

УДК: 582.661.56:581.524.2 (477.75)
DOI: 10.7868/S25000640200407

ОСОБЕННОСТИ РОСТА И РАЗВИТИЯ *OPUNTIA ENGELMANNII* VAR. *LINDHEIMERI* (CACTACEAE) В УСЛОВИЯХ ЮЖНОГО БЕРЕГА КРЫМА

© 2020 г. Н.А. Багрикова¹, Я.А. Перминова¹, Е.С. Чичканова¹

Аннотация. Представлены результаты изучения фенологии *Opuntia engelmannii* var. *lindheimeri* на особо охраняемой природной территории «Мыс Мартыан», а также дана оценка влияния абиотических факторов (температуры воздуха, продолжительности солнечного сияния, количества осадков) на сезонные ритмы развития растений по данным исследований 2017–2019 гг. В природных условиях Южного берега Крыма изученный вид проходит все фазы сезонного развития, по характеру фенологического развития относится к длительновегетирующим (185–215 дней) весенне-летне-осеннезеленым растениям с периодом зимнего покоя, с ранневесенним сроком пробуждения, кратковременным периодом цветения – 10–31 дней (в июне) – и продолжительным периодом созревания плодов – 53–89 дней (в сентябре – ноябре), тогда как в природных условиях в Северной Америке цветение приходится на июнь – июль, плодоношение – на июль – сентябрь. По результатам дисперсионного, корреляционного и регрессионного анализа установлено, что из рассмотренных абиотических факторов продолжительность солнечного сияния в условиях Южного берега Крыма оказывает влияние на все фазы сезонного развития, тогда как наибольшее комплексное влияние трех факторов выявлено для фаз «начало цветения» и «начало окрашивания плодов». Недостаточное количество осадков в летний период в Крыму, вероятнее всего, приводит к сокращению периода цветения. При дальнейшем потеплении климата существует высокая вероятность распространения изученного вида опунции в других природных зонах Крымского полуострова.

Ключевые слова: *Opuntia*, инвазионные виды, сезонные ритмы, инсоляция, осадки, температура воздуха, Крым, ООПТ «Мыс Мартыан».

FEATURES OF GROWTH AND DEVELOPMENT OF *OPUNTIA ENGELMANNII* VAR. *LINDHEIMERI* (CACTACEAE) IN THE SOUTH COAST OF CRIMEA

N.A. Bagrikova¹, Ya.A. Perminova¹, E.S. Chichkanova¹

Abstract. The article presents the results of studying the phenology of *Opuntia engelmannii* var. *lindheimeri* in the “Cape Martyan” Protected Area, as well as the assessment of the influence of abiotic factors (air temperature, duration of sunshine, precipitation) on the seasonal rhythms of plant development according to research data 2017–2019. It was found that in the South Coast of Crimea *Opuntia* species passes all phases of seasonal development, the nature of phenological development refers to extensive vegetating (185–215 days), spring-summer-autumn green plants, with a period of winter dormancy, with early spring awakening period, short period of flowering for 10–31 days (in June) and a long fruits ripening period – 53–89 days (September–November), whereas in North America, flowering occurs in June–July, fruiting in July–September. The results of dispersion, correlation and regression analyses showed that the duration of sunshine in the conditions of the South Coast of Crimea affects all phases of seasonal development, while the greatest complex influence of three factors was found for the phases “beginning of flowering” and “beginning of fruit coloring”. With further climate warming, there is a high probability of distribution of the *Opuntia* species at other natural zones of the Crimean Peninsula.

Keywords: *Opuntia*, invasive species, phenological phases, insolation, precipitation, air temperatures, Crimea, “Cape Martyan” Protected Area.

¹ Никитский ботанический сад – Национальный научный центр Российской академии наук (Nikita Botanical Gardens – National Scientific Center, Russian Academy of Sciences, Yalta, Russian Federation), Российская Федерация, 298648, г. Ялта, пгт Никита, Никитский спуск, 52, e-mail: nbagri@mail.ru

ВВЕДЕНИЕ

Проблема биологических инвазий и постановки мониторинга чужеземных организмов на сегодняшний день является одной из приоритетных в мировом масштабе [1] и обсуждается на многих международных конгрессах, национальных совещаниях и конференциях. Актуальны исследования по изучению влияния различных факторов (биотических, абиотических, социально-экономических) на способность видов к натурализации и инвазиям в новых для них экологических условиях. Понимание процесса, посредством которого чужеземные виды становятся натурализовавшимися или инвазионными, может обеспечить более объективный и точный подход к прогнозированию биологических инвазий [2].

Представители рода опунция (*Opuntia* Mill.) как пищевые, декоративные, лекарственные растения широко используются в сельскохозяйственных областях, медицинской, косметической промышленности не только на родине (в Америке), но и во многих странах других континентов. Благодаря высокой степени адаптации к новым условиям многие виды натурализовались, а некоторые таксоны являются инвазионными в Европе, Африке, Австралии [3], в том числе на территории Крымского полуострова [4–8].

Что касается выявления особенностей сезонных ритмов развития или факторов, ограничивающих возможности интродукции представителей рода *Opuntia*, то на сегодняшний день имеются единичные публикации [9–11], при этом изучались растения в условиях защищенного грунта или в условиях культивирования. В отдельных работах рассматриваются климатические, высотные и другие переменные для построения модели среды обитания с целью прогнозирования областей, наиболее пригодных для выращивания ценных пищевых растений, например *Opuntia ficus-indica* (L.) Mill. [12].

