

СИСТЕМАТИКА, ФИЛОГЕНИЯ И ГЕОГРАФИЯ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ И ИХ ДИКИХ РОДИЧЕЙ

Научная статья

УДК: 582.661.56:581.524.2 (477.75)

DOI: 10.30901/2227-8834-2022-3-149-160



Характеристика и распространение натурализовавшихся в Крыму представителей рода *Opuntia* (Cactaceae)

Н. А. Багрикова, Я. А. Перминова

Никитский ботанический сад – Национальный научный центр РАН, Ялта, Россия

Автор, ответственный за переписку: Наталия Александровна Багрикова, nbagrrik@mail.ru

Актуальность. Представители рода *Opuntia* Mill. (Cactaceae), произрастающие в естественном ареале в Южной и Северной Америке, Мексике, Западной Индии, на Галапагосских островах, широко используются как декоративные, пищевые, лекарственные растения в разных регионах земного шара. Многие виды натурализовались, не менее 27 видов (или 14%) являются инвазионными растениями, так как представляют угрозу видовому и ценобитическому разнообразию. Наибольшее число натурализовавшихся видов отмечено в Испании, Южной Африке и Австралии. Актуальность исследований по изучению распространения опунций на территории Крымского полуострова определена тем, что в настоящее время в регионе выявлена натурализация восьми представителей рода.

Материалы и методы. Сведения об *Opuntia engelmannii* Salm-Dyck var. *lindheimeri* (Engelm.) U. Guzman & Mandujano, *O. fragilis* (Nutt.) Haw., *O. humifusa* (Raf.) Raf., *O. macrorhiza* Engelm., *O. phaeacantha* Engelm. f. *rubra* Späth., *O. polyacantha* Haw., *O. tortispina* Engelm. & J.M. Bigelow, *O. tunoidea* Gibbes даны на основании исследований, проведенных в 2007–2021 гг. Выделение единиц классификации растительности выполнено на основании геоботанических описаний.

Результаты. Приведены общая характеристика и распространение восьми представителей рода *Opuntia* в природном и культурном ареалах. Установлено, что в Крыму опунции были изначально намеренно посажены, но позже распространились в нарушенных и естественных биотопах, которые отнесены к девяти классам растительности: *Quercetea pubescentis*, *Festuco-Brometea*, *Sedo-Scleranthetea*, *Koelerio-Corynephoretea*, *Artemisietea vulgaris*, *Asplenietea trichomanis*, *Cisto-Micromerietea julianae*, *Thero-Brachypodietea*, *Pegano harmalae-Salsoletea vermiculatae*. Наибольшее распространение имеют *O. humifusa*, *O. engelmannii* var. *lindheimeri*. Все виды размножаются семенным и вегетативным способами. Текст иллюстрирован фотографиями видов и картами их распространения на территории полуострова.

Ключевые слова: распространение, типы растительности, инвазионные виды, особо охраняемые природные территории, Крымский полуостров

Благодарности: работа выполнена в рамках тем государственного задания (0829-2019-0028; 0829-2019-0037) «НБС – ННЦ».

Авторы благодарят Л. Э. Рыфф, П. Е. Евсеенкова, Ю. В. Корженевскую, А. О. Эмирсалиева и других коллег за предоставленные данные по находкам некоторых ценопопуляций опунций, а также О. Л. Мунтяна за помощь в подготовке картографического материала.

Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Для цитирования: Багрикова Н.А., Перминова Я.А. Характеристика и распространение натурализовавшихся в Крыму представителей рода *Opuntia* (Cactaceae). *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2022;183(3):149-160. DOI: 10.30901/2227-8834-2022-3-149-160

SYSTEMATICS, PHYLOGENY AND GEOGRAPHY OF CULTIVATED PLANTS AND THEIR WILD RELATIVES

Original article

DOI: 10.30901/2227-8834-2022-3-149-160

Characteristics and distribution of the *Opuntia* (Cactaceae) representatives naturalized in Crimea

Nataliya A. Bagrikova, Yana A. Perminova

Nikita Botanical Gardens – National Scientific Center of the Russian Academy of Sciences, Yalta, Russia

Corresponding author: Nataliya A. Bagrikova, nbagrik@mail.ru

Background. Representatives of the *Opuntia* Mill. genus (Cactaceae), growing in natural habitats in South and North Americas, Mexico, Western India, and the Galapagos Islands, are widely used as ornamental, food and medicinal plants in different regions of the world. Many species have naturalized, and at least 27 species (or 14%) are invasive plants, thus posing a threat to local species and plant diversity. The largest numbers of naturalized species were observed in Spain, South Africa, and Australia. Studying the distribution of *Opuntia* Mill. representatives over Crimea is relevant because eight naturalized representatives of the genus have already been found in the region.

Materials and methods. The information about *Opuntia engelmannii* Salm-Dyck var. *lindheimeri* (Engelm.) U. Guzman & Mandujano), *O. fragilis* (Nutt.) Haw., *O. humifusa* (Raf.) Raf., *O. macrorhiza* Engelm., *O. phaeacantha* Engelm. f. *rubra* Späth., *O. polyacantha* Haw., *O. tortispina* Engelm. & J.M. Bigelow, and *O. tunoidea* Gibbes is based on the research carried out in 2007–2021. Vegetation classification units were identified on the basis of geobotanical studies.

Results. General characteristics and distribution of eight *Opuntia* representatives in natural and cultigenic areas are presented. It has been established that prickly pears were originally planted intentionally in Crimea, but later they spread in anthropogenically disturbed and seminatural biotopes, assigned to nine classes of vegetation (*Quercetea pubescentis*, *Festuco-Brometea*, *Sedo-Scleranthetea*, *Koelerio-Corynephoretea*, *Artemisietea vulgaris*, *Asplenieta trichomanis*, *Cisto-Micromerietea julianae*, *Thero-Brachypodietea*, and *Pegano harmalae-Salsolitea vermiculatae*). *Opuntia humifusa* and *O. engelmannii* var. *lindheimeri* have the widest distribution in Crimea. All species reproduce by seeds and vegetatively. The text is illustrated with photographs of the species and schematic maps of their distribution over the Crimean Peninsula.

Keywords: distribution, types of vegetation, protected areas, invasive species, the Crimean Peninsula

Acknowledgements: these studies were carried out in the framework of the state task (themes 0829-2019-0037 and 0829-2019-0028) assigned to the Nikita Botanical Gardens – National Scientific Center of the RAS.

The authors are grateful to L. E. Ryff, P. E. Evseenkov, Yu. V. Korzhenevskaya, A. O. Emirsaliev and other colleagues for providing data on the findings of some cenopopulations of prickly pear as well as to O. L. Muntyan for his help in the preparation of the maps.

The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

For citation: Bagrikova N.A., Perminova Ya.A. Characteristics and distribution of the *Opuntia* (Cactaceae) representatives naturalized in Crimea. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2022;183(3):149-160. DOI: 10.30901/2227-8834-2022-3-149-160

Введение

Род *Opuntia* Mill. является одним из крупнейших в семействе Сactaceae Juss. Он включает, по данным разных авторов (Britton, Rose, 1919; Backeberg, 1977; Anderson, 2001; Griffith, Porter, 2009), от 90 до 250 видов, из которых, согласно базе данных The Plant List (<http://www.theplantlist.org>), признается 226 таксонов видового и внутривидового ранга, в том числе 191 вид. Для данного рода характерно значительное разнообразие гибридов, разновидностей, форм как в природе, так и в коллекциях. В естественных условиях опунции произрастают в Южной и Северной Америке, Мексике Западной Индии, на Галапагосских островах (Pinkava, 2003; Bulot, 2007; Majure, Ervin, 2008). Многие виды были интродуцированы и широко используются как декоративные, пищевые, лекарственные растения в Европе, Африке, Азии, Австралии, на Канарских островах (Dean, Milton, 2000; Frawley, 2007; Erre et al., 2009; Walters et al., 2011; Cindi, Jaca, 2016). До 2014 г. было установлено, что не менее 27 видов (или 14%) рода *Opuntia* являются инвазионными растениями в различных регионах земного шара (Novoa et al., 2015). К настоящему времени имеются данные об инвазии еще нескольких видов; наибольшее число натурализовавшихся представителей отмечено в Испании, Южной Африке и Австралии (Randall, 2017; Kaplan et al., 2017; Naydenova et al., 2019; Opuntioideae..., 2020).

На территории Российской Федерации натурализовавшиеся растения опунций отмечены на Черноморском побережье Кавказа, Северном Кавказе, в Нижнем Поволжье, на Крымском полуострове (Sagalaev, Pilipenko, 2007; Afanasiev, 2009; Byalt, 2012; Bagrikova, Ryff, 2014b; Bagrikova et al., 2021; <https://www.gbif.org>; <https://www.inaturalist.org>; <https://www.plantarium.ru>). Климатические условия Крыма, в частности южного побережья, подходят для культивирования опунций в открытом грунте. Они используются как перспективные виды для зеленого строительства, так как растения прекрасно размножаются вегетативным способом, образуют плотные группы, которые способствуют укреплению береговых склонов и выполняют противозерозионную функцию. Кроме того, растения отличаются необычностью форм, обильным цветением и яркой окраской спелых плодов.

Многоплановые исследования по интродукции и изучению представителей рода *Opuntia* на территории Крыма проводятся на базе одного из старейших научных учреждений – Никитского ботанического сада (НБС) (Belousova, Bagrikova, 1999; Gubanova, Belousova, 2003; Gubanova, 2007, 2008, 2012; Bagrikova, Ryff, 2014a, b; Bagrikova et al., 2014, 2020, 2021; Fateryga, Bagrikova, 2017; Bagrikova, Chichkanova, 2018), в котором собрана одна из богатейших коллекций суккулентов (Belousova, 1998; Plugatar et al., 2016).

