УДК 582.661.56:581.524.2(477.75)

ОСОБЕННОСТИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ *OPUNTIA HUMIFUSA* (RAF.) RAF. НА ТЕРРИТОРИИ Г. СЕВАСТОПОЛЯ

Н.А. БАГРИКОВА[1], Л.В. БОНДАРЕВА[2], Л.Э. РЫФФ[1]

[1]Никитский ботанический сад – Национальный научный центр, г. Ялта
[2]Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского, г. Севастополь

В статье представлены данные о распространении *Opuntia humifusa* (Raf.) Raf. на административной территории г. Севастополя, описано восемь локалитетов. Дана характеристика морфологических параметров растений и некоторых биологических особенностей. Анализ современного состояния популяций, описание различных сообществ с участием опунции позволили установить для нее наивысший статус натурализации и отнести ее к видам-трансформерам. Установлено, что вид успешно самовозобновляется вегетативным и семенным способом и имеет тенденцию к дальнейшему расселению.

Ключевые слова: *инвазионные виды, Opuntia humifusa, Севастополь, Крымский полуостров*.

Введение

Одно их излюбленных растений в ландшафтной архитектуре – *Opuntia humifusa* (Raf.) Raf. входит в группу кактусов американского происхождения, охраняемых в естественных условиях обитания на родине [42, 54], но имеющих во многих районах Земного шара выраженную тенденцию к одичанию. На сегодняшний день имеются сведения о широком распространении этого вида опунции в Австралии и Южной Африке. В Европе *O. humifusa* в качестве инвазионного вида указана для Испании, Италии, Франции, Хорватии, Швейцарии, Германии, Болгарии [57, 58]. На территории Российской Федерации одичание вида отмечено на Северо-Западном Кавказе [22, 23, 34, 35] и в Крыму [1 – 2, 5 – 6, 10, 13, 14, 24, 25, 27, 31, 37, 40, 41 и др.]. Для Севастопольского региона сведения о натурализовавшихся популяциях опунции распростертой приведены в единичных публикациях [5 – 8, 10, 27, 40] и на интернет-сайтах [15, 32].

На территории Крымского полуострова *O. humifusa* была введена в культуру Никитским ботаническим садом в первые годы его существования – в начале XIX столетия [1, 5 – 7 и др.]. Эколого-биологические особенности, определившие успешность её интродукции, привели к тому, что за двухсотлетний период *O. humifusa* стала опасным чужеродным видом в крымской флоре [5, 6]. Она является одним из самых распространенных видов кактусов в Крыму и, будучи эргазиофитом по способу заноса и агриофитом по степени натурализации [4], зачастую проявляет свойства вида-трансформера [5].

На сегодняшний день биологические инвазии признаны одним из факторов сокращения видового разнообразия [12, 16 и др.], и изучение этой проблемы весьма актуально. В то же время, распространение и характер влияния на коренные фитоценозы популяций *O. humifusa* в регионе Севастополя практически не исследованы. Всесторонний анализ особенностей распространения и стратегии вида будет способствовать разработке научно обоснованных рекомендаций по использованию и контролю численности этого инвазионного вида в границах города.

Объекты и методы исследования

Территория г. Севастополя находится в юго-западной части Крымского полуострова, его общая площадь 107,96 тыс. га. Регион отличается разнообразием геологических, геоморфологических, гидрографических и климатических условий.

Здесь представлены различные литолого-стратиграфические комплексы, охватывающие период от раннего мезозоя до неогена и включающие осадочные и вулканогенные образования [33]. Рельеф изобилует балками, глубокими долинами и каньонами (Чернореченский, Сухореченский и др.) [21]. Согласно агроклиматическому районированию [11] Севастопольский регион располагается в семи климатических районах, которые в целом характеризуются засушливым, умеренно жарким климатом с мягкой зимой. В то же время наблюдаются значительные различия в климате прибрежной полосы, межгорных котловин, низкогорных и среднегорных территорий, обусловленные прежде всего высотой над уровнем моря и позицией местности по отношению к господствующим ветрам, что определяет температурный режим и характер распределения осадков. Почвенный покров представлен несколькими генетическими типами почв: коричневыми, дерново-карбонатными, бурыми горно-лесными, лугово-коричневыми, луговыми, аллювиальными. Наибольшее распространение имеет карбонатный подтип коричневых почв сухих лесов и кустарников [19, 28].

В соответствии со схемой ботанико-географического районирования территория, на которой проводились исследования, относится к Севастопольскому району Горнокрымского округа [18], в растительном покрове которого преобладают низкоствольные леса и шибляки из *Carpinus orientalis* Mill. с участием *Quercus pubescens* Willd. и *Q. petraea* Liebl. (58% территории) в сочетании с травянистыми растительными группировками – степями и саванноидами. Редколесья из *Juniperus excelsa* M. Bieb. занимают 8,5% территории и образуют самые крупные массивы в Крыму, что определяет специфику района [18, 33]. Кроме этого, встречаются леса и редколесья с доминированием *Fraxinus excelsior* L., *Pinus brutia* Ten. и *Pistacia mutica* Fisch. et C.A. Mey. Распределение растительного покрова носит четко выраженный поясной характер [33]. В пределах селитебной зоны растительность значительно антропогенно преобразована. Для территории изучаемого региона приводятся сообщества следующих классов растительности эколого-флористической классификации: *Quercetea pubescenti-petraeae* (Oberdorfer 1948) Jakucs 1960, *Festuco-Brometea* Br.-Bl. et R. Tx. in Br.-Bl. 1949, *Thero-Salicornietea* R. Tx. in R. Tx. et Oberdorfer 1958, *Festuco-Puccinellietea* Soó 1968, *Juncetea maritimi* Br.-Bl. (1931) 1952, *Asteretea tripolii* Westhoff et Beeftink 1962 in Beeftink 1962, *Bolboschoenetea maritimi* Hejny in Holub et al. 1967, *Phragmito-Magnocaricetea* Klika in Klika et Novak 1941, *Crithmo-Limonietea* Br.-Bl. 1947, *Cakiletea maritimae* Tx. et Preising 1950, *Stellarietea media* R. Tx., Lohmeyer et Preising in R. Tx. ex von Rochow 1951, *Plantaginetea majoris* Tx. et Preising in Tx. 1950, *Artemisietea vulgaris* Lohmeyer, Preising et R. Tx. in R. Tx. 1950, *Onosmato polyphyllae-Ptilostemonetea echinocephali* Korzhenevsky 1990 [3, 9, 17, 36, 38, 49].