Ранее установлено, что растения *Opuntia engelmannii* Salm-Dyck ex Engelm. var. *lindheimeri* (Engelm.) B.D. Parfitt & Pinkava, произрастающие в Крыму в различных фитоценологических условиях [4], отличаются по некоторым морфометрическим параметрам [7].

Изучение влияния абиотических факторов на сезонные ритмы развития натурализовавшихся на территории Крымского полуострова представителей рода *Opuntia* актуально, так как позволяет определить диапазон факторов среды, влияющих

на эти виды, и выявить реакцию растений на них в новых условиях произрастания. Эти исследования необходимы для определения степени адаптации и инвазионного потенциала растений в условиях вторичного ареала.

Цель исследований – выявить особенности сезонных ритмов развития *Opuntia engelmannii* var. *lindheimeri* в условиях Южного берега Крыма на примере изучения натурализовавшихся на особо охраняемой природной территории «Мыс Мартыан» растений.

РАЙОН ИССЛЕДОВАНИЯ,
МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Район исследования. Изучение натурализовавшихся растений *Opuntia engelmannii* var. *lindheimeri* проведено на особо охраняемой природной территории «Мыс Мартыан» (44°30'–44°31' с.ш., 34°15'–34°16' в.д.), расположенной в 6 км восточнее г. Ялта, в окрестностях пгт Никита, в створе высот 0–240 м н.у.м., в приморской зоне южного макросклона Крымских гор (рис. 1). Климат на территории мыса Мартыан, расположенном в западном югобережном субтропическом агроклиматическом районе, относится к субтропическому варианту средиземноморского типа с умеренно жарким засушливым летом, преобладанием осенне-зимних осадков и мягкой зимой с частыми оттепелями, среднегодовой температурой +12,0 °С, количеством осадков 550–600 мм в год. Как и на всем Южном берегу Крыма (ЮБК), на заповедной территории отсутствует период с устойчивыми среднесуточными температурами ниже 0 °С. Средняя годовая температура воздуха между верхней (северной) и нижней (приморской) границами заповедника изменяется от +12,0 до +13,0 °С. Самыми холодными месяцами года являются январь и февраль, средние температуры которых составляют от +3,0 °С на северной границе до +4,0 °С в приморской зоне. Самые высокие среднемесячные температуры воздуха наблюдаются в июле – августе (от +23,0 до +25,0 °С). Среднегодовое количество осадков между верхней и нижней границами заповедника уменьшается от 600 до 490 мм [13].

Изученный вид в нативном ареале распространен в более сухих районах Южного и Центрального Техаса (США) и Мексики, редко в Транс-Пекосе, в Нью-Мексике, Луизиане, Южной Калифорнии (США) на высоте до 1400–1900 м н.у.м. [14], в местах с умеренно теплым климатом на высоте



Рис. 1. Локализация описанных участков с натурализовавшимися растениями *Opuntia engelmannii* var. *lindheimeri* на территории природного заповедника «Мыс Мартыан».

Fig. 1. Localization of the plots with naturalized *Opuntia engelmannii* var. *lindheimeri* in the "Cape Martyan" Nature Reserve.

145–200 м н.у.м., где максимум осадков приходится на весенние месяцы, с достаточно большим количеством дождей в осенний и зимний периоды, а также с аридным (сухим пустынным) и холодным засушливым степным климатом на высоте 800–1000 м н.у.м. с максимумом осадков в летние месяцы. Среднемесячная температура в июне – июле, в период цветения опунции, составляет +26... +30,9 °С, минимальная +18,6... +23,6 °С, максимальная +32,8... +39,6 °С. Среднемесячная температура в декабре – феврале изменяется в диапазоне от +6,4 до +13,1 °С, минимальная – от –2,2 до +6,8 °С, максимальная – от +12,8 до +22,9 °С [15]. Район наших исследований наиболее близок к районам Северной Америки с умеренно теплым климатом с преобладанием осадков в осенне-зимне-весенний период.

Исследования проводили на четырех участках, расположенных на разных высотах над уровнем моря (от 75 до 190 м) и отличающихся по фитоценотическим характеристикам, на растениях

(от 3 до 10 экземпляров на разных участках), достигших генеративного развития, возрастом не менее 5 лет. Участки 1–3 находятся в непосредственной близости, на расстоянии 35–100 м друг от друга, участок 4 отдален от них на расстояние более 500 м.

Участок 1. Находится на высоте 190 м н.у.м. Растения опунции единично или куртинами до 2 м произрастают на опушке или в составе разреженного пушистодубово-можжевельново-фисташкового сообщества, относящегося к классу *Quercetea pubescentis*. При общем проективном покрытии травянистых растений 50–60 % на опунцию приходится до 20–25 %.

Участок 2. Находится на высоте 185 м н.у.м. Растения опунции произрастают в составе синантропизированного сообщества с участием диагностических видов класса *Artemisietea vulgaris*. Древесно-кустарниковый ярус отсутствует, при общем проективном покрытии травянистых растений 50–60 % на опунцию приходится до 10 %.

Участок 3. Находится на высоте 180 м н.у.м. Растения опунции единично или куртинами до 1 м на значительной площади произрастают в составе достаточно сомкнутого пушистодубово-можжевелового сообщества, относящегося к классу *Quercetea pubescentis*. Хорошо развит кустарниковый ярус. При общем проективном покрытии травянистых растений до 60 % на опунцию приходится до 20–30 %.