Актуальность исследований по изучению распространения разных представителей рода на территории Крымского полуострова определена тем, что в последние годы отмечается неконтролируемый процесс введения в культуру видов, которые могут в будущем представлять угрозу биоразнообразию. До 2014 г. было известно о самовозобновлении четырех представителей рода *Opuntia* на территории Крыма. К настоящему времени установлено, что в регионе натурализовались не менее восьми таксонов видового и внутривидового ранга (Bagrikova, Ryff, 2014b; Bagrikova et al., 2021), а некоторые из них (*O. humifusa* (Raf.) Raf., *O. engelmannii* Salm-Dyck ex Engelm. var. *lindheimeri* (Engelm.) B.D. Parfitt & Pinkava,

O. phaeacantha Engelm. f. *rubra* Späth.) представляют угрозу для природных экосистем, так как активно внедряются в разные типы сообществ, в том числе на особо охраняемых природных территориях (Belousova, Bagrikova, 1999; Bagrikova, Ryff, 2014a; Bagrikova et al., 2014, 2020; Fateryga, Bagrikova, 2017; Bagrikova, 2018).

Цель работы – оценить современное состояние натурализовавшихся на территории Крымского полуострова представителей рода *Opuntia*, привести их общую характеристику и обобщить данные по распространению в разных типах растительных сообществ.

Материалы и методы

Объект исследований – натурализовавшиеся на территории Крымского полуострова представители рода *Opuntia* (рис. 1).

Опунции определяли по работам, касающимся систематики семейства Сactaceae (Britton, Rose, 1919; Zamyatin, 1958; Backeberg, 1977; Anderson, 2001; Pinkava, 2003), а также на основе анализа интернет-ресурсов (<http://opuntiaads.com>; <http://www.tropicos.org>). Номенклатура и объем таксонов приводится в соответствии с международными базами данных The Plant List (<http://www.theplantlist.org>), Catalogue of Life (<https://www.catalogueoflife.org>), Tropicos.org (<http://www.tropicos.org>), Plants of the World Online (<http://www.plantsoftheworldonline.org>). Названия растительных сообществ даны согласно синтаксисной растительности Европы (Mucina et al., 2016) и продромуса растительности Украины (Dubyna et al., 2019). Распространение опунций в природном и вторичном ареалах приведено на основании анализа литературных и интернет-источников, указанных далее по тексту.

Общая характеристика и современное распространение натурализовавшихся растений опунций на территории Крымского полуострова даны на основании собственных исследований, проведенных в 2007–2021 гг. в разных природных зонах, а также подтвержденных данных, приведенных в литературных источниках (Krainyuk, Ryff, 2019) и интернет-ресурсах (<https://www.gbif.org>; <https://www.inaturalist.org>; <https://www.plantarium.ru>).

Результаты и обсуждение

O. humifusa (Raf.) Raf.

В природном ареале опунции, рассматриваемые в рамках данного вида, распространены в Северной Америке от северной Мексики на север до Онтарио, Канады и на юге до островов Флорида-Кис (Majure et al., 2017). Имеет во многих регионах земного шара тенденцию к натурализации, произрастает в разных типах растительности, включая нарушенные и естественные травянистые и разреженные древесно-кустарниковые сообщества на каменистых местообитаниях. Во вторичном ареале вид является инвазионным не менее чем в десяти странах, в том числе на Пиренейском полуострове (в Испании и Португалии) (Gómez-Bellver, Sáez, 2017), в Италии (Wilhelm et al., 2019), Южной Африке, Франции, Хорватии, Швейцарии, Германии, Майями, Ботсване (Novoa et al., 2015; Randall, 2017), а также в Болгарии (Tashev, 2012; Naydenova et al., 2019). Натурализация вида отмечена на Украине (Ostapko, 2020; Rasevich et al., 2021), в Российской Федерации – на Черноморском побережье Кавказа, в том числе на мысе Пеная, южных отрогах Маркотхского хребта (Zernov, 2006; <https://www.plantarium.ru>; <https://www.inaturalist.org>) и на территории Крымского



Рис. 1. Общий вид натурализовавшихся в Крыму представителей рода *Opuntia* Mill.:

1а – *O. humifusa*, б – *O. mesacantha*; 2 – *O. engelmannii* var. *lindheimeri*, 3 – *O. macrorhiza*, 4 – *O. tortispina*; 5 – *O. polyacantha*; 6 – *O. tunoidea*; 7 – *O. phaeacantha* f. *rubra*; 8 – *O. fragilis*

Fig. 1. General view of the *Opuntia* Mill. taxa naturalized in Crimea:

1а – *O. humifusa*, б – *O. mesacantha*; 2 – *O. engelmannii* var. *lindheimeri*, 3 – *O. macrorhiza*, 4 – *O. tortispina*; 5 – *O. polyacantha*; 6 – *O. tunoidea*; 7 – *O. phaeacantha* f. *rubra*; 8 – *O. fragilis*

полуострова (Bagrikova, Ryff, 2014b; Bagrikova et al., 2014, 2021; Fateryga, Bagrikova, 2017; Krainyuk, Ryff, 2019; Zavalova et al., 2021).

Наиболее распространенный в Крыму, вид используется как декоративное растение с конца XIX в., встречается во всех природных зонах полуострова (рис. 2), в последние годы отмечено активное внедрение вида, в том числе в естественные ценозы.

Самовозобновляющиеся ценопопуляции произрастают на территории города федерального значения Севастополя: г. Инкерман (в р-не ГРЭС, на склонах Воловьев балки, 100 м н. у. м.), в Делагардовой балке (в том числе ООПТ «Максимова дача», 135 м), г. Балаклава (1*Кадык-ские высоты, (бывшее с. Кадыковка), 35–40 м; склоны гор *Таврос, 7–55 м; *Аскети (или Спилия), 155–320 м); окр. с. Оборонное (*гора Гасфорта, 190–217 м), окр. с. Черноречье (в том числе *гора Телеграфная, 20–40 м), окр. Тороповой дачи (хребет Каядес, гора Орта-Кая, 150–180 м); Чернореченский каньон, 115–120 м; урочище Батилиман и его окрестности (25–130 м); на территории Республики Крым: пгт Форос и его окрестности (10–15 м), *пос. Береговое (на территории бывшего имения Н.Я. Данилевского в Мшатке, 20–30 м), с. Нижняя Кутузовка (бывшее селение Шума, 160–170 м), окр. с. Ворон, 60–80 м, Междуречье, 185 м, в том числе ООПТ «Папайя-Кая», 160–215 м; пгт Новый Свет и его окрестности (в том числе *ООПТ «Новый Свет», 60–120 м; склоны горы Сандык-Кая, 95–260 м), г. Судак и его окрестности (в том числе *старое немецкое кладбище, 50 м; у Генуэзской крепости, 50–60 м; по дороге к Византийскому храму, 240 м; склоны гор Голая, 145 м, Харт-Кая, 130–140 м, Чиянчи,

340 м, Перчем, 450 м и др.); подножье п-ва Меганом в окр. оз. Бугаз, 30 м; пос. Курортное и его окрестности (в том числе Лисья бухта, 10 м; *ООПТ «Карадагский природный заповедник», 8–260 м), пос. Коктебель, 25–30 м; в степной зоне – у с. Каменка Первомайского р-на (старое немецкое кладбище селения Куллар-Кипчак, 30 м), окр. г. Саки (раскоп Кора-Тобе, 5 м), в предгорье – окр. с. Золотое Поле Кировского р-на (старое немецкое кладбище селения Цюрихталь, 120 м).

Во флоре Крымского полуострова вид включен в группу с первым инвазионным статусом (видов-трансформеров) (Bagrikova, Skurlatova 2021), так как растения выявлены в разных типах растительности, в некоторых из них преобразуют состав и структуру фитоценозов. Опунии произрастают в можжевеловых и фисташковых редколесьях, входящих в класс *Quercetea pubescentis* Döng-Kraft ex Scamoni et Passarge 1959, в сообществах петрофитных степей классов *Festuco-Brometea* Br.-Bl. et Tx. ex Soó 1947, *Sedo-Scleranthetea* Br.-Bl. 1955, *Koelerio-Corynephoretea* Klika in Klika et Novák 1941, формирующихся между скальными обнажениями верхнеюрских известняков на пологих или среднекрутых склонах с достаточно хорошо развитым почвенным покровом. В нарушенных сообществах отмечается значительное участие характерных видов класса *Artemisietea vulgaris*.

Растения *O. humifusa* (см. рис. 1.1а, 1.7) распростерты по поверхности почвы или приподнимаются на высоту 5–10, реже 20 см над ней, образуют дерновины (до 0,5–1,0 м). Сегменты (клатодии) от желто-зеленого до темно-зеленого цвета, от округлой до почти яйцевидной формы от 2,5 до 16,0 см длиной, 2,0–11,0 см шириной, 0,4–1,0 см толщиной, становятся морщинистыми зимой. Колючки (шипы), как правило, отсутствуют, иногда встречаются растения с 1–2 длинными до 6 см колючками, глохидии желто- или красно-коричневого цвета. Цветки желтые,

¹ * отмечены локалитеты, в которых ценопопуляции опунций занимают значительные площади, вид является трансформером полуприродных и естественных сообществ. В остальных местонахождениях отмечены единичные особи или небольшие группы растений опунции.