В пределах г. Севастополя стыкуются ландшафты Предгорья, Главной гряды и Южного берега Крыма и, по представлениям Г.Е. Гришанкова, выражены четыре из пяти природных зон Горного Крыма: предгорная (три пояса), горная (три пояса), горных лугов яйл (один пояс) и южнобережная полусубтропическая (один пояс) [33]. В результате антропогенного воздействия современные ландшафты Севастополя характеризуются сложным сочетанием естественных слабо преобразованных, конструктивных и производных ландшафтов. Территория отличается высоким ландшафтным разнообразием, здесь выделено 56 типов местности [33].

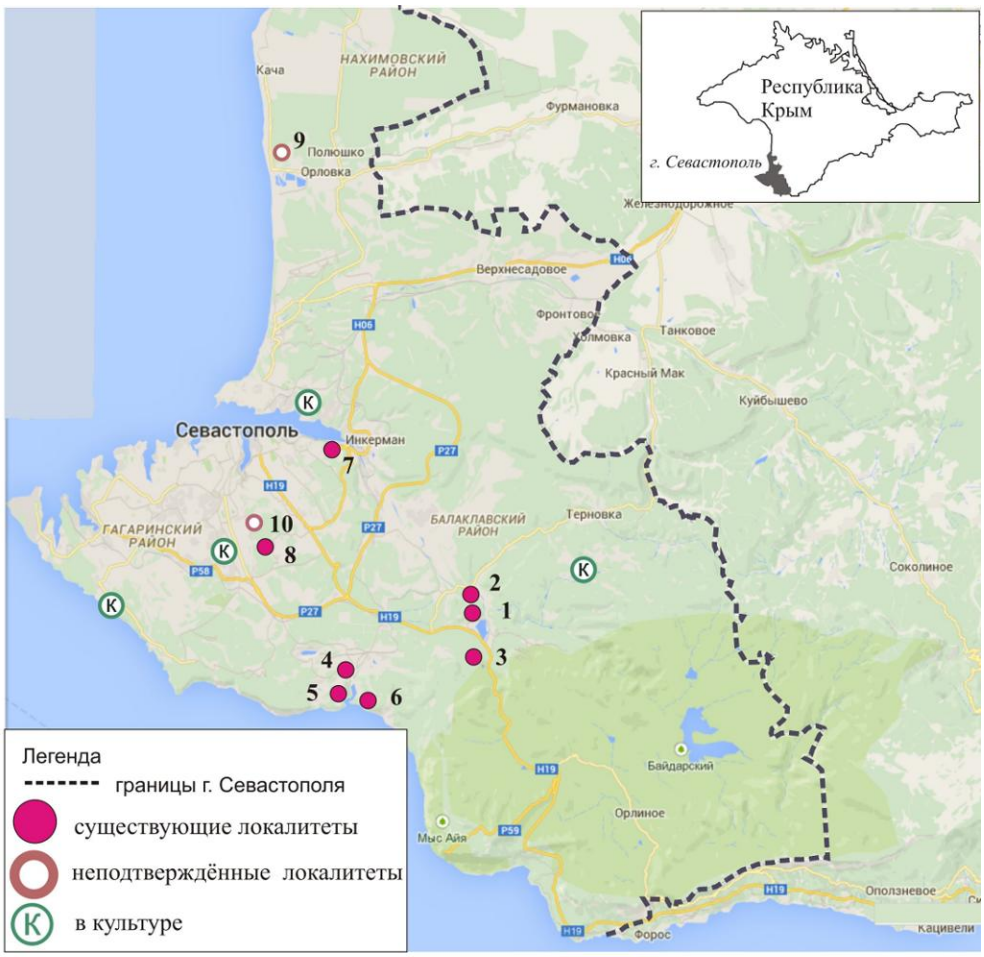
Изучение характера распространения *O. humifusa* в Севастопольском регионе проведено в ходе маршрутных исследований в 2012 – 2014 гг. В каждом локалитете были выявлены площадь, занимаемая ценопопуляцией опунции, количество куртин, морфологические особенности растений, способ возобновления. Описаны основные характеристики биотопа (высота над уровнем моря, крутизна и экспозиция склона, тип

почвы, фитоценоз). Геоботаническое обследование проводилось с позиций эколого-флористического подхода Ж. Браун-Бланке [30, 45]. Единицы растительности устанавливались на основе выполненных авторами геоботанических описаний в соответствии с существующей классификацией растительности Крыма [9, 26, 49] и Европы [56]. Названия синтаксонов приведены по современным требованиям фитосоциологической номенклатуры [61]. Наименования таксонов даны согласно чеклисту флоры Крыма [20].

Фотографии выполнены цифровыми фотокамерами Sony DSC-H1, Sony DSC-H7, Sony DSC-HX200. Собранные гербарные образцы переданы в Гербарий НБС-ННЦ (YALT), живые растения сохраняются в коллекции суккулентов Никитского ботанического сада.

Результаты и обсуждение

В результате проведенных исследований в Севастопольском регионе описано восемь различных по площади локалитетов *O. humifusa*, расположение которых представлено на карте-схеме (рис. 1). Литературные сведения о произрастании опунции в окрестностях с. Орловка [40] и устные указания о находках опунции в балке Сарандинаки подтвердить в результате проведенных нами полевых исследований не удалось.



1 – гора Гасфорта; 2 – гора Телеграфная; 3 – хребет Орта-Кая, 4 – Кадыкойские высоты; 5 – гора Таврос; 6 – гора Аскети; 7 – балка Георгиевская; 8 – балка Хомутовая; 9 – пос. Орловка; 10 – балка Сарандинаки

Рис. 1 Карта-схема распространения *Opuntia humifusa* в регионе Севастополя

Основные характеристики биотопов и ценопопуляций опунции распростертой в разных локалитетах г. Севастополя приведены в таблице 1.

Таблица 1

Характеристика локалитетов *Opuntia humifusa* (Raf.) Raf. в административных границах г. Севастополя

Локалитет (1)	**1**	**2**	**3**	**4**	**5**	**6**	**7**	**8**
Общее проективное покрытие растительности, %	50 – 90	35 – 70	70 – 75	50 – 90	40 – 90	40 – 90	40 – 60	50 – 80
Проективное покрытие опунции, %	10 – 40	10 – 60	5 – 30	40 – 75	30 – 50	25 – 30	5 – 10	<5
Кол-во куртин в локалитете (2)	+++	+++	+	+++	+++	+	+	+
Характер возобновления (3)	v,s	v,s	v,s	v,s	v,s	v	v	v
Характеристика плодоношения (4)	о	о	с–о	о	о	с	с	с
Характеристика биотопа								
Площадь локалитета, м^2	5000	7000	1 – 30	3000 – 5000	От 1 до 1000	10	100	5
Крутизна склона, град	0 – 20	10 – 35	0 – 10	20	25	10	0 – 5	0 – 5
Экспозиция склона, град	135	100, 180 – 200	15 – 20	90	150	180	10	180
Высота н.у.м., м	205 – 210	30 – 45	185	49	20 – 50	318	85	125
Почвы (5)	К, ЮИ	К, ЮИ	К, ЮИ	К, ЮИ	К, ЮИ	К, К	К, СИ	К, СИ
Класс растительности (6)	*Q.pub.-petr. Art.v. K.-Cor.*	*Q.pub.-petr., F.-Br. K.-Cor.*	*Q.pub.-petr. F.-Br. K.-Cor.*	*F.-Br. K.-Cor.*	*Q.pub.-petr. F.-Br. K.-Cor.*	*Q.pub.-petr.*	*F.-Br. K.-Cor.*	*F.-Br. Art.v.*
Современные антропогенные воздействия (7)	В, З, НР	НР	НР, П, Р	П, В, З	З, С	Р, З, П	Р ?	В, Р
Историческое использование участка	+	+	?	+	+	?	+	+