Участок 4. Находится на высоте 75 м н.у.м., на открытом приморском склоне юго-западной экспозиции крутизной 15–20°. Единичные растения опунции произрастают в составе сообщества, относящегося к классу *Cisto-Micromerietea julianae*. При общем проективном покрытии травянистых растений не более 30–40 % на опунцию приходится менее 3 %.

Методы исследований. Фенологические наблюдения проводили в 2017–2019 гг. по методике И.Н. Бейдеман [16]. Для выявления особенностей сезонного цикла развития опунции изучали продолжительность вегетации, цветения, плодоношения, при этом отмечали начало и окончание отдельных фаз. Средние даты основных фенологических фаз роста и развития («вегетация», «цветение», «созревание плодов»), которые характеризуют сезонный цикл развития растений в условиях вторичного ареала, получены в результате статистической обработки данных [17].

Для оценки влияния абиотических факторов среды (температуры воздуха, продолжительности солнечного сияния, количества осадков) исполь-

зованы данные агрометеорологической станции «Никитский сад» (44°31' с.ш., 34°15' в.д., высота 208 м н.у.м.), расположенной в непосредственной близости от особо охраняемой природной территории «Мыс Мартьян». Проведен дисперсионный, корреляционный и регрессионный анализ. Согласно методической рекомендации Л.С. Кельчевской [18] для оценки влияния температуры воздуха рассчитывали сумму активных температур воздуха от +10,0 °C ($\Sigma t_a > +10,0$ °C), при которых у растений наступает вегетационный период.

Статистический анализ и обработка данных проведены с помощью программ MS Excel 2010 и Statistica 10.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Согласно данным агрометеостанции «Никитский сад» наибольшее количество осадков в 2017–2019 гг. выпало в осенне-зимний период, минимальное – в июле – августе (рис. 2), что в целом соответствует среднегодовым данным. Зима 2017–2018 гг. была более теплой и дождливой по сравнению с другими годами, максимальное количество осадков выпало в III декаде декабря и в I–II декадах января. По результатам метеонаблюдений за 2017–2019 гг. установлено, что устойчивый переход среднесуточной температуры воздуха через отметку +10,0 °C происходил в I декаде апреля, однако превышение этого порога зафиксировано в отдельные дни в феврале и марте. Самое раннее начало вегетации растений отмечено 4 и 8 апре-

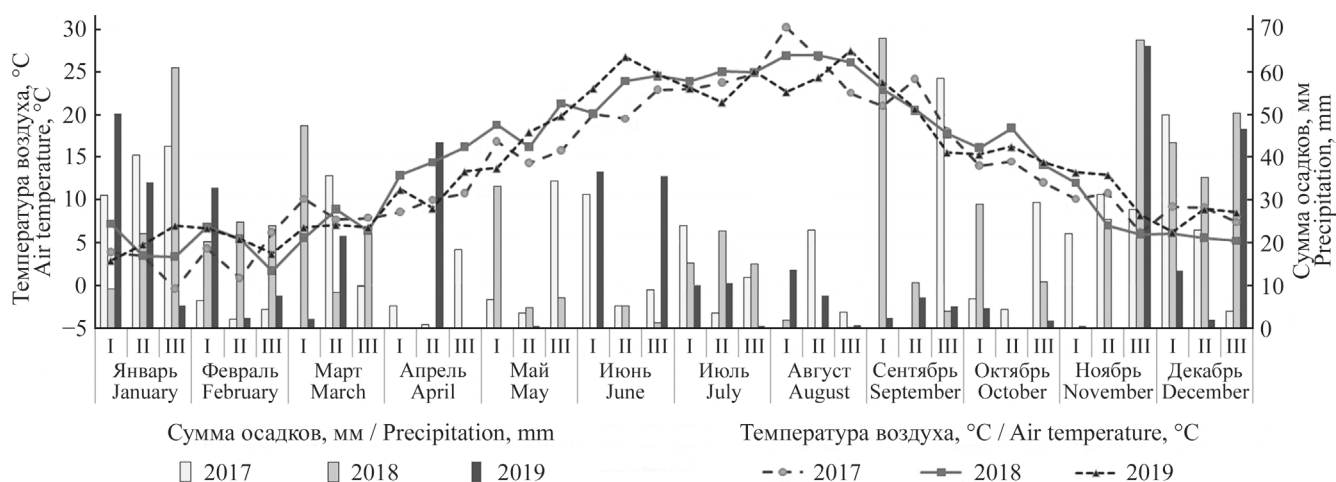


Рис. 2. Динамика температурного режима и количества осадков за 2017–2019 гг. на мысе Мартьян (по данным агрометеостанции «Никитский сад»).

Fig. 2. Dynamics of temperature and precipitation during 2017–2019 on the cape Martyan (according to “Nikitsky Garden” agrometeorology station).

ля 2019 г. на участках 4 и 1 соответственно, при сумме активных температур от 44 до 84 °С. На остальных участках бугорки из спящих почек на кладодиях появились в 2019 г. во II декаде апреля – I декаде мая при $\Sigma t_a > +10,0$ °С от 167 до 309 °С. Таким образом, в 2019 г. величины сумм активных температур различались в 7 раз: от 44 °С на участке 4 (I декада апреля) до 309 °С на участке 3 (I декада мая). В остальные годы растения на всех участках начали вегетировать во II декаде апреля, но в 2017 г. при значительно меньших показателях $\Sigma t_a > +10,0$ °С (от 35 до 92 °С), а в 2018 г. при максимальных показателях $\Sigma t_a > +10,0$ °С (от 217 до 314 °С). Несмотря на значительные различия в суммах активных температур воздуха, начало вегетации на разных участках на мысе Мартьян во все годы наблюдений отмечено в основном во II декаде апреля (рис. 3).