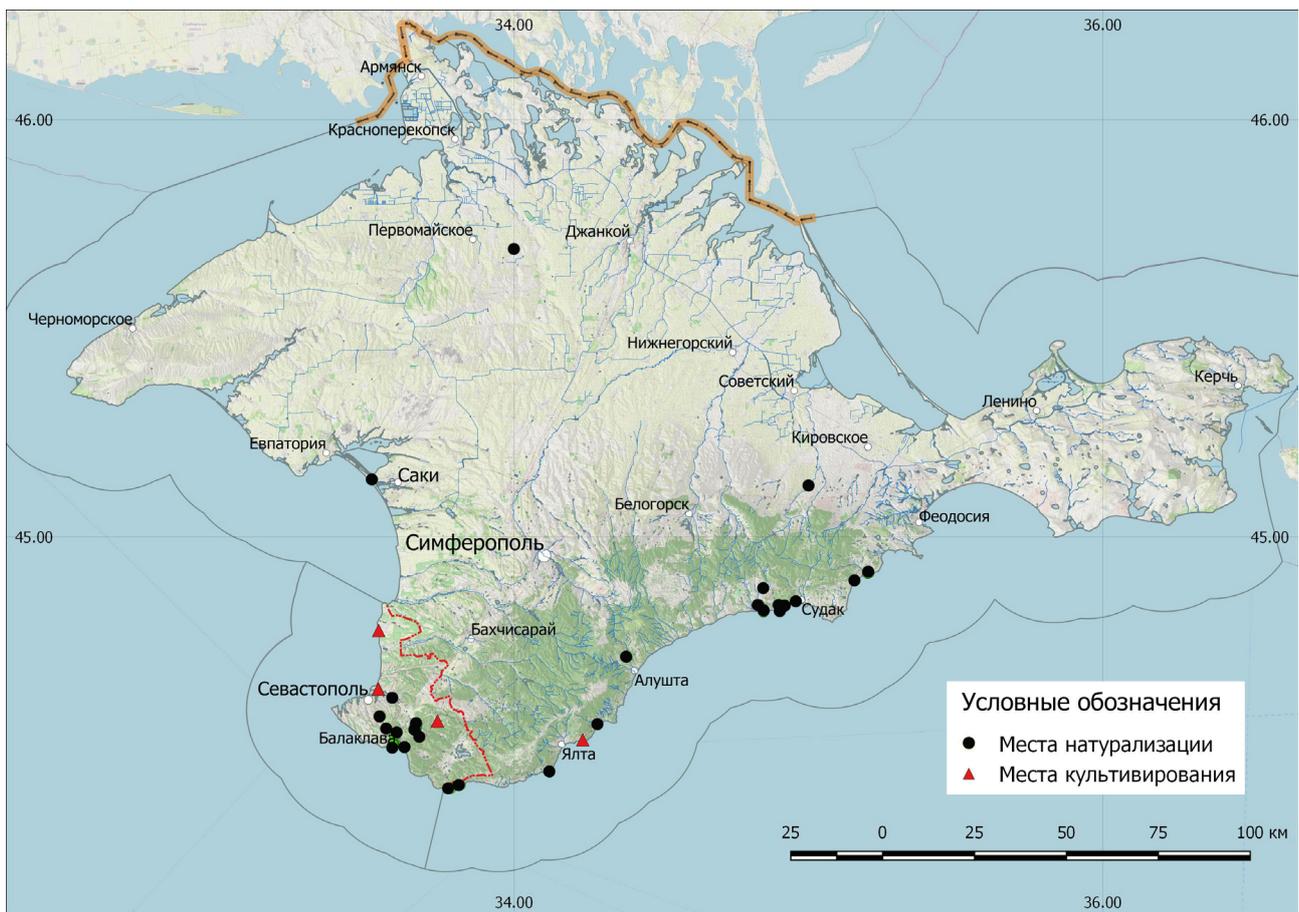


Рис. 2. Распространение культурных и натурализовавшихся растений *Opuntia humifusa* (Raf.) Raf. на территории Крымского полуострова

Fig. 2. Distribution of cultivated and naturalized plants of *Opuntia humifusa* (Raf.) Raf. over the Crimean Peninsula

ярко-желтые или лимонно-желтые. Плоды на растениях многочисленны (до 15 на один сегмент), созревают в сентябре-октябре, недозрелые плоды могут оставаться на растениях до начала следующего вегетационного периода. Поверхность плодов гладкая, голая, пурпурная или розово-красная, в ареолах много желто-коричневых или коричневых глохидий. Мякоть отличается более светлой окраской, сочная, вкус кисло-сладкий, приятный. Плоды (1,8–5,8 см длиной и 0,7–2,3 см в диаметре) резко суженные в основании, варьируют по форме от почти округло-грушевидных до удлинённо-кеглевидных, но на одном растении форма плода достаточно стабильна, что свидетельствует о генетической детерминированности этого признака. Размеры кладодиев и плодов зависят как от наследственных особенностей, так и от условий произрастания, и могут значительно изменяться. В разреженных древесно-кустарниковых или высоко-разнотравно-злаковых степных сообществах кладодии, плоды более удлиненной формы, чем у растений, произрастающих на открытых каменистых местообитаниях. Количество семян на один плод – от 13 до 43, в среднем до 25. Семена дисковидные, 3,8–5,0 мм в диаметре, с относительно узким (до 1,1 мм) и ровным ободком. Семенная кожура серо-желтого цвета, поверхность матовая (Bagrikova et al., 2021b). На горе Телеграфная в 2014, 2019 г. среди зарослей *O. humifusa* отмечены экземпляры опунций с единичными колючками из ареолов в верхней части сегментов, по описанию близких к тетраплоиду *O. mesacantha* Raf. subsp. *mesacantha* (Gómez-Bellve, Sáez, 2017; Majure et al., 2012, 2017) или *O. pollardii* Britton &

Rose, которые согласно Plants of the World Online (<http://www.plantsoftheworldonline.org>) приводятся как синонимы *O. mesacantha* Raf.

Таким образом, натурализовавшиеся в разных сообществах растения отличаются по размерам, форме кладодиев и плодов, вид чаще отмечается на южном побережье от Севастополя до Коктебеля, где наибольшее распространение имеет в юго-западной части на территории г. Севастополь и в юго-восточном Крыму в районе от Морского до Судака, редко – в степной и предгорной зонах в створе высот от 5 до 450 м н. у. м. На особо охраняемых природных территориях Крыма самовосстанавливающиеся растения отмечены в «Карадагском природном заповеднике» (Fateruga, Bagrikova, 2017), заказниках «Новый Свет», «Папайя-Кая», природном парке «Максимова дача».

O. engelmannii Salm-Dyck ex Engelm. var. *lindheimeri* (Engelm.) B.D. Parfitt & Pinkava

В природном ареале произрастает на территории США (юго-запад Луизианы, Техас) (Backeberg, 1977). Во вторичном ареале натурализовавшиеся растения отмечены в Италии (Celesti-Grapow et al., 2010), в том числе в травянистых сообществах на каменистых местообитаниях, а также в составе пушистодубовых и смешанных пушистодубово-сосновых редколесий в провинции Болзано (Gómez-Bellver, Sáez, 2017). В Австралии, Южной Африке, Намибии, Испании (Novoa et al., 2015; Randall, 2017), Болгарии (Naydenova et al., 2019) к инвазионному виду относят *O. engelmannii* Salm-Dyck ex Engelm., который от-

личается от описанной нами разновидности *O. engelmannii* var. *lindheimeri* (Bagrikova, Ryff, 2014a, Bagrikova et al., 2021).

На основании проведенных нами исследований установлено, что в различных растительных сообществах южного побережья Крыма (от Фороса до Малореченского) (рис. 3) самовозобновляется *O. engelmannii* var. *lindheimeri* (Bagrikova, Chichkanova, 2018; Bagrikova et al., 2020, 2021), которая приводится в литературных или интернет-источниках под названием *O. lindheimeri* Engelm. (Bagrikova, Ryff, 2014a) или *O. engelmannii* (Byalt, 2012; Yena, 2012; <https://www.plantarium.ru>).

сток побережья между пос. Солнечногорское и Малореченское» (городской округ Алушта), на ООПТ «Мыс Фиолент» (Севастополь), в составе можжевельников редколесий (класс *Quercetea pubescentis*) и на каменисто-щебнистых склонах в составе кустарниковых зарослей средиземноморского типа (*Cisto-Micromerietea julianae* Oberdorfer 1954) с участием отдельных экземпляров низкорослых деревьев и кустарников, петрофитно-степных сообществ (*Festuco-Brometea*), кальцефобного эфемеретума (*Koelerio-Corynephoretea*), а также дериватных группировок средиземноморского класса *Thero-Brachypodietea* Br.-Bl. ex O. de Bolòs y Vayreda 1950. Натурализовавшиеся ра-

