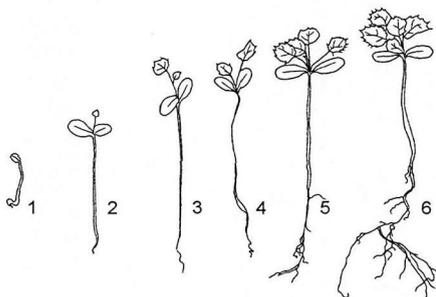


Рис. 9. Развитие проростков *Berberis heteropoda* (дата сбора семян 23.10.2006; дата посева 01.03.2009).

1 – 04.04.2009; 2 – 14.04.2009; 3 – 24.04.2009;
4 – 04.05.2009; 5 – 14.05.2009; 6 – 24.05.2009

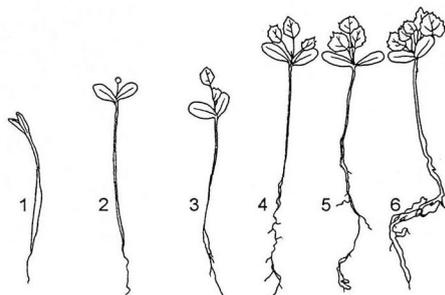


Рис. 10. Развитие проростков *Berberis integerrima* (дата сбора семян 13.11.2006; дата посева 01.03.2009).

1 – 04.04.2009; 2 – 14.04.2009; 3 – 24.04.2009;
4 – 04.05.2009; 5 – 14.05.2009; 6 – 24.05.2009

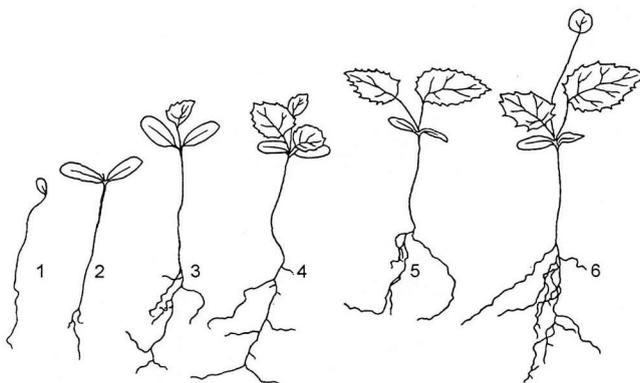


Рис. 11. Развитие проростков *Berberis wallichiana* (дата сбора семян 10.11.1999; дата посева 25.01.2000).

1 – 10.03.2000; 2 – 24.03.2000; 3 – 01.04.2000; 4 – 10.04.2000; 5 – 26.04.2000; 6 – 20.05.2000

ГЛАВА 8. БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ВЕЧНОЗЕЛЕННЫХ БАРБАРИСОВ ПРИ ИНТРОДУКЦИИ

8.1. Ритм сезонного роста и развития. Рассмотрены характер нарастания и динамика роста побегов интродуцированных видов. По продолжительности весенне-летнего роста барбарисы отнесены к группе растений с коротким периодом весеннего роста (от 50 дней у *B. wallichiana* до 65 дней у *B. bergmanniae*). По срокам окончания роста побегов интродуцированные виды разделены на две группы: у *B. bergmanniae* и *B. sanguinea* рост побегов заканчивается в первой декаде июня, у остальных видов – в конце мая. У всех видов с июня по август рост побегов почти не наблюдается, в конце августа вновь отмечается незначительный прирост. Максимум годичного прироста побегов приходится на третью декаду апреля – первую декаду мая. В этот период наибольший прирост побегов наблюдался у *B. veitchii* – 87.8 % от годового прироста, наименьший у *B. sanguinea* – 75.4 %.

По ритму развития все интродуцированные виды относятся к группе растений с вечнозеленым феноритмотипом. Раскрытие генеративных почек происходит с опережением вегетативных на 10-15 дней. Прохождение барбарисами полного цикла развития свидетельствует об успешности их интродукции.