В результате проведенных исследований нами установлено, что по сравнению с данными, полученными при изучении этого вида опунции в условиях защищенного грунта в оранжерее и в теплице на Апшероне (Азербайджан), где начало вегетации приходится на II декаду марта, а окончание на II декаду ноября при общей продолжительности вегетации до 245 дней, цветение отмечено с III декады апреля до II декады сентября, плодоношение – с августа по I декаду ноября [10], на мысе Мартьян вегетация, как правило, начинается в I–II декадах апреля, заканчивается в октябре – ноябре при продолжительности 185–215 дней. Изученный таксон по характеру сезонного развития относится к длительновегетирующим весенне-летне-осеннезеленым растениям с периодом зимнего покоя, с ранне-весенним сроком пробуждения, кратковременным периодом цветения в июне (10–31 дней) и продолжительным периодом созревания плодов в сентябре – октябре (53–89 дней) (табл. 1, рис. 3, 4).

Эти данные согласуются с результатами исследований вида в других частях ЮБК (от пгт Форос на западе до пос. Солнечногорское на востоке), где начало цветения приходится на конец мая – I декаду июня. Массовое цветение отмечено во II–III декадах июня – I декаде июля. Окончание цветения приходится на III декаду июня – II–III декады июля. Плоды окрашиваются со II–III декады августа до II декады сентября и созревают в октябре, иногда в ноябре, после созревания, как правило, быстро опадают [7].

При статистической обработке данных достоверные отличия ($p < 0,005$) между наступлением от-

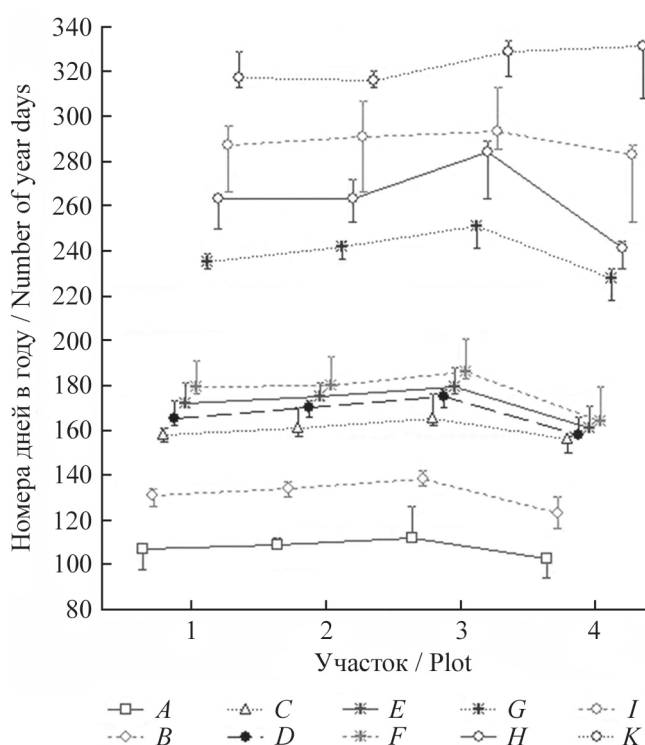


Рис. 3. Минимальные, средние и максимальные значения продолжительности фенологических фаз на разных участках. А – начало вегетации, В – начало бутонизации, С – начало цветения, D – начало массового цветения, E – массовое цветение, F – конец цветения, G – начало окрашивания плодов, H – созревание плодов, I – начало осыпания плодов, K – окончание вегетации.

Fig. 3. Minimum, average and maximum values of the phenological phases in different plots. A – vegetation onset, B – budding onset, C – flowering onset, D – mass flowering onset, E – mass flowering, F – end of flowering, G – fruit coloring onset, H – fruit ripening, I – fruit shedding onset, K – end of vegetation.

дельных фенофаз и метеоданными за 2017–2019 гг. на мысе Мартьян не выявлены. Но можно предположить, что высокие температуры, а также недостаточное количество осадков в летние месяцы приводят к сокращению периода цветения (июнь) и увеличению периода плодоношения (с июля по октябрь) на ЮБК по сравнению с продолжительностью этих фаз в условиях нативного ареала в Северной Америке, где *Opuntia engelmannii* var. *lindheimeri* цветет с июня по июль, плодоносит с июля по сентябрь.

Некоторые отличия в сезонном развитии отмечены между растениями на разных участках. Достоверные отличия ($p < 0,005$) выявлены для всех фаз, кроме фазы «полное осыпание плодов», на участках 1 и 4; для фаз «начало бутонизации», «начало и конец массового цветения», «созревание плодов» – на участках 2 и 4 (рис. 3, 4). Несмо-

Таблица 1. Средние даты наступления, окончания и продолжительности основных фенологических фаз развития растений *Opuntia engelmannii* var. *lindheimeri* в 2017–2019 гг.