Примечания. **1**. Местоположение локалитетов: 1 – гора Гасфорта; 2 – гора Телеграфная (сс. Хмельницкое х Черноречье); 3 – хребет Орта-Кая, «Торопова дача»; 4 – Кадыкойские высоты, 5 – гора Таврос; 6 – гора Аскети (Балаклава); 7 – Георгиевская (Крымская) балка; 8 – балка Хомутовая, «Максимова дача» (Севастополь).
2. Кол-во куртин в локалитете: + единичные (1-5); ++ – многочисленные (6-50); +++ – более 50 куртин.
3. Характер возобновления: v – вегетативное; s – семенное.
4. Характеристика плодоношения: с – среднее (1-3 плода на сегменте); о – обильное (5-12 плодов).
5. Почвы: К, ЮИ – коричневые, щебнистые, на юрских известняках, К, СИ – коричневые, щебнистые, на сарматских известняках; К, К – коричневые, на конгломератах.
6. Класс растительности: *Q.pub.-petr. – Quercetea pubescentis-petraeae; F.-Br. – Festuco-Brometea, Art.v. – Artemisietea vulgaris, K.-Cor. – Koelerio-Corynephoretea.*
7. Вид антропогенного воздействия: В – выпас, З – замусоривание, НР – несанкционированные раскопки, П – пожар, Р – рекреация, С – нарушение растительного покрова в результате строительства.

Практически для всех локалитетов есть указания на то, что в прошлом здесь осуществлялась разнообразная хозяйственная деятельность, которая затем видоизменялась или на долгий период времени прекращалась. Так, в период Крымской

войны (1853 – 1856 гг.) на горе Телеграфной находилась станция оптического телеграфа итальянских войск, близ д. Кадыкой и Кадыкойских высот (современная «Кадыковка», территориально вошедшая в Балаклавский район г. Севастополя) – база британского экспедиционного корпуса, в Георгиевской балке – укрепления французских и английских войск. На горе Таврос и в Хомутовой балке располагались дачные усадьбы начала XX века, в обоих случаях склоны были террасированы. В XIX столетии в Хомутовой и Георгиевской балках функционировали карьеры по добыче камня. Но из всех локалитетов только для горы Гасфорта есть прямые указания, что *O. humifusa* была посажена при реконструкции итальянского кладбища в 1882 г. [27, 39]. Источник заноса *O. humifusa* в других локалитетах остается пока невыясненным.

Разные виды опунций были привезены из Америки в Европу еще в конце пятнадцатого века и к середине девятнадцатого они широко распространились в европейских коллекциях и садах [57], в семнадцатом – восемнадцатом столетиях опунции начали культивировать в Южной Африке и Австралии, а в двадцатом столетии многие виды стали инвазионными на этих континентах, а также в странах Центральной и Западной Европы [48, 50, 51, 57, 58]. С большой вероятностью можно предположить, что в регион Севастополя *O. humifusa* была занесена, независимо от интродукционных работ, проводимых Никитским ботаническим садом, иностранными солдатами во время военных действий в период Крымской войны. Они могли высаживать ее в качестве неприхотливого декоративного вечнозеленого растения в местах воинских захоронений либо выращивать для использования в пищевых или медицинских целях. Полезные свойства этого вида опунций подтверждены современными исследованиями [47].

Изучение опунции распростертой в разных ценопопуляциях Севастопольского региона позволило выявить некоторые особенности в морфологии и биологии вида в условиях вторичного ареала. *Opuntia humifusa* характеризуется диффузно-контагиозным размещением в фитоценозах, при котором наблюдается произрастание как единичных растений, так и их групп, образующих куртины от одного до трех с половиной метров в диаметре, сформированные родственными особями вегетативного и генеративного происхождения. Со временем отдельные куртины могут сливаться в почти сплошные заросли.

Растения *O. humifusa* распростерты по поверхности почвы или приподнимаются на высоту 5 – 10 см над ней. Побеги членистые, состоящие из плоских и мясистых сегментов (кладодиев). Листья мелкие, мясистые, слегка заостренно-цилиндрические 0,3 – 0,5 см длиной и до 1 мм толщиной, развиваются в ареолах в начале отрастания вегетативных и генеративных побегов и быстро опадают. Сегменты плоские, от почти округлых (2 – 8 см в диаметре) до обратнояйцевидных ((5)7 – 10(15) см длиной, (3)5 – 6(7) см шириной), 0,5 – 0,8 см толщиной, светло-зеленого или тускло-зеленого цвета, часто с поперечно-морщинистой поверхностью (рис. 2: 3). Ареолы овальные, со светло-серыми шерстинками, располагаются на сегменте обычно по 4 в одном диагональном ряду. Глохидии в ареолах относительно немногочисленные, неравномерно расположенные (полумесяцем в верхней части ареолы, по периметру или пучками по всей ареоле), 1 – 2 мм длиной, на нижних сегментах более многочисленные и длинные, желтовато-коричневые. Иглы (колючки), как правило, отсутствуют, в единичных случаях размещаются по одной в верхней части и по ободу сегмента (рис. 3). Цветки ярко-желтые или лимонно-желтые (рис. 4), иногда лепестки при основании оранжевые, 2 – 3 см длиной (вместе с завязью), 7 – 8 см в диаметре. Цветение наблюдается в конце мая – середине июня. Плоды созревают в октябре – ноябре, после созревания большинство плодов опадает, но поздно завязавшиеся плоды часто остаются на растениях всю зиму вплоть до следующего цветения. Плоды варьируют по форме от