8.2. Плодоношение и семенная продуктивность. Для всех изученных видов характерно ежегодное плодоношение и формирование жизнеспособных семян, однако виды различаются по показателям плодоношения и семенной продуктивности. Для каждого вида выявлены процент семенификации, процент плодоцветения, потенциальная и реальная семенная продуктивность. По значению ПСП и РСП вечнозеленые виды барбариса располагаются в следующем порядке (по убыванию) – *B. julianae*, *B. wallichiana*, *B. bergmanniae*, *B. sanguinea*, *B. veitchii*, *B. gagnepainii*. Реальная семенная продуктивность значительно ниже, чем ПСП.

Число семян в завязи является видовым признаком: наибольшее число семян в завязи складывается у *B. wallichiana* и *B. julianae* (4 шт.), наименьшее – у *B. veitchii* и *B. gagnepainii* – по одной семечке. Показатели общего числа образовавшихся семян в выборке значительно выше у видов с многосемянными плодами (в 1.5-2 раза), чем с односемянными. Подобная закономерность отмечена и при анализе количества образовавшихся ягод и семян на одном укороченном плодородном побеге. Количество сформировавшихся семян находится в прямой зависимости от величины плода – крупноплодные виды характеризуются большим количеством семян, чем мелкоплодные.

ГЛАВА 9. ХОЗЯЙСТВЕННОЕ ЗНАЧЕНИЕ ВИДОВ РОДА *BERBERIS* И ВОПРОСЫ ИХ ОХРАНЫ

Дикорастущие барбарисы Таджикистана издавна культивируются как плодовые, декоративные, лекарственные и технические растения. Многие из них перспективны для использования в лесомелиоративных целях.

9.1. Рациональное использование. Виды рода *Berberis*, содержащие широкий спектр биологически активных соединений, представляют значительный интерес для медицинской и пищевой промышленности. К числу лекарственных

растений в Таджикистане относят *B. iliensis*, *B. heterobotrys*, *B. heteropoda* и *B. integerrima*; к пищевым – *B. heterobotrys*, *B. oblonga* и *B. integerrima* (Ходжиматов, 1989).

Сравнительные данные по содержанию компонентов основных групп веществ в зрелых плодах дикорастущих и интродуцированных видов рода *Berberis*, произрастающих в Республике Таджикистан, показали наличие в них углеводов – свободных сахаров, пектинов и протопектинов, фенольных соединений – катехинов, антоцианов и дубильных веществ, а также органических кислот, обуславливающих кислый вкус плодов (табл. 9).

Таблица 9

Содержание компонентов основных групп биологически активных веществ (в %) в зрелых плодах видов рода *Berberis*

| Виды | Сахара | Пектины | Протопектины | Катехины* | Антоцианы | Дубильные вещества | Кислотность |
|------------------------|--------|---------|--------------|-----------|-----------|--------------------|-------------|
| <i>B. multispinosa</i> | 37.8 | 0.18 | 0.75 | 191 | 0.2 | 11.8 | 10.6 |
| <i>B. heteropoda</i> | 23.4 | 0.22 | 0.95 | 253 | 0.4 | 9.5 | 5.9 |
| <i>B. heterobotrys</i> | 32.2 | 0.07 | 0.51 | 164 | 1.1 | 13.6 | 10.5 |
| <i>B. nummularia</i> | 35.4 | 0.07 | 0.76 | 135 | 0.2 | 7.4 | 11.3 |
| <i>B. stolonifera</i> | 27.4 | 0.10 | 0.68 | 155 | 0.3 | 5.5 | 5.7 |
| <i>B. iliensis</i> | 40.4 | 0.03 | 0.33 | 140 | 0.2 | 8.4 | 14.6 |
| <i>B. integerrima</i> | 27.1 | 0.08 | 0.86 | 100 | 1.4 | 10.9 | 5.6 |
| <i>B. sanguinea</i> | 17.8 | 0.03 | 1.03 | 70 | 0.5 | 8.0 | 6.2 |
| <i>B. julianae</i> | 14.8 | 0.02 | 0.56 | 75 | 0.5 | 7.2 | 4.2 |
| <i>B. gagnepainii</i> | 21.6 | 0.04 | 0.53 | 65 | 0.4 | 5.7 | 4.4 |

Примечание. * – содержание приводится в мг %.