Table 1. Average dates of onset and duration of the main phenological phases of plant development *Opuntia engelmannii* var. *lindheimeri* in 2017–2019

Участок Plot	Даты и продолжительность основных фаз развития Dates and duration of the main phenological phases			
	Стадии фаз Phenological phases stages	Вегетация Vegetation	Цветение Flowering	Созревание плодов / Fruits ripening
1	Начало / Onset	14.04 ± 2,3	07.06 ± 2,0	23.08 ± 2,0
	Конец / End	12.11 ± 1,7	01.07 ± 5,5	12.11 ± 1,7
	Продолжительность, дни / Duration, days	213 ± 5	25 ± 3	82 ± 1
2	Начало / Onset	20.04 ± 1,5	12.06 ± 3,8	29.08 ± 2,0
	Конец / End	13.11 ± 2,0	03.07 ± 5,5	13.11 ± 2,0
	Продолжительность, дни / Duration, days	208 ± 1	22 ± 2	77 ± 1
3	Начало / Onset	26.04 ± 5,0	17.06 ± 4,0	05.09 ± 2,5
	Конец / End	23.11 ± 4,4	09.07 ± 5,5	23.11 ± 4,4
	Продолжительность, дни / Duration, days	212 ± 4	22 ± 1	80 ± 6
4	Начало / Onset	10.04 ± 3,0	03.06 ± 1,5	14.08 ± 4,0
	Конец / End	23.10 ± 7,0	18.06 ± 5,0	23.10 ± 7,0
	Продолжительность, дни / Duration, days	197 ± 15	16 ± 4	71 ± 9

Таблица 2. Коэффициенты корреляции (R) и частной детерминации (R^2) по отдельно взятому фактору среды, обуславливающие наступление сезонных фаз развития

Table 2. Correlation coefficients (R) and partial determination (R^2) for a single environmental factor that determine the onset of seasonal phases of development

Фенологические фазы Seasonal phases of development	Количество часов солнечного сияния / Number of sunshine hours (R / R^2)	Сумма активных температур воздуха / Sum of active air temperatures $\Sigma t_a > +10,0$ °C (R / R^2)	Количество осадков, мм / Precipitation, mm (R / R^2)
Начало вегетации Vegetation onset	0,81 / 0,665	0,57 / 0,333	0,72 / 0,530
Начало бутонизации Budding onset	0,88 / 0,772	0,50 / 0,252	0,40 / 0,156
Начало цветения Flowering onset	0,99 / 0,974	0,28 / 0,081	0,76 / 0,581
Начало массового цветения Mass flowering onset	0,99 / 0,993	0,29 / 0,082	0,69 / 0,472
Конец массового цветения Mass flowering end	0,99 / 0,996	0,42 / 0,178	0,68 / 0,473
Конец цветения Flowering end	0,99 / 0,996	0,63 / 0,391	0,71 / 0,521
Начало окрашивания плодов Fruit coloring onset	0,94 / 0,887	0,61 / 0,383	0,48 / 0,231
Созревание плодов Fruit ripening	0,95 / 0,914	0,76 / 0,586	0,78 / 0,607
Начало осыпания плодов Fruit shedding onset	0,94 / 0,895	0,46 / 0,213	0,68 / 0,465
Конец плодоношения (вегетации) End of fruiting	0,92 / 0,861	0,47 / 0,225	0,31 / 0,099

Примечание. Жирным шрифтом выделены наиболее значимые параметры.

Note. The most significant parameters are highlighted in bold.