почти округло-грушевидных до удлиненно-кеглевидных (рис. 2: 4), но на одном растении форма плода достаточно стабильна, что свидетельствует о генетической детерминированности этого признака. Размеры плодов зависят как от наследственных особенностей, так и от условий произрастания, и могут значительно изменяться: от 2 до 5 см в длину (в среднем 3 – 3,7 см) и от 1 до 2,3 см в диаметре (в среднем 1,4 – 1,7 см) в утолщенной части. Верхушка плода слегка (на 2 – 3 мм) вдавленная. Вес 10 свежих плодов 30 – 60 г. Окраска плодов от серовато-розовой до пурпурно-бордовой, мякоть от светло-розовой до темно-розовой или розово-пурпурной окраски. Плоды съедобные, мясистые, приторно сладкие или кисло-сладкие. В каждом плоде содержится от 5 до 40 семян (в среднем 14 – 17). На одном плодоносящем сегменте располагается от 1 до 12 плодов, в среднем 5 – 6. На одном растении, имеющем 20 – 25 сегментов, может быть до 70 – 100 плодов. В некоторых популяциях (на горе Гасфорта, на Кадыкойских высотах) обнаружены пролиферирующие плоды (рис. 2: 5). Семена относительно крупные, 3,8 – 5,0 мм в диаметре, 2,4 – 2,6 мм толщиной, серовато-бежевые, по форме округло-почковидные, слегка уплощенные, с относительно узким ободком (рис. 2: 6), успешно прорастают в природных условиях Севастополя.

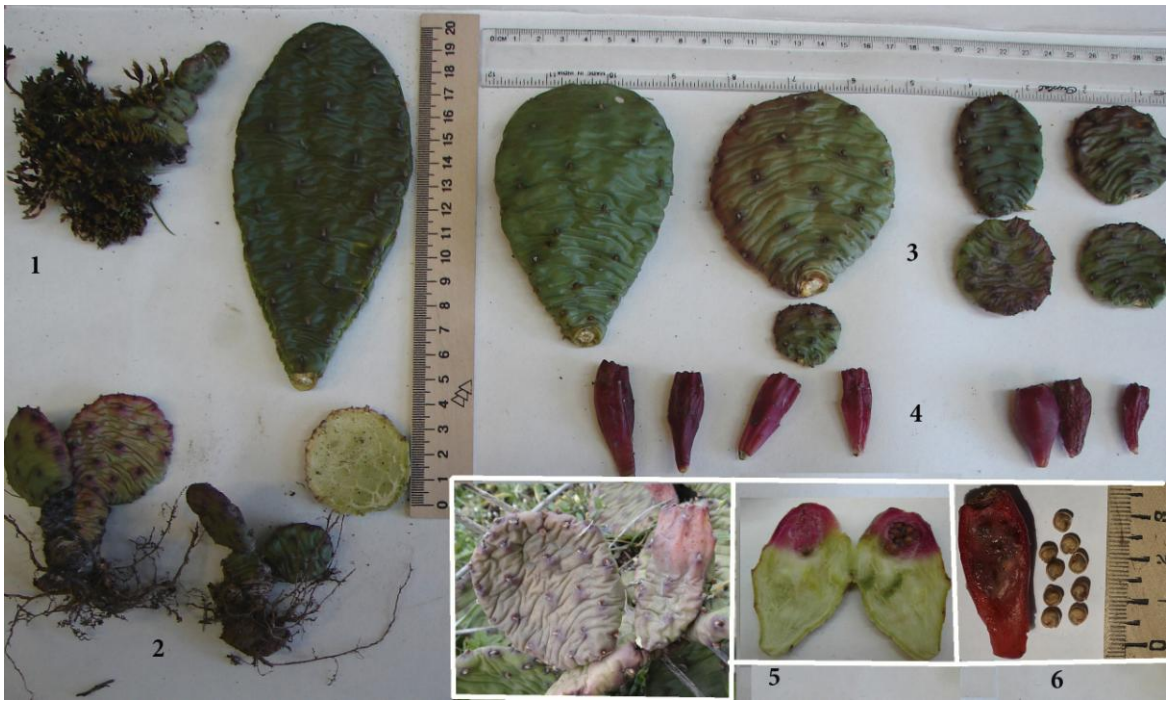


Рис. 2 Морфологические особенности растений *Opuntia humifusa* из ценопопуляций на горе Телеграфная в окрестностях с. Хмельницкое и горе Гасфорта в окрестностях с. Оборонное 1 – растения семенного происхождения; 2 – растения вегетативного происхождения; 3 – кладодии (сегменты); 4 – плоды; 5 – пролиферирующие плоды, 6 – семена и плод в разрезе

Морфологические параметры описанных растений отличаются в зависимости от условий обитания. В открытых биотопах большая часть сегментов имеет округлую форму и небольшие размеры (в среднем 5 – 6 см в диаметре). Растения обильно цветут и плодоносят (в среднем 7 – 10 цветков и столько же плодов на сегменте). Плоды, как правило, многочисленные, дружно созревающие, округло-грушевидной формы 2,5 – 3,5 см длиной и 1,7 – 1,8 см в диаметре, соотношение длины и диаметра 1,2 – 1,6. В сомкнутых травянистых сообществах или под пологом деревьев и кустарников сегменты удлиняются до 11 – 15 см, имеют обратнояйцевидную форму, сужены к основанию. Цветение и плодоношение отмечается только на отдельных сегментах, на

которых в среднем завязывается от 1 до 4 плодов. Плоды имеют удлиненную форму, 3,2 – 4,5 см в длину и 1,5 – 1,8 см в диаметре, соотношение длины и диаметра 2,1 – 2,6. Нередко в таких условиях в ноябре – феврале встречаются еще зеленые плоды.

Практически во всех обследованных локалитетах колючки на сегментах отсутствуют. Однако в ценопопуляции на горе Телеграфная наряду с растениями типичной *O. humifusa*, побеги которой лишены колючек, отмечено несколько растений с колючками. Колючки крепкие, прямые, до 2,5 – 3 см длиной, бело-желтые, с темным кончиком, расположены по одной в верхних ареолах. Эти растения имеют сегменты овальной формы, более утолщенные по сравнению с сегментами растущих рядом в тех же условиях бесколючковых особей (рис. 3). По нашему мнению, данные экземпляры могут быть отнесены к близкому таксону *O. pollardii* Britton et Rose, который иногда [44] сводят в синонимы к *O. humifusa*, но чаще выделяют в качестве самостоятельного вида [46, 53, 55, 59, 60] либо подвида *O. humifusa* subsp. *pollardii* (Raf.) Majure [52]. Растения с подобными признаками не обнаружены ни в одном другом локалитете г. Севастополя и Крымского полуострова в целом, отсутствуют они и в коллекции суккулентов Никитского ботанического сада. Для выяснения вопросов таксономии и происхождения растений опунции нетипичной формы на горе Телеграфная необходимы дополнительные исследования, в том числе и генетические.

Рис. 3 Морфологические особенности растений *Opuntia humifusa* из ценопопуляций на горе Телеграфная в окрестностях с. Хмельницкое
A – общий вид растений (12.04.2014 г.); B,C – цветущее (19.06.2014 г.) и отцветающее (25.06.2014 г.) растение в культуре; D – семена (26.01.2015 г.)