Плоды дикорастущих видов накапливают сахаров намного больше (23.4-40.4 %), чем интродуцированных (14.8-21.6 %). Показатель кислотности плодов барбарисов находится в пределах от 4.2 % (*B. julianae*) до 14.6 % (*B. iliensis*). Виды с большим содержанием сахаров – *B. iliensis* (40.4 %), *B. multispinosa* (37.8 %), *B. nummularia* (35.4 %) и *B. heterobotrys* (32.2 %) – характеризуются также высокими показателями кислотности.

Протопектина в зрелых плодах барбариса намного больше, чем пектина. Содержание пектина в плодах дикорастущих видов находится в пределах 0.03-0.22 %, протопектина – 0.03-0.95 %. В плодах дикорастущих видов пектина мало – 0.02-0.04 %, основная часть представлена протопектином – 0.53-1.03 %. Самое высокое содержание пектиновых веществ у *B. heteropoda* (1.17 %), *B. sanguinea* (1.06), *B. integerrima* (0.94) и *B. multispinosa* (0.93 %).

Фенольные соединения плодов барбариса представлены катехинами, антоцианами и дубильными веществами. В плодах дикорастущих барбарисов количество катехинов варьирует от 100 до 253 мг %. У интродуцированных видов их меньше – 65-75 мг %. Самое высокое содержание катехинов у *B. heteropoda* (253 мг %) и *B. multispinosa* (191 мг %). Содержание антоцианов в плодах барбариса находится в пределах 0.2-1.4 %. Наибольшее количество их у дикорастущего вида *B. integerrima* (1.4 мг %). Низким содержанием характеризуются красноплодные барбарисы *B. iliensis* и *B. nummularia*. Содержание дубильных веществ в плодах барбариса варьирует от 5.5 % (*B. stolonifera*) до 13.6 % (*B. heterobotrys*).

9.2. Болезни и вредители барбарисов в Таджикистане. Многовидовой состав горно-долинных лесов Таджикистана с обилием в них плодовых деревьев и кустарников является одной из причин массового распространения болезней и вредителей на дикорастущих видах барбариса. Постоянными компонентами барбарисовых зарослей являются яблоня Сиверса, грецкий орех, алыча, смородины Мейера и Янчевского, шиповники и др.

Как показали наши эпизодические наблюдения, мучнисторосяный гриб *Microsphaera berberides* (DC.) Leveille поражает листья и плоды *B. oblonga* и *B. integerrima*, произрастающих в разнотравных арчовниках в ущельях Кусавли и Рокшив на северном склоне Туркестанского хребта, на высоте 2500 м. Здесь же были обнаружены ржавчинные грибы *Puccinia arrhenateriae* (Kleb.) Erikss и *P. graminis* Pers.

Наряду с заболеваниями, вызываемыми патогенными микромицетами, барбарисы повреждаются вредными насекомыми. Среди вредителей наиболее распространена барбарисовая тля *Liosomaphis berberidis* Kalt. – мелкое насекомое красновато-желтого цвета, поселяющееся на нижней стороне листа.

Иногда листья объедают гусеницы серо-бурой садовой совки *Mamestra thalassina* Rott. (август-сентябрь). Реже встречаются гусеницы среднеазиатской боярышницы *Metaporis leucodice* Ev. (август-сентябрь).