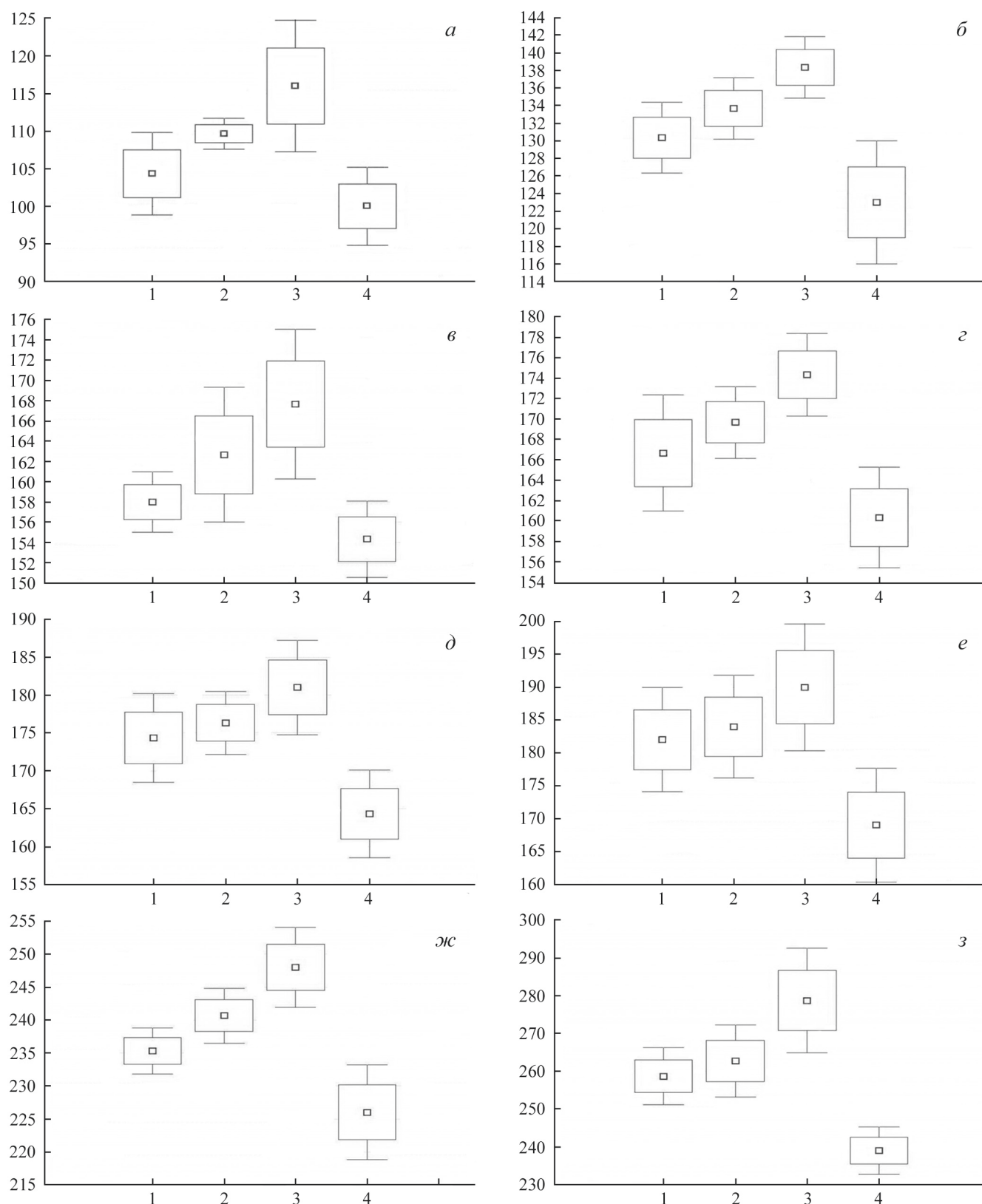


Рис. 4. Минимальные, средние и максимальные значения продолжительности фенологических фаз на разных участках. По оси X – участки, по оси Y – номера дней в году. a – начало вегетации; $б$ – начало бутонизации; $в$ – начало цветения; $г$ – начало массового цветения; $д$ – массовое цветение; $е$ – конец цветения; $ж$ – начало окрашивания плодов; $з$ – созревание плодов.

Fig. 4. Minimum, average and maximum values of the of phenological phases at different plots. Axis X – plots, axis Y – number of days in a year. a – onset of vegetation, $б$ – onset of budding, $в$ – onset of flowering, $г$ – onset of mass flowering, $д$ – mass flowering, $е$ – end of flowering, $ж$ – onset of fruit coloring, $з$ – fruit ripening.

тря на то, что растения опунции на участках 1 и 2 произрастают в разных типах сообществ, между ними отмечается наибольшее сходство по срокам и продолжительности большинства фенологических фаз. В результате корреляционного и регрессионного анализа выявлена зависимость сроков наступления отдельных фаз сезонного развития от погодных условий 2017–2019 гг. Установлено, что из всех абиотических факторов продолжительность солнечного сияния оказывает влияние на все фазы, так как для данного фактора коэффициент корреляции (R) составляет 0,81–0,99, детерминации (R^2) – 0,665–0,993. Наибольшее влияние количества осадков выявлено для фаз «начало вегетации» ($R = 0,72$, $R^2 = 0,530$), «начало и конец цветения» ($R = 0,76$ и $0,71$, $R^2 = 0,581$ и $0,521$ соответственно), «созревание плодов» ($R = 0,78$, $R^2 = 0,607$). Сумма активных температур воздуха выше $+10^\circ\text{C}$ оказывает наибольшее влияние на наступление фазы «созревание плодов» ($R = 0,76$, $R^2 = 0,586$) (табл. 2).

В результате исследований изменения климата в Крыму установлено, что потепление четко прослеживается с 1988–1989 гг. и продолжается до сих пор. При анализе условий тепло- и влагообеспеченности территории Южного берега Крыма за последнюю четверть века выявлено, что в последние годы наблюдается значительное повышение температур в январе – марте, и переход через $+5^\circ\text{C}$ весной наступает раньше в западной части приморской зоны ЮБК на 4–10 дней, в центральной – на 4–6 дней и в восточной – на 2–5 дней в сравнении с периодом 1930–2004 гг. На фоне общего потепления климата на ЮБК и в дальнейшем будет сохраняться тенденция более интенсивного повышения температур воздуха в марте и незначительного в апреле. В годовом ходе осадков прослеживается увеличение их количества в декабре – феврале и существенное снижение в апреле [19].

Мы предполагаем, что повышение среднегодовой температуры на ЮБК и в целом по Крыму будет способствовать увеличению инвазионного потенциала опунции. Подтверждением этому являются выявленные нами в последние годы натурализовавшиеся растения изучаемого вида в окрестностях г. Саки, расположенного в западном степном причерноморском районе, где климат характеризуется как приморско-степной, очень засушливый, умеренно теплый, с мягкой зимой. Среднемесяч-