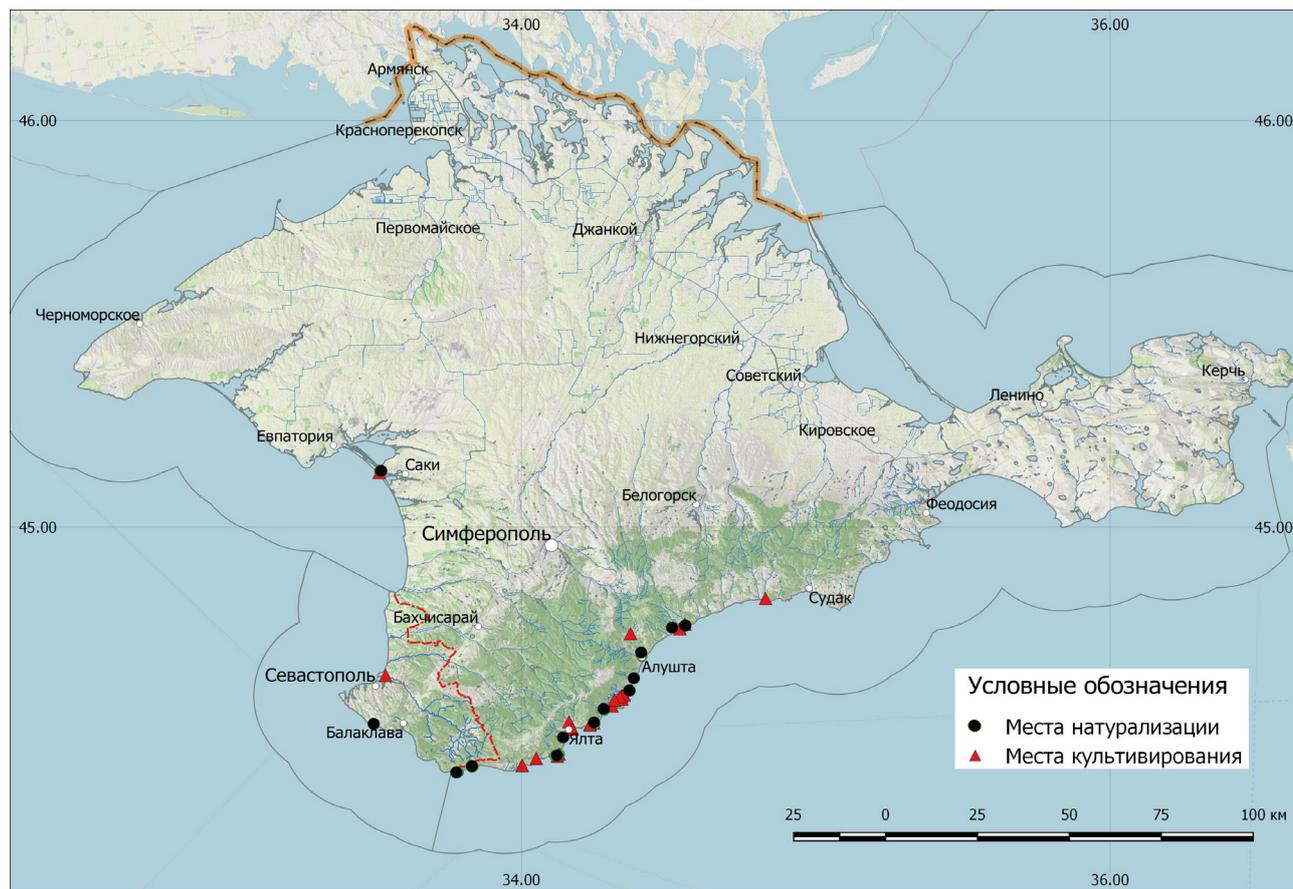


Рис. 3. Распространение культурных и натурализовавшихся растений *Opuntia engelmannii* Salm-Dyck ex Engelm. var. *lindheimeri* (Engelm.) B.D. Parfitt & Pinkava на территории Крымского полуострова

Fig. 3. Distribution of cultivated and naturalized plants of *Opuntia engelmannii* Salm-Dyck ex Engelm. var. *lindheimeri* (Engelm.) B.D. Parfitt & Pinkava over the Crimean Peninsula

Самая крупная популяция произрастает на приморских склонах на ООПТ *«Мыс Плака» (пос. Утес, городской округ Алушта) на высоте 10–30 м н. у. м., где растения опунции являются трансформерами естественных сообществ (см. рис. 1.2), в том числе относящихся к хазмофитным группировкам классов *Asplenietea trichomanis* (Br.-Bl. in Meier et Br.-Bl. 1934) Oberdorfer 1977 и *Koelerio-Corynephoretea*. Растения опунций, проявляющие инвазионную активность, отмечены на территориях МДЦ «Артек» (между лагерями «Прибрежный» и «Морской»), ООПТ «Мыс Мартыан» (пгт Никита, 20–170 м н. у. м.), в парке Харакс, 30–40 м н. у. м. (пгт Гаспра), отдельные одичавшие экземпляры или небольшие группы – в Гурзуфе, в парке сан. «Меллас» (пгт Форос), на горе Ай-Никола, входящей в ООПТ «Ялтинский горно-лесной природный заповедник» (пос. Ореанда), на приморских склонах ООПТ «Уча-

стения отмечены также в степной зоне полуострова – в окр. г. Саки (раскоп Кора-Тобе, 5 м) в составе нарушенных степных сообществ с доминированием растений рода *Artemisia* (*Festuco-Brometea*) и синантропных группировок (*Artemisietea vulgaris*). Поэтому в «черном списке» флоры Крыма вид включен в группу с первым инвазионным статусом (Bagrikova, Skurlatova 2021).

Растения *O. engelmannii* var. *lindheimeri* (см. рис. 1.2) крупные, 0,5–0,7 м высотой, куртины 1–2 м в диаметре, могут образовывать заросли. Сегменты плоские, 17–30 см длиной, 15–20 см шириной, 0,7–1,0 см толщиной, от яйцевидной или ромбовидной формы до удлинённых, от желто-зеленых до сине-зеленых. Глохидии 1–2 мм длиной, желтые или зеленовато-коричневые с красноватым (ржавым) оттенком. Колючки (от 1 до 3–5) крепкие, иногда слегка изогнутые, расположены почти по всему

сегменту. Окраска колючек в основании красно-коричневая, выше – янтарно-желтая до лимонно-желтой на кончике. Цветки крупные, ярко-, темно- или оранжево-желтые. Плоды многочисленные, в среднем 5–7 шт. на сегмент, реже до 10–13, созревают в октябре – ноябре. Окраска поверхности плодов коричневато-бордовая или темно-красно-бордовая; мякоти – бордово-пурпурная. Плоды мягкие, сочные, слегка волокнистые, кисло-сладкие, приятные на вкус. В разных ценопопуляциях в Крыму плоды варьируют по размерам (3,5–8,5 см длиной, 2,2–4,5 см в диаметре) и форме (от почти округлых до грушевидных, но чаще бывают овальными или бочонкообразными с закругленным основанием). Семян много (от 90 до 265 на плод), мелкие (3,2–4,3 мм в диаметре), семенная кожура кремово-светло-серого цвета, зародыш выделяется более темной окраской, поверхность матовая (Bagrikova, Ryff, 2014a; Bagrikova, Chichkanova, 2018; Bagrikova et al., 2021).

Таким образом, натурализовавшиеся в разных сообществах растения *O. engelmannii* var. *lindheimeri* отличаются по размерам, форме кладодиев и плодов, в основном распространены на южном побережье полуострова, наиболее крупные ценопопуляции выявлены в центральной части Южного берега Крыма (ЮБК) (от Фороса до Партенита). На особо охраняемых природных территориях Крыма отмечены в природных заповедниках «Мыс Мартьян» (Bagrikova, Chichkanova, 2018; Bagrikova et al., 2020), «Ялтинский горно-лесной», заказнике «Мыс Фиолент», памятниках природы «Мыс Плака», «Участок побережья между пос. Солнечногорское и Малореченское».

Остальные представители рода в Крыму имеют локальное распространение.

***O. macrorhiza* Engelm.**

В природном ареале произрастает на территории США (Миссури, Канзас, до Техаса) (Backeberg, 1977). В Крыму локальная ценопопуляция в Гурзуфе, на территории МДЦ «Артек», на приморском склоне между комплексами лагерей «Морской» и «Прибрежный» (Bagrikova, Ryff, 2014b) занимает незначительную по размеру площадь, где растения опунции произрастают на каменных обнажениях глинистых сланцев таврической серии в створе высот от 5 до 15 м н. у. м., на склонах крутизной 5–10°. Естественная растительность представляет собой сочетание кустарниковых зарослей средиземноморского типа (*Cisto-Micromerietea julianae*) с участием отдельных экземпляров низкорослых древесных видов, фрагментов кальцефобного эфемеретума (*Koelerio-Corynephorotea*) и петрофитных степных сообществ (*Festuco-Brometea*). Единичные самовозобновляющиеся особи выявлены на мысе Ай-Годор, на приморских склонах в границах санатория «Днепр» (пгт Гаспра). Вполне вероятно, что растения данного вида или гибридные формы произрастают на горе Таврос в Балаклаве вместе с растениями других видов опунций, описание которых приводится ниже.

Так же как *O. humifusa*, растения *O. macrorhiza* (см. рис. 1.3) приподнимаются над поверхностью почвы, формируют дерновины шириной до 1,0 м, сегменты голубовато-зеленого цвета, округлой или овальной формы, до 10 см длиной, 7 см шириной, около 1 см толщиной, матовые, часто морщинистые, ареолы довольно крупные, с многочисленными глохидиями от желтого до красно-коричневого цвета. Колючки числом до 4-х – до 2,5 см длиной, светло-серые, в основании коричневые, как правило расположены в верхней трети сегмента, лепестки,

тычиночные нити и рыльце пестика лимонно-желтого или желтого цвета. Плоды многочисленные (до 6–10 шт. на сегмент), отличаются незначительным количеством глохидий, грушевидные, по размерам (2,0–5,0 см длиной и 1,2–2,2 см в диаметре) и форме имеют большое сходство с плодами *O. humifusa*, созревают в сентябре – октябре, недозрелые плоды могут оставаться на растениях до начала следующего вегетационного периода. Поверхность плодов красная или розово-красная, мякоть светлая, достаточно плотная по консистенции, сладкая по вкусу. Количество семян на один плод – от 20 до 40, в среднем – 25. Семена дисковидно-округлые, 4,1 мм в диаметре, семенная кожура серо-желто-коричневатого цвета, поверхность матовая (Bagrikova et al., 2021).

В смешанных группах с *O. humifusa* в Балаклаве, на склонах горы *Таврос, высотах Кая-Баш в створе высот от 5 до 55 м н. у. м. на каменных террасированных склонах в травянистых сообществах, представляющих дериватные или базальные группировки разных классов растительности (*Festuco-Brometea*, *Koelerio-Corynephorotea* и др.) отмечены популяции *O. tortispina* и *O. polyacantha* (Bagrikova, Ryff, 2014b), характеристика которых приводится далее по тексту.