Плоды и семена дикорастущих барбарисов сильно повреждаются гусеницами барбарисовой цветочной пяденицы – *Eupithecia exiquata* Hb. и желтовато-белыми личинками барбарисовой пестрокрылки – *Rhagoletis meigenii* Lv.

По нашим подсчетам, плоды и семена *B. integerrima* и *B. heterobotrys*, собранные на хр. Петра Первого, были повреждены почти на 50 % барбарисовой плодовой тлей – *Laspeyresia berberina*. На поверхности плода хорошо заметно входное отверстие личинки этого насекомого, съедающей мякоть плода и повреждающей семена. Входные и выходные отверстия заметны на семенах со стороны зародыша. Из 2-3 семян повреждаются все, или неповрежденным остается одно семя.

Особенно сильно повреждаются кусты, произрастающие в тенистых и сырых местах или по берегам рек.

9.3. Редкие во флоре Таджикистана виды рода *Berberis*. Красная книга Таджикистана была издана в 1988 г. Необходимость подготовки ее второго издания обусловлена существенными изменениями климата и антропогенной нагрузки на естественные экосистемы, которые произошли за последние 20 лет.

Обследование ареалов дикорастущих видов барбарисов Таджикистана и выборочное определение их семенной продуктивности позволило установить, что многие виды, ранее широко распространенные, в настоящее время встречаются чрезвычайно редко и находятся в угрожаемом состоянии. Так, например, барбарисы разнокистевидный и продолговатый в течение многих лет вошли в перечень заготавливаемых плодовых растений и довольно часто встречались на рынках крупных городов (Душанбе, Худжанд, Истаравшан и др.). В настоящее время они встречаются в ограниченном количестве. Что же касается других видов, особенно редких, таких как барбарисы кашгарский, столоновидный, многоколючковый, илийский и разноцветоножковый, то они вообще находятся на грани исчезновения.

В связи с подготовкой к переизданию Красной книги Таджикистана нами рекомендованы для включения во второе издание 5 редких и исчезающих видов рода *Berberis*, для которых выявлены лимитирующие факторы и предложены меры охраны.

ГЛАВА 10. ИТОГИ ИНТРОДУКЦИИ БАРБАРИСОВ В ТАДЖИКИСТАНЕ

В главе рассмотрены основные этапы интродукционных исследований видов рода *Berberis* в Душанбинском ботаническом саду. В 1976 и 1985 гг. сотрудниками Ботанического сада была выполнена инвентаризация коллекционного фонда древесных кустарниковых пород, в том числе по видам рода *Berberis*. По данным инвентаризации, проведенной в 1985 г., на ботанико-географических участках сада произрастало 111 видов барбарисов, в том числе на участке Северной Америки – 3 вида, Европы и Сибири – 7, Восточной Азии – 88, Средиземноморья – 5 и Средней Азии – 8 видов (Давлатов, 2010). Некоторые сведения о барбарисах приведены в списках М.И. Исмаилова (2001а, б, в) – 14 видов. Однако, в целом результаты инвентаризации не были опубликованы.

Подведены итоги интродукции видов рода *Berberis* в Таджикистан, включающие краткие сведения о 80 видах рода *Berberis* из 15 серий (по классификации A. Rehder, 1949), в том числе одной разновидности и 4 гибридных видов. Дана оценка перспективности интродукции вечнозеленых барбарисов для декоративно-садоводства Таджикистана.

Аннотированный список видов рода *Berberis*, интродуцированных в Центральном ботаническом саду Таджикистана, включает 78 видов и 1 разновидность барбариса, для которых приведены краткая морфолого-биологическая характеристика, сведения о декоративности, сроках цветения, зимостойкости, повреждаемости вредителями и болезнями. Для каждого вида указано таксономическое положение, первичное распространение и дата начала интродукционного испытания в Таджикистане.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Род *Berberis* L. из семейства *Berberidaceae* Juss. является наиболее многовидовым и широко распространенным среди дикорастущих плодово-ягодных кустарников в Таджикистане. Здесь произрастают 9 видов, относящихся к подроду *Septentrionalis* С.К. Schneid. Виды рода *Berberis* наиболее широко представлены в Гиссаро-Дарвазском ботанико-географическом районе Таджикистана (за исключением *B. kaschgarica* и *B. iliensis*). Наименьшее число видов – 3 (*B. oblonga*, *B. nummularia* и *B. kaschgarica*) – встречаются в Присырдарьинском и Восточнопамирском ботанико-географических районах.