ная температура в июне – июле в период цветения опунции составляет $+20,1...+22,2^\circ\text{C}$, минимальная $+14,7...+17,1^\circ\text{C}$, максимальная $+25,5...+28,3^\circ\text{C}$. Среднемесячная температура воздуха в декабре – феврале изменяется в диапазоне от $+1,3$ до $+4^\circ\text{C}$, минимальная от $-2,1$ до $+0,8^\circ\text{C}$, максимальная от $+4,8$ до $+7,3^\circ\text{C}$, среднегодовая температура $+11,8^\circ\text{C}$, среднегодовое количество осадков 440 мм, которые достаточно равномерно распределены по всем сезонам [20].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате проведенных нами исследований установлено, что на территории мыса Мартыян растения *Opuntia engelmannii* var. *lindheimeri* успешно проходят все фазы сезонного развития, что свидетельствует о том, что вид натурализовался в условиях Южного берега Крыма. В составе разных растительных сообществ продолжительность вегетации составляет от 190 до 215 дней, продолжительность цветения – 10–35 дней, созревания плодов – 53–89 дней. Относительно низкие температуры воздуха в зимний период ($-2...+8^\circ\text{C}$) определяют нахождение растений в фазе зимнего покоя, начало вегетации приходится на I–II декады апреля, окончание вегетации – на конец октября – начало ноября.

Основным фактором, определяющим прохождение всех фаз сезонного развития растений, является продолжительность солнечного сияния. Наши данные подтверждают выводы других авторов [9] о том, что для представителей рода *Opuntia* в условиях интродукции лимитирующим фактором является недостаточная инсоляция. Температурный режим и количество осадков в значительной степени влияют на сроки наступления фаз «начало цветения» и «созревание плодов».

На основании выявленных нами особенностей сезонного развития изученных растений опунции, а также прогнозируемого для ЮБК и Крыма в целом роста температуры воздуха зимних и весенних месяцев [19] мы предполагаем, что существует высокая вероятность расширения ареала *Opuntia engelmannii* var. *lindheimeri* не только в южнобережной, но и в других природных зонах полуострова.

Исследования проведены в рамках тем госзадания ФГБУН «НБС-ННЦ» №№ 0829-2019-0028, 0829-2019-0037.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Early R., Bradley B.A., Dukes J.S., Lawler J.J., Olden J.D., Blumenthal D.M., Gonzalez P., Grosholz E.D., Ibañez I., Miller L.P., Sorte C.J.B., Tatem A.J. 2016. Global threats from invasive alien species in the twenty-first century and national response capacities. *Nature Communications*. 7: 12485. doi: 10.1038/ncomms12485
2. Essl F., Dawson W., Kreft H., Pergl J., Pyšek P., van Kleunen M., Weigelt P., Mang Th., Dullinger S., Lenzner B., Moser D., Maurel N., Seebens H., Stein A., Weber E., Chatelain C., Inderjit, Genovesi P., Kartesz J., Morozova O., Nishino M., Nowak P.M., Pagad Sh., Shuw W.-S., Winter M. 2019. Drivers of the relative richness of naturalized and invasive plant species on Earth. *AoB Plants*. 11(5): plz051. doi: 10.1093/aobpla/plz051
3. Novoa A., Le Roux J.J., Robertson M.P., Wilson J.R.U., Richardson D.M. 2015. Introduced and invasive cactus species: a global review. *AoB Plants*. 7: plu078. doi: 10.1093/aobpla/plu078
4. Багрикова Н.А., Рыфф Л.Э. 2014. Инвазионный вид *Opuntia lindheimeri* Engelm. в Южном Крыму. *Сборник научных трудов Государственного Никитского ботанического сада*. 139: 47–66.
5. Багрикова Н.А., Рыфф Л.Э. 2014. О натурализации представителей рода *Opuntia* Mill. на территории Крымского полуострова. В кн.: *VI ботаничні читання пам'яті Й.К. Пачоського. Збірка тез доповідей міжнародної наукової конференції (Херсон, 19.05.2014 – 22.05.2014)*. Херсон, Херсонський державний університет: 19–21.
6. Fateryga V.V., Bagrikova N.A. 2017. Invasion of *Opuntia humifusa* and *O. phaeacantha* (Cactaceae) into plant communities of the Karadag Nature Reserve. *Nature Conservation Research. Заповідна наука*. 2(4): 26–39. doi: 10.24189/ncr.2017.011
7. Багрикова Н.А., Чичканова Е.С. 2018. О некоторых морфологических и морфометрических особенностях *Opuntia engelmannii* subsp. *lindheimeri* (Cactaceae), натурализовавшейся в природном заповеднике «Мыс Мартыан» (Крым). *Nature Conservation Research. Заповідна наука*. 3(Supplement 2): 54–65. doi: 10.24189/ncr.2018.066
8. Скурлатова М.В., Багрикова Н.А. 2019. О некоторых инвазионных видах растений города Севастополь. *Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада*. 131: 49–60. doi: 10.25684/NBG.boolt.131.2019.06
9. Васильева И., Серов Д. 2009. Интродукция видов рода *Opuntia* (Tournef.) Mill. (Cactaceae) на северо-запад России и ограничивающие ее факторы. *Вісник Київського національного університету імені Тараса Шевченка*. 19–21: 53–54.
10. Тахмазова Д.Н., Исламова З.Б., Гасымов Ш.Н. 2017. Фенология некоторых видов рода *Opuntia* (Tournef.) Mill. (Cactaceae Juss.) в условиях закрытого грунта на Апшероне. *Вестник Московского государственного областного университета. Серия: Естественные науки*. 4: 69–75. doi: 10.18384/2310-7189-2017-4-69-75
11. Arba M., Falisse A., Choukr-Allah R., Sindic M. 2018. Effect of irrigation at critical stages on the phenology of flowering and fruiting of the cactus *Opuntia* spp. *Brazilian Journal of Biology*. 78(4): 653–660. doi: 10.1590/1519-6984.170086
12. Hassan S., Louhaichi M., Day A.G., Park A.G., Johnson D.E. 2015. Applications of geo-informatics in cactus pear R&D: Case study of habitat suitability mapping of *Opuntia ficus-indica* (L.) Mill. In: *Development of a cactus pear agro-industry for the sub-Sahara Africa Region. Proceedings of International Workshop, University of the Free State, Bloemfontein, South Africa, 27–28 January 2015*. Brandfort, Firefly Publications (Pty) Ltd: 40–43.
13. Плугатарь Ю.В., Багрикова Н.А., Белич Т.В., Костин С.Ю., Крайнюк Е.С., Маслов И.И., Садогурский С.Е., Садогурская С.А., Саркина И.С. 2018. *Природный заповедник «Мыс Мартыан»*. Симферополь, АРИАЛ: 104 с.
14. *Flora of North America*. URL: http://www.efloras.org/florataxon.aspx?flora_id=1&taxon_id=242415197 (дата обращения: 10.06.2020).
15. Техас климат. 2020. *Climate-data.org*. URL: <https://ru.climate-data.org/северная-америка/соединенные-штаты-америки/техас-929/> (дата обращения: 16.07.2020).
16. Бейдеман И.Н. 1974. *Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ*. Новосибирск, Наука: 156 с.
17. Боровиков В. 2003. *Statistica. Искусство анализа данных на компьютере*. СПб., Питер: 688 с.
18. Кельчевская Л.С. 1971. *Методы обработки наблюдений в агро-климатологии*. Л., Гидрометеорологическое изд-во: 216 с.
19. Корсакова С.П. 2018. Оценка будущих изменений климата на Южном берегу Крыма. *Экосистемы*. 15(45): 151–165.
20. Саки климат (Российская Федерация). 2020. *Climate-data.org*. URL: <https://ru.climate-data.org/азия/российская-федерация/автономная-республика-крым/саки-33601/> (дата обращения: 16.07.2020).