Некоторые отличия выявлены и в биологии вида в разных условиях. Во всех ценопопуляциях отмечено вегетативное возобновление (рис. 2: 2, рис. 4), цветение и плодоношение, но, несмотря на высокую семенную продуктивность, всходы и ювенильные особи обнаружены в небольшом количестве только в пяти локалитетах (см. табл. 1, рис. 2: 1; рис. 4). Очевидно, наблюдается слабое прорастание семян и значительная смертность особей на ранних стадиях онтогенеза, что, возможно, обусловлено засушливыми условиями и высокими температурами на поверхности почвы.

1

2

Рис. 4 Растения *Opuntia humifusa* семенного происхождения
1 – имматурная особь, гора Таврос; 2 – всходы и ювенильные особи, Кадыкойские высоты

Обобщая полученные данные, можно заключить, что на территории г. Севастополя популяции одичавшей *O. humifusa* встречаются в основном в юго-западной части региона в биотопах двух типов. К первому типу относятся локалитеты № 1 – 6: горы Гасфорта и Телеграфная, хребет Орта-Кая, Кадыкойские высоты, горы Таврос и Аскети (см. табл. 1, рис. 1, 5). Они располагаются на западных отрогах Главной гряды Крымских гор (на Балаклавских высотах) в гипсометрическом диапазоне от 20 до 320 м над уровнем моря на выходах верхнеюрских пород – известняков и, изредка, конгломератов, на водоразделах, приводораздельных поверхностях, крутых и средней крутизны выпуклых и ступенчатых склонах разных экспозиций, преимущественно южных румбов, как правило, хорошо освещенных, в зоне можжевелово-дубовых редколесий на скальных и каменистых обнажениях и скелетных карбонатных вариантах коричневых почв. Как известно, большая плотность известняков Главной гряды, связанная с их метаморфичностью, определяет особенности почвообразовательного процесса, водного режима и формирования поверхностного стока воды [28]. Трещиноватость известняков обусловливает накопление мощной толщи каменисто-щебенчатых продуктов выветривания у подножья скал и обрывов, на склонах обычны осыпи, гравитационные потоки и другие процессы, которые, очевидно, способствуют формированию условий, необходимых для укоренения кладодиев и семенному возобновлению *O. humifusa*.

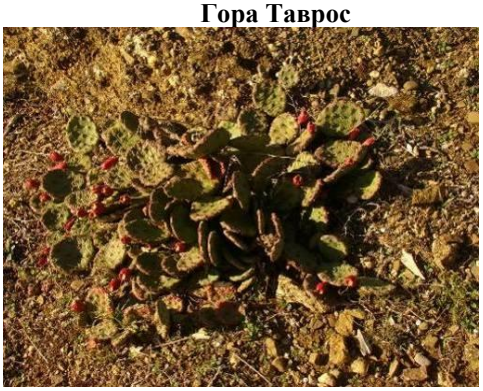
Ценопопуляции локалитетов № 1 – 6 (см. табл. 1) занимают площадь от нескольких до семи тысяч квадратных метров при проективном покрытии опунции от 5 до 75%. На склонах горы Таврос отмечено семь различных по площади группировок. Размеры популяций определяются как наличием подходящих для заселения кактусами участков территории, так, вероятно, и давностью появления на них этого инвазионного вида.

Наиболее типичным для *O. humifusa* местообитанием в Севастопольском регионе является покрытая мелкоземом или тонким слоем скелетной почвы экотонная зона между скальными обнажениями верхнеюрских известняков и пологими или среднекрутыми склонами с достаточно хорошо развитым почвенным покровом, занятыми петрофитностепной или лесной растительностью. Эта зона, как правило, заселяется растениями фитоценозов порядка *Alysso alyssoidis-Sedetalia* Moravec 1967 подкласса *Sedo-Scleranthenea* (Br.-Bl. 1955) Dengler in Dengler et al. 2003 класса *Koelerio-Corynephoretea* Klika in Klika et Novák 1941. Характерной особенностью сообществ является существенная роль суккулентов в их флористическом составе и проективном покрытии, что свидетельствует о благоприятности подобных экотопов для данной жизненной формы. В фитоценозах порядка *Alysso-Sedetalia* доминируют суккулентные представители семейства Crassulaceae J. St.-Hil., но, очевидно, для видов Cactaceae Juss., и рода *Opuntia* в частности, эти условия также вполне подходят.

Кадыкойские высоты

Гора Таврос

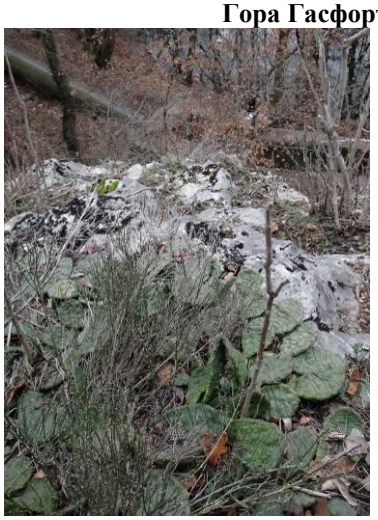
Хребет Орта-Кая (фото С.А. Свирина)

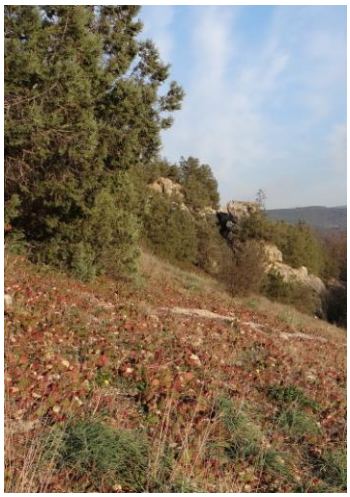


Гора Аскети

Гора Гасфорта

Балка Хомутовая





Гора Телеграфная

Балка Георгиевская

Рис. 5 *Opuntia humifusa* в различных местообитаниях г. Севастополя

В нижней части склонов, куда сегменты опунции попадают в результате гравитационных процессов и где иногда укореняются, ее ценопопуляции входят в состав других растительных сообществ: петрофитных степей класса *Festuco-Brometea,* преимущественно с доминированием *Bothriochloa ischaemum* (L.) Keng. и *Asphodeline lutea* (L.) Rchb., или лесных и редколесных фитоценозов класса *Quercetea pubescenti-petraeae*, в том числе можжевеловых редколесий союза *Jasmino-Juniperion excelsae* Didukh, Vakarenko et Shelyag 1986. В сильно нарушенных сообществах отмечается значительное участие характерных видов класса *Artemisietea vulgaris.* Кроме того, в этих фитоценозах помимо аборигенных видов часто с высоким постоянством встречаются инвазионные виды крымской флоры [4] – *Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle и *Rhamnus alaternus* L. Здесь, в связи с недостаточной освещенностью и конкуренцией со стороны древесно-кустарниковых пород и крупных поликарпических трав, показатели жизненности особей в ценопопуляциях *O. humifusa* ниже: они менее интенсивно цветут, образуют меньшее количество плодов и семян, не все плоды полностью вызревают. Худшими жизненными параметрами отличается также популяция на горе Аскети, что может быть связано как с существенной высотой локалитета над уровнем моря, так и с особенностями подстилающей породы – конгломератов, которые по сравнению с известняками характеризуются более слабой водопроницаемостью, что в целом формирует не очень благоприятные для опунции гидротермические условия.