***O. tortispina* Engelm. & J.M. Bigelow**

В природном ареале вид произрастает на территории США (Backeberg, 1977). Во вторичном ареале натурализация вида, который приводится под названиями *O. cymochila* Engelm. & J.M. Bigel., *O. tortispina* var. *cymochila* (Engelm. & J.M. Bigel.) Backeb., *O. tortispina*, отмечена на территории Российской Федерации в Нижнем Поволжье (<https://www.gbif.org>), в том числе в Харабалинском районе, где растения высаживались в начале XX в. для закрепления астраханских песков (Sagalaev, Pilipenko, 2007; Afanasiev, 2009; Byalt, 2012).

Натурализовавшиеся в Крыму растения *O. tortispina*, как правило, распростерты, характерно активное нарастание побегов в горизонтальной плоскости (см. рис. 1.4), произрастают одиночно или группами, образуя плоскости, зимой побеги сильно полегают, летом немного приподнимаются. Сегменты – от круглой до яйцевидной формы, 5,0–8,5 см длиной и 5,0–8,0 см шириной, темно-зеленого цвета, зимой сильно сморщенные. Ареолы – с большим количеством относительно длинных желто-коричневых глохидий. От 2 до 4 колючек расположено в верхней половине сегмента. Колючки светло-коричневые, более темные или почти черные в основании, 3,5–7,5 см длиной. Цветки желтые. Плоды относительно немногочисленные (от 4 до 8 шт. на сегмент), красного или красно-бордового цвета, сочные, достаточно мясистые, при полном созревании в сентябре – октябре консистенция рыхлая, более темной красно-фиолетовой окраски, по вкусу сладкие, ближе к нейтральному. На поверхности плодов хорошо развиты ареолы с большим количеством глохидий. По форме плоды грушевидно-бочонкообразные, так же как у *O. humifusa* и *O. macrorhiza* небольшие – 2,4–4,8 см длиной и 1,1–1,8 см в диаметре, содержат от 17 до 44 семян, но отличаются от плодов этих видов по форме и цвету. Ободок плода в верхней части чаще всего закругленный. Семена дисковидные, 4,3–6,5 мм в диаметре, с неровной поверхностью и извилистым краем, по размерам крупнее, чем у *O. macrorhiza*. Ободок шире чем у *O. humifusa* и *O. macrorhiza*, но уже (до 2,6 мм) чем у *O. polyacantha* и *O. phaeacantha*. Семенная кожура серо-желтого цвета, поверхность матовая (Bagrikova et al., 2021).

***O. polyacantha* Haw.**

В природном ареале произрастает в США, Северной Мексике (Backeberg, 1977). Во вторичном ареале натурализовавшиеся растения отмечены в травянистых сообществах порядка *Festucetalia valesiacae* в провинции Болзано в Италии (Gómez-Bellver, Sáez, 2017), статус чужеродного вида имеет в Австралии, Канаде, Чехии (Randall, 2017).

В Крыму растения *O. polyacantha* (см. рис. 1.5) прямостояче-распростертые, высотой до 0,3–0,4 м, произрастают одиночно или небольшими группами. Сегменты зеленого цвета, округлой формы, 10–12 см, относительно толстые (до 0,9–1,2 см). Верхняя часть сегмента покрыта длинными светлыми (с розоватым оттенком) колючками, которые в основании имеют розово-коричневый цвет, кончик – темно-коричневый цвет. В ареолах расположено до 2-3 крупных (до 3,5–6,0 см длиной) и 3-4 коротких (до 1,0–1,5 см длиной) колючек, глосидии зеленого или желто-коричневого цвета. Плоды немногочисленные, до 6 шт. на сегмент, от бочонкообразной до округлой формы, закругленные в основании, ободок плода в верхней части заостренный; розово-красного или оранжево-красного цвета, сочные; мякоть плотная, относительно вязкая, при полном созревании в сентябре – октябре становится относительно рыхлой, сладкая по вкусу, имеет более светлую окраску по сравнению с поверхностью плода. В каждом плоде

***O. tunoidea* Gibbes**

Согласно базам данных (<http://www.theplantlist.org>; <http://www.plantsoftheworldonline.org>), является признанным таксоном, тогда как в Catalogue of Life (<https://www.catalogueoflife.org>) приводится как синоним *O. stricta* var. *dillenii* (Ker Gawl.) L.D. Benson. В некоторых источниках (Briton, Rose, 2019; <http://opuntiads.com>) отмечается сходство *O. tunoidea* с *O. dillenii* (Ker Gawl.) Haw. и *O. bentonii* Griffiths. Но культивируемые и натурализовавшиеся в Крыму растения отличаются от вышеприведенных таксонов по общей характеристике и распространению, как в природном ареале, так и за его пределами.

В природном ареале произрастает на территории США, на побережье в Южной Каролине (<http://opuntiads.com>; Holmes, 2016, <http://www.plantsoftheworldonline.org>). В культуре на территории ЮБК от Фороса до Малореченского встречается достаточно часто, редко – в окрестностях полуострова Меганом на юго-востоке Крыма (рис. 4). В некоторых из этих локалитетов отмечены единичные самовозобновляющиеся растения, тогда как на приморских склонах среди растений *O. engelmannii* var. *lindheimeri* (Bagrikova, Ryff, 2014b) в парке Харакс (пгт Гаспра), на мысе Плака, в составе сообществ, относящихся к классам *Koelerio-Corynephereetea*, *Cisto-Micromerietea julianae*, *Thero-Brachypodietea*, выявлено наибольшее количество натурализовавшихся растений.

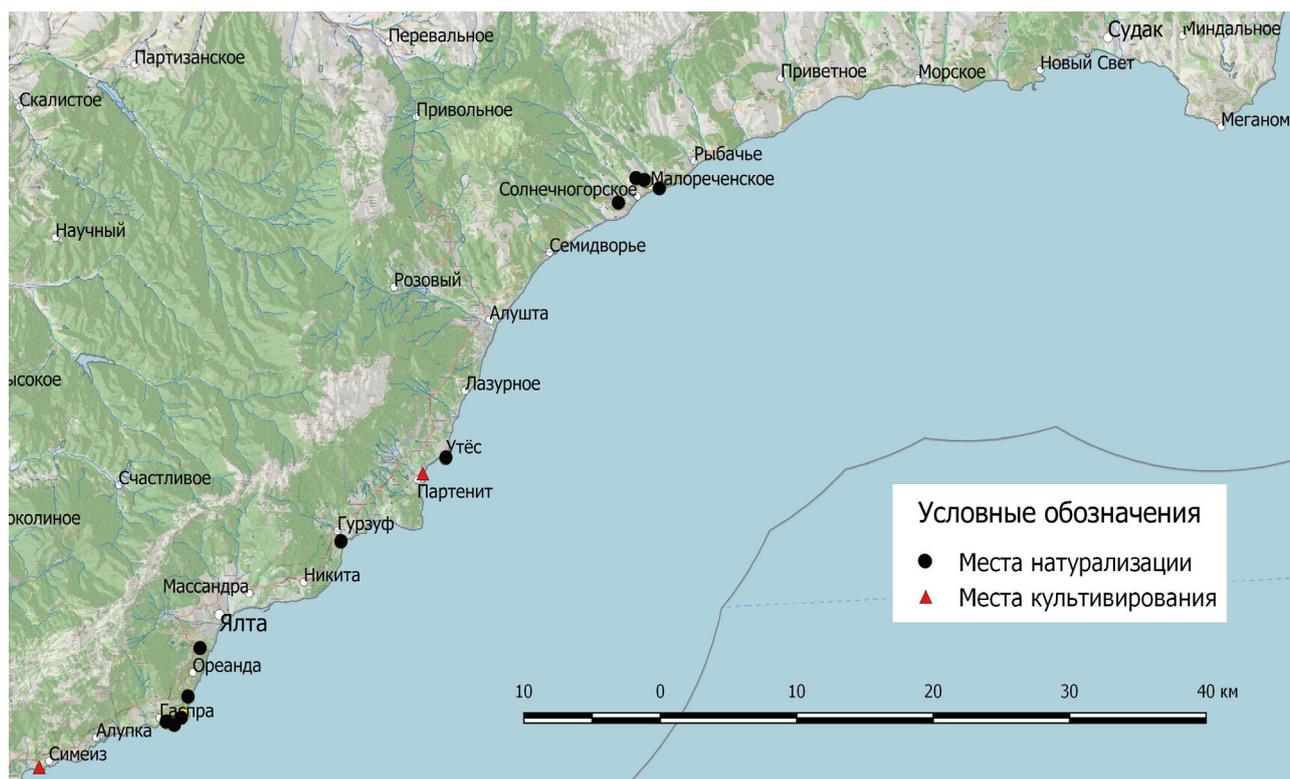


Рис. 4. Распространение культурных и натурализовавшихся растений *Opuntia tunoidea* Gibbes на Южном берегу Крыма

Fig. 4. Distribution of cultivated and naturalized plants of *Opuntia tunoidea* Gibbes on the southern coast of Crimea

содержится от 26 до 70, в среднем 25 семян. Семена дисковидные, с неровной поверхностью и извилистым краем, 3,6–5,7 мм в диаметре, при ширине ободка до 2,8 мм. Семенная кожура желто-кремового цвета с розоватым оттенком, поверхность матовая (Bagrikova et al., 2021).