Предельная высота распространения дикорастущих видов барбариса находится на Восточном Памире, где *B. kaschgarica* приурочен к верхней границе произрастания кустарниковой растительности на высоте 4300 м. Минимальная высота над ур. моря характерна для мест произрастания *B. nummularia* – 700 м в ущелье Ходжа-Бакирган, в Присырдарьинском ботанико-географическом районе.

Наиболее богаты по числу видов барбариса сообщества, сформировавшиеся в относительно благоприятных по климатическим условиям арчовниках. В них

представлен комплекс видов *B. heteropoda*, *B. oblonga*, *B. multispinosa*, *B. integerrima*, *B. heterobotrys*, а также ряд гибридогенных форм (между черноплодными восточноазиатскими и красноплодными восточно-гималайскими типами). В состав современных группировок чернолесья, светлолесья и криофитона на территории Таджикистана входят виды барбариса, встречающиеся преимущественно или только в этих флороценопипах: *B. heterobotrys* характерен для чернолесья, *B. nummularia* – для светлолесья, *B. kaschgarica* – для криофитона.

Установлены общие для всех изученных барбарисов анатомические признаки листовой пластинки: дорзовентральность, многослойность мезофилла, аномоцитный тип устьиц, прямолинейно-извилистый контур клеточных стенок верхней эпидермы. По морфолого-анатомической структуре листа исследованные виды можно отнести к ксеромезофитам. Ксероморфные признаки листа у вечнозеленых барбарисов из секции *Wallichianae* более выражены, чем у листопадных дикорастущих видов Таджикистана. Межвидовые различия у последних, в основном, имеют количественный характер. Значения количественных анатомических признаков листа у них в значительной степени перекрываются под влиянием факторов внешней среды.

Внутреннее строение семян у дикорастущих и интродуцированных видов однотипно. Зародыш семян дифференцированный, осевой, прямой, достигает 3/4 длины семени, зеленовато-желтоватый. В нем хорошо развиты семядоли, почечка и корешок. Эндосперм мясистый, хорошо развит. Прорастание семян у всех исследованных видов надземное, гипокотильярное. Сформировавшиеся проростки имеют две овально-продолговатые семядоли, утолщено-цилиндрический, коричневатозелёный гипокотиль и главный корень. Эпикотиль не развит.

Пыльцевые зерна видов *Berberis* сфероидальные, слегка овальные, спирально-бороздные, с зернистой или штриховатой экзиной. Борозды зонально-опоясывающие, край борозд неровный, извилистый, скульптура ямчатая. Диаметр пыльцевых зерен у *B. heterobotrys* 36.4-43.8 мкм, у *B. integerrima* – от 24.2 до 31.8 мкм, у *B. stolonifera* – от 32.2 до 40.3 мкм, у *B. multispinosa* – от 35.8 до 42.2 мкм. Размеры полярной оси и экваториального диаметра пыльцевых зерен, их форма и скульптура поверхности – важные диагностические признаки для решения спорных вопросов межвидовых отношений в роде *Berberis*.