Другой тип биотопов, к которому относятся локалитеты № 7 и 8 (Георгиевская и Хомутовая балки) (см. табл. 1, рис. 1, 5), располагается в предгорной зоне на абсолютной высоте 85 – 125 м и представляет собой пологие склоны балок в отложениях сарматских известняков, покрытые более или менее хорошо развитыми дерново-карбонатными или коричневыми почвами. Характерной особенностью почвообразующей породы является глинисто-хрящеватый механический состав, небольшая плотность и устойчивая щелочная реакция [28]. Растительный покров сформирован петрофитными и типичными вариантами ковыльно-типчаковых степей, относящихся к классу *Festuco-Brometea*. Популяции опунции здесь немногочисленны, занимают небольшие площади и имеют низкое проективное покрытие, растения слабее цветут и плодоносят, размножаются только вегетативным путем. На наш взгляд, это объясняется, прежде всего, конкуренцией со стороны компонентов степных сообществ, существенной «закрытостью» этих фитоценозов для внедрения чужеродных видов, а также, возможно, менее подходящими для произрастания опунции эдафо-климатическими условиями.

Можно предположить, что другие ландшафты административной территории г. Севастополя являются не вполне благоприятными для опунции. Так, месторасположение ценопопуляции – на границе со степной зоной, где более суровые зимы, наряду с антропогенным фактором (строительство дачного поселка), могло иметь значение при исчезновении популяции, ранее известной по литературным данным из окрестностей с. Орловка [40].

Несмотря на то, что в настоящее время большинство прогрессирующих ценопопуляций опунции в Севастопольском регионе отмечено в деградированных сообществах, характеризующихся разной степенью инвазибельности, т.е. способности принять в свой состав чужеродные виды, внедрение *O. humifusa* в естественные фитоценозы представляет существенную угрозу как для сохранения параметров растительного покрова в целом, так и для популяций отдельных редких и охраняемых видов. Практически во всех сообществах она конкурирует с нуждающейся в охране в Крыму *Asphodeline lutea*. Кроме того, распространение опунции может привести к сокращению численности и даже исчезновению ценопопуляций характерных для этих

сообществ видов, включенных в Красную книгу Российской Федерации [29], таких как *Paronychia cephalotes* (M. Bieb.) Bess., *Genista albida* Willd., *Iris pumila* L., *Anacamptis pyramidalis* (L.) Rich., *Asphodeline taurica* (Pall.) Endl., а также эндемичных таксонов флоры Крыма (*Stipa eriocaulis* Borb. subsp. *lithophila* (P. Smirn.) Tzvelev, *Dianthus marschallii* Schischk., *Satureja taurica* Velen., *Asperula supina* M. Bieb. subsp. *caespitans* (Juz.) Pjatunina, *Veronica taurica* Willd. subsp. *taurica*.

Проведенные исследования позволили установить, что растения опунции в условиях г. Севастополя преодолели географический, экологический и биологический барьеры, проявляют высокие адаптационные способности, в большинстве локалитетов отличаются высокой жизненностью, образуют куртины до 1,5 – 3,5 м в диаметре и местами почти сплошные заросли. Наибольший инвазионный потенциал выявлен в сообществах с разреженным растительным покровом, на хорошо дренированных, но периодически увлажняемых осадками или конденсатной влагой крутых и пологих склонах юго-восточной или южной экспозиции на высотах 30 – 200 м н.у.м. в можжевеловых редколесьях и петрофитных степных сообществах. В случае намеренного или непреднамеренного заноса *O. humifusa* в подходящие для нее условия можно ожидать ее распространение и натурализацию в других местах в пределах г. Севастополя, в частности, в можжевеловых редколесьях в районе Байдарской долины, сёл Родное и Резервное, в петрофитно-степных сообществах высот Кая-баш, мыса Фиолент и других участков Гераклейского полуострова.

Выводы

1. В регионе Севастополя в настоящее время выявлено восемь локалитетов *O. humifusa*: на горах Гасфорта, Телеграфная, Таврос, Аскети, на хребте Орта-Кая, Кадыкойских высотах, в Георгиевской и Хомутовой балках.

2. Ценопопуляции опунции встречаются в биотопах двух типов: на выходах верхнеюрских пород в зоне можжевеловых редколесий в сообществах классов *Koelerio-Corynephoretea, Festuco-Brometea* и *Quercetea pubescenti-petraeae* и на выходах сарматских известняков в степных фитоценозах класса *Festuco-Brometea*. Проведенные биоморфологические и популяционные исследования показали, что первый тип биотопов более благоприятен для произрастания *O. humifusa*.

3. Растения *O. humifusa* в регионе исследования отличаются достаточно высокими показателями жизненности. Во всех изученных популяциях отмечено цветение, плодоношение и вегетативное размножение, в пяти локалитетах – семенное возобновление.

4. Необходимы дополнительные исследования для уточнения таксономического положения и происхождения некоторых нетипичных форм *O. humifusa* в Севастопольском регионе.

Благодарности

Авторы признательны старшему научному сотруднику НБС-ННЦ, к.б.н. С.Ю. Костину, научному сотруднику Института биологии южных морей им. А.О. Ковалевского к.б.н. В.В. Александрову, научному сотруднику НИЦ «Государственный Океанариум» Е.Е. Тарасюк и ее внучке Алисе Цмыкал (ученице 3-го класса школы № 35 г. Севастополя), членам севастопольского отделения РБО С.А. Свирину и Т. Карпенко, а также К.Л. Герасимову, А.Л. Сергеенко за содействие и помощь при проведении исследований.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке гранта РФФИ № 14-44-01528.

Список литературы

1. *Анисимова А.И.* Опунции на Южном берегу Крыма // Сов. ботаника. – 1939. – Т. 5. – С. 55 – 66.

2. *Анисимова А.И.* Деревья и кустарники Арборетума Никитского ботанического сада им. В.М. Молотова // Труды Гос. Никит. ботан. сада. – М., 1948. – Т. 22. – Вып. 34. – 294 с.