Растения *O. tunoidea* (см. рис. 1.6) крупные, до 0,7–1,2 м в высоту и 1,0–1,2 м в диаметре, могут образовывать заросли из нескольких экземпляров. Сегменты светло- или сизо-зеленого цвета, от продолговатой до овальной формы, до 30 см длиной, 25 см шириной. Колючек в ареале 1-2, они часто одиночные, распределены прак-

тически по всему сегменту, но чаще в верхней части, лимонно- или соломенно-желтого цвета. Глохидии такого же цвета, многочисленные, длинные (1,0–1,5 см). Цветки светло-желтые или желтые. Плоды многочисленные, до 9–15 шт. на сегмент, красновато-пурпурного цвета, грушевидной формы, 5,8 см длиной, 3,5 см в диаметре, при полном созревании диаметр более 4,0 см, пупок слегка вдавленный или имеет почти ровную поверхность. Плоды чаще всего не успевают созреть до окончания вегетации и остаются на растении до следующего вегетационного сезона. Мякоть более темной пурпурной окраски, сочная, волокнистая, кисло-сладкая на вкус. Семена мелкие, 3,9–4,0 мм, но отличаются более волнистой поверхностью, а также более узким (0,3–1,0 мм) по сравнению с *O. engelmannii* var. *lindheimeri* ободком. Семенная кожура желто-серого цвета, зародыш – кремово-зеленовато-серого цвета, поверхность матовая (Bagrikova et al., 2021).

O. phaeacantha Engelm. f. *rubra* Späth.

В природном ареале вид *O. phaeacantha* произрастает на территории США (Техас до Аризоны), Северной Мексики (Чихуахуа), тогда как многочисленные разновидности отмечаются в других штатах США (Backeberg, 1977). Во вторичном ареале является инвазионным видом в Австралии, Испании, Италии, Австрии (Novoa et al., 2015; Randall, 2017), натурализовавшиеся растения отмечены также в Чехии, Словакии (Medvecká et al., 2012; Ryšek et al., 2012). В Италии вид произрастает на каменистых местообитаниях, сложенных вулканическими и порфириновыми породами, в том числе на скалах (Gómez-Bellver, Sáez, 2017).

На территории Крыма натурализовавшиеся растения красноцветковой формы *O. phaeacantha* имеют локальное распространение: в окр. пос. Курортное (городской округ Феодосия), в том числе на ООПТ «Карадагский природный заповедник», где отмечается в монодоминантных или смешанных группах с *O. humifusa* (Bagrikova, Ryff, 2014b; Fateryga, Bagrikova, 2017) в разных типах растительности (см. рис. 1а): в сообществах петрофитных степей (*Festuco-Brometea*), полупустынных кустарниковых группировок бедлендов (*Pegano harmalae-Salsolatea vermiculatae*) с участием отдельных элементов осыпей (*Thlaspietea rotundifolii* Br.-Bl. 1948) и сообществ приморских клифов (*Onosmo polyphyllae-Ptilostemonetalia* Kozhenevsky 1990), является трансформером в фисташковых редколесьях. В «черном списке» флоры Крыма вид имеет переходный статус – от инвазионного вида (второй статус) к виду-трансформеру (первый статус) (Bagrikova, Skurlatova 2021), так как растения в некоторых типах растительности преобразуют состав и структуру фитоценозов.

Растения красноцветковой формы *O. phaeacantha* (рис. 1.7) прямостояче-распростертые, до 0,3–0,5 м высоты, до 2,5 м ширины, произрастают одиночно или группами, образуя дернину. Сегменты от сизо-зеленого до темно-зеленого цвета, округло-яйцевидной формы, до 20–25 см длиной, 7–20 см шириной. Длинными (до 6 см) серо-коричневыми колючками в количестве от 2 до 4 шт. покрыты верхние 2/3 сегмента. В основании колючки часто темно- или красно-коричневые. В ареолах большое количество длинных глохидий зеленовато-коричневого цвета. Цветки красные. Плоды относительно многочисленные, до 7–10 шт. на сегмент, от красно-пурпурного до пурпурного цвета, сочные, консистенция более темная, при полном созревании рыхлая, сладкая по вкусу, по форме от обратнаяйцевидных до бочонкообразных. Количе-

ство семян на один плод составляет в среднем до 50, но варьирует значительно от 21 до 89. Семена дисковидно-удлиненные, с неровной поверхностью и извилистым краем, достаточно крупные (до 5,6–6,8 мм в диаметре), с широким ободком (до 2,8 мм). Семенная кожура серо-желтого цвета, поверхность матовая (Bagrikova et al., 2021).

O. fragilis (Nutt.) Haw.

В природном ареале распространены в Британской Колумбии и США (Вашингтон, Орегон до Аризоны и северо-запад Техаса) (Backeberg, 1977). Во вторичном ареале натурализация вида отмечена в Крыму (Protodorova, Shevera, 2014), вместе с двумя другими видами опунций (*O. humifusa*, *O. engelmannii*) растения *O. fragilis* описаны в петрофитных сообществах с участием единичных и низкорослых деревьев и кустарников в Болгарии (Naydenova et al., 2019).

На территории Крымского полуострова самовозобновляющиеся ценопопуляции имеют локальное распространение – на ЮБК, на мысе Ай-Тодор: у Ай-Тодорского маяка, а также на территории санатория «Днепр» в парке Харакс (пгт Гаспра), где занимают значительные площади, произрастая на бровках обрывов и на крутых приморских каменистых склонах, образуя дериватные и базальные группировки в составе травянистых сообществ, относящихся к классам *Koelerio-Corynephoretea*, *Cisto-Micromerietea julianae* с участием единичных экземпляров кустарников и деревьев, в том числе *Juniperus excelsa*, *Pistacia mutica*. Поэтому в «черном списке» флоры Крыма вид включен в группу «видов-трансформеров» (Bagrikova, Skurlatova 2021). В этих же сообществах отмечено значительное число растений *O. engelmannii* var. *lindheimeri*, *O. tunoidea*, единично – *O. humifusa*, *O. macrorrhiza*.

Растения *O. fragilis* (см. рис. 1.8) стелющиеся, высотой до 10,0 см, образуют дерновины до 0,5–0,8 м в диаметре. Сегменты округло- или удлиненно-цилиндрической формы, слегка уплощенные, от 2,5 до 6,5 см длиной, 1,5–2,5 см в диаметре, в основном темно-зеленого цвета, легко отделяются друг от друга. Колючки, числом от 3 до 6, до 2,5–3,5 см длиной, серо-коричневого цвета, часто светлые сверху, глохидии желтовато-коричневые цвета; цветки до 7 см в диаметре, лепестки бледно- или лимонно-желтые, иногда красные в основании, тычиночные нити красные, рыльце пестика зеленое. Плоды светло-серо- или желтоватого цвета, сухие, с очень колючими короткими шипиками, несъедобные, 1,5 см длиной, 0,9 см в диаметре. В одном плоде – от 4 до 14 плотно прилегающих друг к другу семян. Семена плоские, округлой или слегка продолговатой формы, с неровной поверхностью и искривленными краями. Отличаются от семян всех натурализовавшихся в Крыму опунций самыми крупными размерами, до 7,2 мм в диаметре. Семенная кожура светло-желтого цвета, поверхность матовая (Bagrikova et al., 2021).

Заключение

В результате проведенных исследований установлено, что в Крыму разные виды опунций были изначально намеренно посажены, но позже хорошо адаптировались, распространились в антропогенно нарушенных и естественных биотопах. Виды размножаются семенным и вегетативными способами, представлены самовозобновляющимися и увеличивающимися популяциями, активно внедряются в разные типы сообществ, которые отнесе-

ны к девяти классам растительности (*Quercetea pubescentis*, *Festuco-Brometea*, *Sedo-Scleranthetea*, *Koelerio-Corynephoretea*, *Artemisietea vulgaris*, *Asplenieta trichomanis*, *Cisto-Micromerietea julianae*, *Thero-Brachypodietea*, *Pegano harmalae-Salsoletea vermiculatae*).

Наибольшее распространение на территории Крымского полуострова имеют два представителя рода: *Opuntia humifusa* и *O. engelmannii* var. *lindheimeri*, которые отнесены к видам-трансформерам, так как не только внедряются в естественные сообщества, но и в отдельных локалитетах, вытесняя аборигенные виды, занимают доминирующее положение. Остальные представители рода встречаются локально, занимают небольшие по площади территории, в основном на приморских склонах Южного берега Крыма. Но такие виды, как *O. fragilis*, красноцветковая форма *O. phaeacantha*, также представляют угрозу биоразнообразию естественных биотопов, образуя монодоминантные группировки.

Приведенная общая характеристика натурализовавшихся представителей рода *Opuntia*, данные по качественным и количественным параметрам, распространению подтверждают и дополняют сведения, приведенные в литературных и интернет-источниках.