Содержание биологически активных веществ в плодах барбарисов колеблется в широких пределах: антоцианов – от 0.16 (*B. iliensis*) до 1.39 % (*B. integerrima*), дубильных веществ – от 5.52 (*B. stolonifera*) до 13.60 % (*B. heterobotrys*), катехинов – от 0.100 (*B. integerrima*) до 0.253 % (*B. heteropoda*), пектинов – от 0.10 (*B. stolonifera*) до 0.22 % (*B. heteropoda*). Плоды дикорастущих видов накапливают сахаров намного больше, чем интродуцированных. Виды с большим содержанием сахаров характеризуются также высокими показателями кислотности. Наиболее высокое содержание сахаров и кислот отмечено в плодах *B. iliensis* – до 41 %.

Особенности развития, сезонная динамика и характер роста годичных побегов, биология плодоношения и семенная продуктивность вечнозеленых восточноазиатских видов барбариса при интродукции в условиях Таджикистана свидетельствуют об их высоком адаптивном потенциале и перспективности интродукции.

Редкими для флоры Таджикистана являются *B. iliensis*, *B. stolonifera*, *B. hetero-*

roda, B. kaschgarica и *B. multispinosa*, известные из одного-двух местонахождений. Рекомендуемые меры по их охране включают мониторинг и строгий контроль за сохранением природных популяций, включение этих видов во второе издание «Красной книги Таджикистана» и введение их в культуру в ботанических садах Республики. Интродукционные популяции могут обеспечить резерв генофонда для последующей реинтродукции.

СПИСОК ОСНОВНЫХ РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

СТАТЬИ В ЖУРНАЛАХ, РЕКОМЕНДОВАННЫХ ВАК РФ

1. Давлатов С.Х. Морфология плодов, семян и проростков некоторых интродуцированных видов *Berberis L.* // Изв. АН РТ. Отд. биол. и мед. наук. 2001. № 5(146). С. 116-120.
2. Давлатов С.Х. Биология прорастания семян и формирование проростков вечнозеленых барбарисов // Известия АН РТ. Отд. биол. и мед. наук. 2007. № 1(158). С. 21-27.
3. Давлатов С.Х. Дикорастущие барбарисы и их приуроченность к ботанико-географическим районам Таджикистана // Изв. АН РТ. Отд. биол. и мед. наук. 2007. № 2(159). С. 20-24.
4. Давлатов С.Х. Морфология плодов и семян дикорастущих видов рода *Berberis L.* из Таджикистана // Изв. АН РТ. Отд. биол. и мед. наук. 2008. № 4(165). С. 8-11.
5. Давлатов С.Х. Болезни и вредители барбарисов Таджикистана // Кишоварз (Земледелец). 2009. № 2(24). С. 8-9.
6. Давлатов С.Х. Биология прорастания семян и формирование проростков диких видов *Berberis L.* Таджикистана // Изв. АН РТ. Отд. биол. и мед. наук., 2009. № 3(168). С. 30-36.
7. Давлатов С.Х. Распространение и фитоценотические особенности *Berberis heterobotrys* Wolf в Таджикистане // Вестн. Тадж. нац. ун-та. 2010. № 3(59). С. 269-271.
8. Давлатов С.Х. Интенсивность транспирации вечнозеленых видов *Berberis L.*, интродуцированных в Центральном ботаническом саду Таджикистана // Вестн. Тадж. нац. ун-та. 2010. № 3(59). С. 238-240.
9. Давлатов С.Х. Морфолого-анатомическое строение листа некоторых вечнозеленых барбарисов, интродуцированных в Центральном ботаническом саду Таджикистана // Изв. АН РТ. Отд. биол. и мед. наук. 2009. № 1(166). С. 18-25.
10. Давлатов С.Х., Ашууров А.А., Байкова Е.В. Морфолого-анатомическое строение листа дикорастущих видов рода *Berberis L.* из Таджикистана // Вестн. Томского ун-та. 2009. № 323. С. 248-350.
11. Давлатов С.Х., Кукушкина Т.А., Высочина. Г.И. Биохимический состав плодов некоторых дикорастущих и интродуцированных видов рода *Berberis (Berberidaceae)* Таджикистана // Раст. ресурсы. 2010. Вып. 4. С. 129-133.
12. Давлатов С.Х., Байкова Е.В. Высотные пределы распространения дикорастущих барбарисов в Таджикистане // Сиб. экол. журн. 2011. № 2. С. 221-224.
13. Давлатов С.Х. Замечания к некоторым видам рода *Berberis L.* из Таджикистана // Кишоварз (Земледелец). 2011. № 3(51). С. 8-9.
14. Давлатов С.Х., Байкова Е.В. Морфология пыльцевых зерен видов рода *Berberis L.* из Таджикистана // Изв. АН РТ. Отд. биол. и мед. наук. 2012. № 1(178). С. 14-22.
15. Давлатов С.Х., Дарвозиев М.Д. Распространение и фитоценотические особенности *Berberis oblonga* (Regel) Schneid. в Таджикистане // Вестн. Тадж. нац. ун-та. 2012. № 1/1(177). С. 165-182.