3. *Багрикова Н.А*. Сорно-полевая растительность Крыма // Укр. фітоцен. зб. – К.: Фітосоціоцентр, 2004. – Сер. А. – Вип. 1(2). – 118 с.

4. *Багрикова Н.А.* Структурный анализ адвентивной фракции флоры Крымского полуострова (Украина) // Укр. ботан. журн. – 2013. – Т. 70, № 4 – С. 489 – 507.

5. *Багрикова Н.А., Рыфф Л.Э.* Инвазийный вид *Opuntia humifusa* (Raf.) Raf. в растительных сообществах южного Крыма // Растительность Восточной Европы и Северной Азии. Матер. Международ. научн. конф. (Брянск, 29 сентября – 3 ноября 2-14 г.). – Брянск: ГУП «Брянское полиграфическое объединение», 2014а. – С. 14 – 15.

6. *Багрикова Н.А., Рыфф Л.Э.* О натурализации представителей рода *Opuntia* Mill. на территории Крымского полуострова // VI ботанічні читання пам'яті Й.К. Пачоського. Тези міжнарод. наук. конф. (м. Херсон, 19 – 22.05.2014 р.). – Херсон, 2014б. – С. 19 – 21.

7. *Белоусова О.В.* Интродукция видов рода *Opuntia* Mill. в Никитском ботаническом саду (Крым, Украина) // Суккуленты. – 1998. – № 1. – С. 8 – 10.

8. *Бондарева Л.В.* Спонтанная флора Гераклейского полуострова: Сосудистые растения. – Севастополь: РИБЭСТ, 2013. – 110 с.

9. *Бондарева Л.В.* Флора и растительность Гераклейского полуострова. Дисс. … канд. биол. наук: 03.00.05. – Ялта, 2007. – 282 с.

10. *Бялт В.В., Васильева И.М., Орлова Л.В.* Материалы к суккулентной флоре России и сопредельных государств. I. Исследования суккулентов в Крыму // Научное обозрение. – 2009. – № 1. – С. 3 – 12.

11. *Важов В.И.* Агроклиматическое районирование Крыма / Почвенно-климатические ресурсы Крыма и рациональное размещение плодовых культур // Труды Гос. Никит. ботан. сада. – Ялта, 1977. – Т. 71. – С. 92 – 120.

12. *Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В.* Черная книга флоры Средней России (чужеродные виды растений в экосистемах Средней России). – М.: ГЕОС, 2009. – 494 с.

13. *Воинов Г. В.* Опунции в Крыму // Цветоводство. – 1968. – № 8. – С. 12 – 13.

14. *Воинов Г.В.* Парковая растительность Крыма // Записки Гос. Никит. Опытн. ботан. сада. – 1930. – Т. 13, вып. 1. – С. 1 – 70.

15. Все растения Крыма // Режим доступа http://www.flora.crimea.ru. Проверено 20.12.2014.

16. *Дгебуадзе Ю.Ю.* 10 лет исследований инвазий чужеродных видов в Голарктике // Российский журнал биологических инвазий. – 2011. – № 1. – С. 1 – 6.

17. *Дидух Я.П., Вакаренко Л.П., Шеляг-Сосонко Ю.Р.* Флористическая классификация хвойных лесов нижнего пояса растительности Горного Крыма // Ботан. журн. – 1986. – Т. 71, № 3. – С. 281 – 291.

18. *Дидух Я.П.* Растительный покров Горного Крыма (структура, динамика, эволюция и охрана). – К.: Наук. думка, 1992. – 253 с.

19. *Драган Н.А*. Почвы Крыма / Учеб. пособие. – Симферополь: СГУ, 1983. – 95 с.

20. *Ена А.В.* Природная флора Крымского полуострова: монография. – Симферополь: Н. Оріанда, 2012. – 232 с.

21. *Ена В.Г., Ена Ал. В., Ена Ан.В.* Краткий географический словарь Крыма. – Симферополь: Бизнес-Информ, 2009. – 264 с.

22. *Зернов А.С.* Флора Северо-Западного Кавказа. Дисс. … докт. биол. наук. – Москва, 2008. – 794 с.

23. *Зернов А.С.* Некоторые итоги изучения флоры Северо-Западного Кавказа // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века: Материалы всероссийской конференции (Петрозаводск, 22 – 27 сентября 2008 г.). Часть 4: Сравнительная флористика. Урбанофлора. – Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2008. – С. 30 – 33.

24. *Каменских Л.Н., Миронова Л.П.* Конспект флоры высших сосудистых растений Карадагского природного заповедника НАН Украины (Крым) // Карадаг. История, геология, ботаника, зоология. Сб. научн. тр., посвященный 90-летию Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского и 25-летию Карадагского природного заповедника. Кн. 1-я. – Симферополь: Сонат, 2004. – С. 161 – 223.

25. *Каменских Л.Н., Потапенко И.Л.* О новых видах адвентивной флоры Карадагского природного заповедника // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – 2012. – Вып. 6. – С. 3 – 14.

26. *Корженевский В.В., Багрикова Н.А., Рыфф Л.Э. , Левон А.Ф.* Продромус растительности Крыма (20 лет на платформе флористической классификации) // Бюл. Глав. Ботан. сада РАН. – 2003. – Вып. 186. – С. 32 – 63.

27. *Королев О.Д.* Новое местонахождение одичалой опунции на Южном берегу Крыма // Изв. Крымск. отд. Географ. об-ва. – 1961. – Вып. 7. – С. 225 – 227.

28. *Кочкин М.А.* Почвы, леса и климат горного Крыма и пути их рационального использования // Труды Никит. ботан. сада. – 1967. – Т. 38. – 368 с.

29. Красная книга Российской Федерации (растения и грибы) / Министерство природных ресурсов и экологии РФ; Федеральная служба по надзору в сфере природопользования; РАН; Российское ботаническое общество; МГУ им. М.В. Ломоносова; Гл. редколл.: Ю. П. Трутнев и др.; Сост. Р.В. Камелин и др. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. – 885 с.

30. *Миркин Б.М., Наумова Л.Г.* Наука о растительности (история и современное состояние основных концепций). – Уфа: Гилем, 1998. – 413 с.

31. *Миронова Л.П., Каменских Л.Н.* Сосудистые растения Карадагского заповедника. Аннотированный список видов // Флора и фауна заповедников. – М., 1995. – Вып. 58. – 104 с.

32. Определитель растений on-line // Режим доступа http://www.plantarium.ru. Проверено 17.12.2014.

33. *Позаченюк Е.А., Панкеева Т.В.* Геоэкологическая экспертиза административных территорий (Большой Севастополь). – Симферополь: Бизнес-Информ, 2008. – 296 с.

34. *Ротов Р.А.* Одичавшие опунции на Кавказе // Бюл. Глав. ботан. сада. – 1963. – Вып. 48. – С. 95 – 99.