References / Литература

- Afanasyev V.E. About methods of immigration of new species into the flora of the Astrakhan region. *Vestnik of Astrakhan State Technical University*. 2009;1(48):89-91. [in Russian] (Афанасьев В.Е. О способах иммиграции новых видов во флору Астраханской области. *Вестник Астраханского государственного технического университета*. 2009;1(48):89-91).
- Anderson E.F. The cactus family. Portland, OR: Timber Press; 2001.
- Backeberg C. Das Kakteen lexicon. Enumeratio diagnostica Cactacearum. Jena: Magnus Poser; 1977. [in German]
- Bagrikova N.A., Bondareva L.V., Ryff L.E. Distribution peculiarities of *Opuntia humifusa* (Raf.) Raf. in Sevastopol. *Works of the State Nikita Botanical Gardens*. 2014;139:32-46. [in Russian] (Багрикова Н.А., Бондарева Л.В., Рыфф Л.Э. Особенности распространения *Opuntia humifusa* (Raf.) Raf. на территории г. Севастополя. *Сборник научных трудов Государственного Никитского ботанического сада*. 2014;139:32-46).
- Bagrikova N.A., Chichkanova E.S. About some morphological and morphometric features of *Opuntia engelmannii* subsp. *lindheimeri* (Cactaceae), naturalised in the "Cape Martyan" Nature Reserve (Crimea). *Nature Conservation Research*. 2018;3(Suppl 2):54-65. [in Russian] (Багрикова Н.А., Чичканова Е.С. О некоторых морфологических и морфометрических особенностях *Opuntia engelmannii* subsp. *lindheimeri* (Cactaceae), натурализовавшейся в природном заповеднике «Мыс Мартыан» (Крым). *Nature Conservation Research. Заповедная наука*. 2018;3(Suppl 2):54-65). DOI: 10.24189/ncr.2018.066
- Bagrikova N.A., Perminova Ya.A., Chichkanova E.S. Features of growth and development of *Opuntia engelmannii* var. *lindheimeri* (Cactaceae) in the South coast of Crimea. *Science of the South of Russia*. 2020;16(4):63-72. [in Russian] (Багрикова Н.А., Перминова Я.А., Чичканова Е.С. Особенности роста и развития *Opuntia engelmannii* var. *lindheimeri* (Cactaceae) в условиях Южного берега Крыма. *Наука Юга России*. 2020;16(4):63-72). DOI: 10.7868/S25000640200407
- Bagrikova N.A., Ryff L.E. Invasive species of *Opuntia lindheimeri* Engelm. in South Crimea. *Works of the State Nikita Botanical Gardens*. 2014a;139:47-66. [in Russian] (Багрикова Н.А., Рыфф Л.Э. Инвазионный вид *Opuntia lindheimeri* Engelm. в Южном Крыму. *Сборник научных трудов Государственного Никитского ботанического сада*. 2014а;139:47-66).
- Bagrikova N.A., Ryff L.E. On the naturalisation of representatives of the genus *Opuntia* Mill. in the territory of the Crimean Peninsula. In: *VI Botanical Readings in Memory of J.K. Pachozki: Proceedings of the International Scientific Conference; Kherson, Ukraine, 19–22.05.2014*. Kherson; 2014b. p.19–21. [in Russian] (Багрикова Н.А., Рыфф Л.Э. О натурализации представителей рода *Opuntia* Mill. на территории Крымского полуострова. В кн.: *VI ботаничні читання пам'яті Й.К. Пачоського: матер. міжнарод. наук. конф.; Херсон, Україна; 19–22.05.2014 г.*). Херсон; 2014b. С.19-21).
- Bagrikova N.A., Ryff L.E., Chichkanova E.S., Perminova Ya.A. Features of fruits and seeds of *Opuntia* (Cactaceae) species naturalized in Crimea. *Botanicheskii zhurnal = Botanical Journal*. 2021;(10):1002-1015. [in Russian] (Багрикова Н.А., Рыфф Л.Э., Чичканова Е.С., Перминова Я.А. Характеристика плодов и семян натурализовавшихся в Крыму представителей рода *Opuntia* (Cactaceae). *Ботанический журнал*. 2021;106(10):1002-1015). DOI: 10.31857/S0006813621100033
- Bagrikova N.A., Skurlatova M.V. The materials to the "Black Book" of the flora of the Crimean Peninsula. *Russian Journal of Biological Invasions*. 2021;12(3):244-257. DOI: 10.1134/S2075111721030036
- Belousova O.V. Introduction of species of the genus *Opuntia* Mill. in the Nikitsky Botanical Garden. *Succulents / Bilingual*. 1998;(1):8-10. [in Russian] (Белоусова О.В. Интродукция видов рода *Opuntia* Mill. в Никитском ботаническом саду. *Суккуленты / bilingual*. 1998;(1):8-10).
- Belousova O.V., Bagrikova N.A. Naturalization of *Opuntia* (Tournef.) Mill. in the central southern coast of Crimea. *Introduction of Plants*. 1999;(3-4):33-37. [in Russian] (Белоусова О.В., Багрикова Н.А. Натурализация *Opuntia* (Tournef.) Mill. в центральном Южном берегу Крыма. *Интродукция растений*. 1999;(3-4):33-37).
- Britton N.L., Rose J.N. The Cactaceae Juss.: descriptions and illustrations of plants of the cactus family. Washington, DC: Carnegie Institution of Washington; 1919.
- Bulot L.J. Les espèces d'*Opuntia* (Cactaceae) naturalisées dans la haute vallée de l'Allier (Haute-Loire). *Bulletin de l'Association Botanique Digitalis*. 2007;6:50-53. [in French]
- Byalt V.V. *Opuntia* Mill. In: *Conspectus florum of Eastern Europe. Vol. 1*. St. Petersburg; Moscow: КМК; 2012. p.198-200. [in Russian] (Бялт В.В. *Opuntia* Mill. В кн.: *Конспект флоры Восточной Европы. Т. 1*. Санкт-Петербург; Москва: КМК; 2012. С.198-200).
- Catalogue of Life: [site]. Available from: <https://www.catalogueoflife.org/> [accessed June 15, 2021].
- Celesti-Grappow L., Pretto F., Carli E., Blasi C. (eds). Flora vascolare alloctona e invasiva delle regioni d'Italia. Roma: Casa Editrice Università La Sapienza; 2010. [in Italian]
- Cindi D.D., Jaca T.P. First record of *Opuntia pubescens* H.L. Wendland ex Pfeiffer, 1835 naturalised in South Africa. *BioInvasions Records*. 2016;5(4):213-219. DOI: 10.3391/bir.2016.5.4.04
- Dean W.R.J., Milton S.J. Directed dispersal of *Opuntia* species in the Karoo, South Africa: Are crows the responsible

- agents. *Journal of Arid Environments*. 2000;45(4):305-314. DOI: 10.1006/jare.2000.0652
- Dubyna D.V., Dzyuba T.P., Emelyanova S.M., Bagrikova N.O., Borisova O.V., Borsukevich L.M. et al. Prodrum of vegetation of Ukraine. Kyiv: Naukova dumka; 2019. [in Ukrainian] (Дубина Д.В., Дзюба Т.П., Емельянова С.М., Багрикова Н.О., Борисова О.В., Борсукевич Л.М. и др. Продромус рослинності України. Киев: Наукова думка; 2019).
- Erre P., Chessa I., Nieddu G. Jones P.G. Diversity and spatial distribution of *Opuntia* spp. in the Mediterranean Basin. *Journal of Arid Environments*. 2009;73(12):1058-1066. DOI: 10.1016/j.jaridenv.2009.05.010
- Fateryga V.A., Bagrikova N.A. Invasion of *Opuntia humifusa* и *O. phaeacantha* (Cactaceae) into plant communities of the Karadag Nature Reserve. *Nature Conservation Research*. 2017;2(4):26-39. DOI: 10.24189/ncr.2017.011
- Frawley J. Prickly pear land: Transnational networks in settler Australia. *Australian Historical Studies*. 2007;38(130):323-338.
- GBIF. Global Biodiversity Information Facilit: [site]. Available from: <https://www.gbif.org/> [accessed June 17, 2021].
- Gómez-Bellver C., Sáez L. *Opuntia humifusa* complex in northeastern Iberian Peninsula. *Orsis*. 2017;31:21-30. DOI: 10.5565/rev/orsis.41
- Griffith M.P., Porter J.M. Phylogeny of Opuntioideae (Cactaceae). *International Journal of Plant Sciences*. 2009;170(1):107-116. DOI: 10.1086/593048
- Gubanova T.B. Comparative characteristics of low-temperature resistance in stem and leaves succulents. *Works of the State Nikita Botanical Gardens*. 2008;129:22-36. [in Russian] (Губанова Т.Б. Сравнительная характеристика низкотемпературной устойчивости стеблевых и листовых суккулентов. *Сборник научных трудов Государственного Никитского ботанического сада*. 2008;129:22-36).
- Gubanova T.B. Some aspects of low-temperature adaptation of stem and leaf succulents. *Scientific Notes of VI. Vernadsky Taurida National University. Series: Biology, Chemistry*. 2007;20(3):24-31. [in Russian] (Губанова Т.Б. Аспекты низкотемпературной адаптации стеблевых и листовых суккулентов. *Ученые записки Таврического национального университета им. В.И. Вернадского. Серия «Биология, химия»*. 2007;20(3):24-31).
- Gubanova T.B. The influence of the temperature factor on the winter hardiness of succulents in the conditions of the southern coast of Crimea. *News of the Askania-Nova Biosphere Reserve*. 2012;14:63-67. [in Russian] (Губанова Т.Б. Влияние температурного фактора на зимостойкость суккулентов в условиях Южного берега Крыма. *Вісті Біосферного заповідника «Асканія-Нова»*. 2012;14:63-67).
- Gubanova T.B., Belousova O.V. Physiological aspects of frost resistance of species of the genus *Opuntia* Mill. *News of Askania-Nova Biosphere Reserve*. 2003;5:104-109. [in Russian] (Губанова Т.Б., Белоусова О.В. Физиологические аспекты морозостойкости видов рода *Opuntia* Mill. *Вісті біосферного заповідника «Асканія-Нова»*. 2003;5:104-109).
- Holmes K. Morphological and ecological characterization of *Opuntia* Miller on the coast of South Carolina. *All Theses*. 2016:2466. Available from: https://tigerprints.clemson.edu/all_theses/2466 [accessed June 17, 2021].
- iNaturalist: [сайт]. URL: <https://www.inaturalist.org/> [дата обращения: 15.06.2021].
- Kaplan H., Wilson J.R.U., Klein H., Henderson L., Zimmermann H.G., Manyama P. et al. A proposed national strategic framework for the management of Cactaceae in South Africa. *Bothalia*. 2017;47(2):a2149. DOI: 10.4102/abc.v47i2.2149
- Krainyuk E.S., Ryff L.E. Flora of Nature Reserve "Papaya-Kaya" on the South-East of the Crimea. *Scientific Notes of the "Cape Martyan" Nature Reserve*. 2019;(10):81-105. [in Russian] (Крайнюк Е.С., Рыфф Л.Э. Флора природного заказника «Папая-Кая» в юго-восточном Крыму. *Научные записки природного заповедника «Мыс Мартыан»*. 2019;(10):81-105).
- Majure L.C., Ervin G.N. The opuntias of Mississippi. *Haseltonia*. 2008;14:111-126. DOI: 10.2985/1070-0048-14.111
- Majure L.C., Judd W.S., Soltis P.S., Soltis D.E. Taxonomic revision of the *Opuntia humifusa* complex (Opuntieae: Cactaceae) of the eastern United States. *Phytotaxa*. 2017;290(1):1-65. DOI: 10.11646/phytotaxa.290.1
- Majure L. C., Puente R., Griffith M.P., Judd W., Soltis D., Soltis P.S. Phylogeny of *Opuntia* s.s. (Cactaceae): Clade delineation, geographic origins, and reticulate evolution. *American Journal of Botany*. 2012;99(5):847-864.
- Medvecká J., Kliment J., Májeková J., Halada L., Zaliberová M., Gojdičová E. et al. Inventory of the alien flora of Slovakia. *Preslia*. 2012;4:257-309.
- Mucina L., Bültmann H., Dierßen K., Theurillat J.P., Raus T., Čarni A. et al. Vegetation of Europe: hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities. *Applied Vegetation Science*. 2016;19(Suppl 1):3-264. DOI: 10.1111/avsc.12257
- Naydenova T., Vladimirov V., Bancheva S. Contribution to the knowledge of naturalised *Opuntia* species (Cactaceae) in the Bulgarian flora. *Phytologia Balcanica*. 2019;25(1):39-46.
- Novoa A., Le Roux J.J., Robertson M.P., Wilson J.R.U., Richardson D.M. Introduced and invasive cactus species: a global review. *AoB PLANTS*. 2015;7:plu078. DOI: 10.1093/aobpla/plu078
- Opuntia Web: [site]. Available from: <http://opuntiads.com> [accessed Mar. 15, 2021].
- Opuntoid cacti *Austrocylindropuntia*, *Cylindropuntia* and *Opuntia* species: Restricted invasive plant. The State of Queensland, Department of Agriculture and Fisheries, 2020. Available from: https://www.daf.qld.gov.au/_data/assets/pdf_file/0008/383822/opuntoid-cacti.pdf [accessed Jan. 20, 2022].
- Ostapko V.M. Escape in the wild of *Opuntia humifusa* (Raf.) Raf. in Donbass. *Industrial Botany*. 2020;20(3):76-81. [in Russian] (Остапко В.М. Дичание *Opuntia humifusa* (Raf.) Raf. в Донбассе. *Промышленная ботаника*. 2020;20(3):76-81).
- Pinkava D.J. *Opuntia* Miller. In: *Flora of North America*. Vol. 4. 2003. p.123-148. Available from: <http://beta.flora-northamerica.org/Opuntia> [accessed Apr. 17, 2021].
- Plantarium: [site]. URL: <https://www.plantarium.ru/> [дата обращения: 10.05. 2021].
- Plants of the World Online. Kew Royal Botanic Gardens: [site]. Available from: <http://www.plantsoftheworldonline.org/> [accessed Apr. 20, 2021].
- Plugar Yu.V., Goncharova O.I., Chichkanova E.S., Golovneva Ye. Ye. Devoted to 20th anniversary of Cactus Gallery in Nikita Botanical Gardens. *Bulletin of the State Nikita botanical gardens*. 2016;(119):88-95. [in Russian] (Плугатарь Ю.В., Гончарова О.И., Чичканова Е.С., Головнёва Е.Е. К 20-летию юбилею кактусовой оранжереи в Никитском ботаническом саду. *Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада*. 2016;(119):88-95).
- Protopopova V.V., Shevera M.V. Ergasiophytes of the Ukrainian flora. *Biodiversity. Research and Conservation*. 2014;35:31-46. DOI: 10.2478/biorc-2014-0018