МАТЕРИАЛЫ КОНФЕРЕНЦИЙ

1. Ашууров А.А., Давлатов С.Х. Плодовые деревья и кустарники эпохи Саманидов // Фармация и народная медицина. Душанбе, 2001. Вып. 1. С. 155-163.

2. Давлатов С.Х., Ашуров А.А. Морфологические особенности вечнозеленых видов *Berberis L.*, интродуцированных в Душанбинский ботанический сад // Материалы республ. конф. «Природные ресурсы Таджикистана, рациональное использование и охрана окружающей среды». Душанбе, 2001. С. 35-36.
3. Давлатов С.Х. Ботаническая характеристика вечнозеленых барбарисов в условиях Душанбинского ботанического сада // Материалы республ. научно-производ. конф. «Актуальные проблемы сельского хозяйства Республики Таджикистан». Душанбе, 2001. С. 146-151.
4. Давлатов С.Х., Ашуров А.А. Сравнительное анатомо-морфологическое изучение листа некоторых интродуцированных вечнозеленых видов рода *Berberis L.* // «Развитие горных регионов Центральной Азии в XXI веке» / Тез. докл. Междунар. конф. Хорог, 2001. С. 40-42.
5. Давлатов С.Х. О размножении вечнозеленых барбарисов в Душанбинском ботаническом саду // Тез. докл. 2-й Международной конф. «Экологические особенности биоразнообразия». Душанбе, 2002. С. 54-55.
6. Давлатов С.Х. Ботанические аспекты изученности видов рода *Berberis L.* // Матер. Республ. конфер. «Вопросы сохранения и рационального использования растительного биоразнообразия Таджикистана». Душанбе, 2002. С. 146-154.
7. Давлатов С.Х. Дикорастущие плодово-ягодные кустарники флоры Таджикистана и некоторые их экологические особенности // Материалы научно-практической конференции, посвященной 40-летию образования ПБИ имени Х. Юсуфбекова. Хорог, 2009. С. 42-44.
8. Давлатов С.Х. Хозяйственно-биологическая характеристика дикорастущих барбарисов Таджикистана // Матер. 2-й Республиканской конференции с международным участием «Здоровое питание – Здоровая нация». Душанбе, 2009. С. 17-19.
9. Давлатов С.Х. Редкие во флоре Таджикистана виды *Berberis L.* // Матер. 4-й Междунар. науч. конф. «Экологические особенности биологического разнообразия». Куляб, 2011. С. 17-21.

МОНОГРАФИИ

1. Давлатов С.Х. Биологические особенности некоторых вечнозеленых видов рода *Berberis L.*, интродуцированных в Центральном ботаническом саду Таджикистана. Душанбе, 2010. 111 с.
2. Давлатов С.Х. Дикорастущие виды рода *Berberis L.* в Таджикистане. Душанбе, 2012. 163 с.

Подписано в печать 16.04.13. Формат 60×84¹/₁₆.
Объем 2,0 п. л. Тираж 100 экз. Заказ № 27.

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН.
630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101