35. *Ругузов И.А.* Зимующие опунции в Кабардино-Балкарии и их использование // Учен. зап. Кабард.-Балкар. ун-та. – 1966. – Вып. 29. – С. 241 – 243.

36. *Рыфф Л.Э. Cephalario-Seselietalia dichotomi (Onosmato polyphyllae-Ptilostemonetea)* – новый порядок растительности денудационных склонов Горного Крыма // Труды Никит. ботан. сада. – 2004. – Т. 123. – С. 121 – 130.

37. *Сергеев Л.И., Строганов В.П.* Одичание опунции стелющейся (*Opuntia humifusa* Raf.) в условиях Южного берега Крыма // Изв. Крымск. отд. Географ. об-ва СССР. – 1954. – Вып. 3. – С. 57 – 58.

38. *Соломаха В.А., Костильов О.В., Шеляг-Сосонко Ю.Р.* Синантропна рослинність України. – К.: Наук. думка, 1992. – 252 с.

39. *Шавшин В.Г.* Балаклава. Исторические очерки. – Симферополь: Бизнес-Информ, 2002. – 264 с.

40. *Шиндер О.І.* Знахідка *Opuntia humifusa* Raf. на західному узбережжі Криму // Актуальні проблеми ботаніки та екології: Матер. міжнарод. конф. молод. учен. (г. Ялта, 21 – 25 вересня 2010 г.). – Сімферополь, 2010. – С. 147 – 148.

41. *Эмирсалиев А.О., Скопинцева Н.К.* Изучение популяций дикорастущей опунции в Крыму // Актуальні проблеми ботаніки та екології.: Матер. міжнарод. конф. молодих учених (м. Кам'янець-Подільський, 13 – 16 серпня 2008 р.). – К., 2008. – С. 203 – 204.

42. *Abella S.R., Jaeger J.F.* Ecology of Eastern prickly pear cactus (*Opuntia humifusa*) in Oak Openings Preserve, northwestern // Ohio. The Michigan Botanist. – 43. – 2004. – P. 1–11. Режим доступа http://digitalscholarship.unlv.edu/sea_fac_articles/94

43. *Anderson E.F.* The Cactus family. – Portland, Oregon, USA: Timber Press, 2001. – 776 pp.

44. *Benson L.* The Cacti of the United States and Canada. – Stanford: Stanford University Press, 1982. – 1044 pp.

45. *Braun-Blanquet J.* Pflanzensoziologie. Grundzuge der Vegetationskunde. 3 Aufl. – Wien-New York: Springer-Verlag, 1964. – 865 S.

46. *Britton N.L., Rose J.N.* The Cactaceae. Descriptions and illustrations of plants of the Cactus family. – Vol. 1. – Washington: the Carnegie Institution of Washington, 1919. – 236 pp.

47. *Cho J.Y., Park S.C., Kim T.W., Kim K.S., Song J.C., Kim S.K., Lee H.M., Sung H.J., Park H.J., Song Y.B., Yoo E.S., Lee C.H., Rhee M.H.* Radical scavenging and anti-inflammatory activity of extracts from *Opuntia humifusa* Raf. // J. Pharm. Pharmacol. – 2006. – 58 (1). – P. 113 – 119.

48. *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. – Vol. 45, № 4. – P. 305–314.

49. *Didukh Ya.P.* The communities of the Class *Quercetea pubescentis-petraeae* at the Crimean Mountains // Укр. фітоцен. зб. – Сер. А. – Вип. 1. – К., 1996. – С. 63 – 77.

50. *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. – Vol. 73, № 12. – P. 1058 – 1066.

51. *Frawley J.* Prickly pear land: Transnational networks in settler Australia // Australian Historical Studies. – 2007. – Vol. 38, № 130. – P. 323 – 338.

52. *Majure L.C* The evolution and systematics of the *Opuntia humifusa* complex. A dissertation presented to the graduate school of the University of Florida in partial fulfillment of the requirements for the degree of Doctor of Philosophy. – University of Florida, 2012. – 255 p. – http://ufdcimages.uflib.ufl.edu/UF/E0/04/44/02/00001/ MAJURE_L.pdf.

53. *Majure L.C., Judd W.S., Soltis P.S., Soltis D.E.* Cytogeography of the *Humifusa* clade of *Opuntia* s.s. Mill. 1754 (Cactaceae, Opuntioideae, Opuntieae): correlations with pleistocene refugia and morphological traits in a polyploid complex // Comp. Cytogenet. – 2012. – 6 (1). – P. 53 – 77.

54. *Majure L. Opuntia humifusa*. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.3. <www.iucnredlist.org>. Downloaded on 17 December 2014.

55. *Majure L.C. Opuntia pollardii*. The IUCN Red List of Threatened Species. – 2013. Version 2014.3. <www.iucnredlist.org>. Downloaded on 17 December 2014.

56. *Mucina L.* Conspectus of Classes of European Vegetation // Folia Geobot. et Phytotax. – 1997. – Vol. 32. – P. 117 – 172.

57. *Novoa A., Le Roux J.J., Robertson M.P., Wilson J.R.U., Richardson D.M.* Introduced and invasive cactus species – a global review. – http://aobpla.oxfordjournals.org/ Searched on 10 December 2014.

58. *Tashev A*. Characteristics of the *Opuntia humifusa* (Cactaceae) locality in the Harmanli district, South Bulgaria // Phytologia Balcanica. – Sofia, 2012. – 18(1). – P. 11 – 16.

59. The Plant List. A working list of all plant species. – http://www.theplantlist.org/tpl1.1/record/tro-5100272. – Searched on 10 December 2014.

60. Tropicos.org. Missouri Botanical Garden. – http://www.tropicos.org/Name/5100272. – Searched on Searched on 10 December 2014.

61. *Weber H.E., Moravec J., Théurillat J.P.* International Code of Phytosociological Nomenclature. 3rd edition. // J. Veg. Sci. – 2000. – Vol. 11, № 5. – P. 739 – 768.

Bagrikova N.A., Bondareva L.V., Ryff L.E. Distribution peculiarities of *Opuntia humifusa* (Raf.) Raf. in Sevastopol // Works of the State Nikit. Botan. Gard. – 2014. – V. 139. – P. 32 – 46.

This work presents data about distribution of *Opuntia humifusa* (Raf.) Raf. across the administrative territory of Sevastopol. Eight localities were described. The characteristics of the plant morphological parameters and some biological features were revealed. The analysis of the current status of the populations, description of various communities with prickly pear allowed determine its highest status of naturalization and refer it to the transformer species. This species successfully self-renews by vegetative and seed ways and trends to further dissemination.

Key words: *invasive species, Opuntia humifusa, Sevastopol, Crimean peninsula.*