- Pyšek P., Danihelka J., Sádlo J., Chrtek J.Jr., Chytrý M., Jarošík V. et al. Catalogue of alien plants of the Czech Republic (2nd edition): Checklist update, taxonomic diversity and invasion patterns (2nd edition). *Preslia*. 2012;84(2):155-255.
- Randall R.P. A global compendium of weeds. 3rd ed. Perth; 2017.
- Rasevich V.V., Didukh Ya.P., Daciuk V.V., Boiko G.V. Dispersal of *Opuntia humifusa* (Cactaceae) in the continental part of Ukraine. *Ukrainian Botanical Journal*. 2021;78(1):62-68. [in Ukrainian] (Расевич В.В., Дідух Я.П., Дацюк В.В., Бойко Г.В. Поширення *Opuntia humifusa* (Cactaceae) на території континентальної України. *Український ботанічний журнал*. 2021;78(1):62-68). DOI: 10.15407/ukrbotj78.01.062
- Sagalaev V.A., Pilipenko V.N. *Opuntia cymochila* Engelm. et Bigel. (Cactaceae) in the Astrakhan Trans-Volga region (*Opuntia cymochila* Engelm. et Bigel. (Cactaceae) v astrakhanskom Zavolzhye). In: *Biosystems, Biomonitoring, Education, Health: Proceedings of the Scientific and Practical Conference; Volgograd, April 2006 (Biosistemy, biomonitoring, obrazovaniye, zdorovye: Materialy nauchno-prakticheskoy konferentsii; Volgograd, aprel 2006 g.)*. Volgograd: Peremena; 2007. p.52-54. [in Russian] (Сагалаев В.А., Пилипенко В.Н. *Opuntia cymochila* Engelm. et Bigel. (Cactaceae) в астраханском Заволжье. В кн.: *Биосистемы, биомониторинг, образование, здоровье: Материалы научно-практической конференции; Волгоград, апрель 2006 г.* Волгоград: Перемена; 2007. С.52-54).
- Tashev A. Characteristics of the *Opuntia humifusa* (Cactaceae) locality in the Harmanli district, South Bulgaria. *Phytologica Balcanica*. 2012; 18(1): 11-16.
- The Plant List. A working list of all plant species: [site]. Available from: <http://www.theplantlist.org/> [accessed Mar. 17, 2021].
- Tropicos.org. Missouri Botanical Garden: [site]. Available from: <http://www.tropicos.org> [accessed Feb. , 2021].
- Walters M., Figueiredo E., Crouch N.R., Winter P.J.D., Smith G.F., Zimmermann H.G. et al. Naturalised and invasive succulents of Southern Africa. *ABC Taxa*. 2011;11:1-346.
- Wilhelm Th., Fink M., Guiggi A. Die Gattung *Opuntia* in Südtirol (Provinz Bozen, Italien). *Gredleriana*. 2019;19:15-33. [in German] DOI: 10.5281/zenodo.3565285
- Yena A.V. The natural flora of the Crimean Peninsula: a monograph (Prirodnaya flora Krymskogo poluostrova: monografiya). Simferopol: N. Orianda; 2012. [in Russian] (Ена А.В. Природная флора Крымского полуострова: монография. Симферополь: Н. Орианда; 2012).
- Zamyatnin B.N. Family 73. Cacti – Cactaceae Lindl. (Kaktusovyye – Cactaceae Lindl.) In: S.Ya. Sokolov (ed.). *Trees and Shrubs of the USSR. Vol. 4*. Moscow; Leningrad: USSR Academy of Sciences; 1958. p.857-879. [in Russian] (Замятнин Б.Н. Сем. 73. Кактусовые – Cactaceae Lindl. В кн.: *Деревья и кустарники СССР / под ред. С.Я. Соколова*. Москва; Ленинград: АН СССР; 1958. С:857-879).
- Zavialova L.V., Kucher O.O., Shevera M.V., Protopopova V.V., Ryff L.E. Plant invasions in Ukraine. *Environmental and Socio-Economic Studies*. 2021;9(4):1-13. DOI: 10.2478/envi-ron-2021-0020
- Zernov A.S. Flora of the Northwest Caucasus (Flora Severo-Zapadnogo Kavkaza). Moscow: KMK; 2006. [in Russian] (Зернов А.С. Флора Северо-Западного Кавказа. Москва: КМК; 2006).

Информация об авторах:

Наталья Александровна Багрикова, доктор биологических наук, главный научный сотрудник, Никитский ботанический сад – Национальный научный центр РАН, 298648 Россия, Республика Крым, Ялта, пгт Никита, Никитский спуск, 52, nbagriko@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-2305-4146>

Яна Альвидасовна Перминова, младший научный сотрудник, Никитский ботанический сад – Национальный научный центр РАН, 298648 Россия, Республика Крым, Ялта, пгт Никита, Никитский спуск, 52, yana240866@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0003-1501-079X>

Information about the authors

Nataliya A. Bagrikova, Dr. Sci. (Biology), Chief Researcher, Nikita Botanical Gardens – National Scientific Center of the RAS, 52 Nikitsky Spusk, Nikita, Yalta, Republic of Crimea 298648, Russia, nbagriko@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-2305-4146>

Yana A. Perminova, Associate Researcher, Nikita Botanical Gardens – National Scientific Center of the RAS, 52 Nikitsky Spusk, Nikita, Yalta, Republic of Crimea 298648, yana240866@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0003-1501-079X>

Вклад авторов: Багрикова Н.А. – планирование работ и анализ данных, полевые и геоботанические описания, написание обзора и редактирование текста, подготовка фотоматериалов и картосхем; Перминова Я.А. – полевые исследования, обработка данных, подготовка списка литературы.

Contribution of the authors: N.A. Bagrikova: research planning and data analysis, field and geobotanical research, writing and editing the review, photos and maps; Ya.A. Perminova: field research, data analysis, references.

Конфликт интересов: авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Conflict of interests: the authors declare no conflicts of interests.

Статья поступила в редакцию 02.07.2021; одобрена после рецензирования 14.02.2022; принята к публикации 06.09.2022
The article was submitted on 02.07.2021; approved after reviewing on 14.02.2022; accepted for publication on 06.09.2022