REFERENCES

1. Early R., Bradley B.A., Dukes J.S., Lawler J.J., Olden J.D., Blumenthal D.M., Gonzalez P., Grosholz E.D., Ibañez I., Miller L.P., Sorte C.J.B., Tatem A.J. 2016. Global threats from invasive alien species in the twenty-first century and national response capacities. *Nature Communications*. 7: 12485. doi: 10.1038/ncomms12485
2. Essl F., Dawson W., Kreft H., Pergl J., Pyšek P., van Kleunen M., Weigelt P., Mang Th., Dullinger S., Lenzner B., Moser D., Maurel N., Seebens H., Stein A., Weber E., Chatelain C., Inderjit, Genovesi P., Kartesz J., Morozova O., Nishino M., Nowak P.M., Pagad Sh., Shuw W.-S., Winter M. 2019. Drivers of the relative richness of naturalized and invasive plant species on Earth. *AoB Plants*. 11(5): plz051. doi: 10.1093/aobpla/plz051
3. Novoa A., Le Roux J.J., Robertson M.P., Wilson J.R.U., Richardson D.M. 2015. Introduced and invasive cactus species: a global review. *AoB Plants*. 7: plu078. doi: 10.1093/aobpla/plu078
4. Bagrikova N.A., Ryff L.E. 2014. [Invasive species *Opuntia lindheimeri* Engelm. in South Crimea]. *Trudy Gosudarstvennogo Nikitskogo botanicheskogo sada*. 139: 47–66. (In Russian).
5. Bagrikova N.A., Ryff L.E. 2014. [On the naturalisation of representatives of the genus *Opuntia* Mill. in the territory of the Crimean Peninsula]. In: *VI botanichni chytannja pam'jati J.K. Pachos'kogo.: materialy mizhnarodnoi' naukovi*

- konferencii'. *Zbirka tez dopovidej mizhnarodnoi' naukovoï konferencii'*. [VI Botanical readings in memory of J.K. Pachozki. Abstracts of the international scientific conference (Kherson, Ukraine, 05/19/2014 – 05/22/2014)]. Kherson, Kherson State University: 19–21. (In Russian).
6. Fateryga V.V., Bagrikova N.A. 2017. Invasion of *Opuntia humifusa* and *O. phaeacantha* (Cactaceae) into plant communities of the Karadag Nature Reserve. *Nature Conservation Research*. 2(4): 26–39. doi: 10.24189/ncr.2017.011
 7. Bagrikova N.A., Chichkanova E.S. 2018. [About some morphological and morphometric features of *Opuntia engelmannii* subsp. *lindheimeri* (Cactaceae), naturalized in the “Cape Martyan” Nature Reserve (Crimea)]. *Nature Conservation Research*. 3(Supplement 2): 54–65. (In Russian). doi: 10.24189/ncr.2018.066
 8. Skurlatova M.V., Bagrikova N.A. 2019. [About some invasive plant species of Sevastopol]. *Byulleten' Gosudarstvennogo Nikitskogo botanicheskogo sada*. 131: 49–60. (In Russian). doi: 10.25684/NBG.boolt.131.2019.06
 9. Vasilieva I., Serov D. 2009. [Introduction of species of the genus *Opuntia* (Tournef.) Mill. (Cactaceae) on Northern-West on Russia and its limited factors]. *Visnyk Kyi'vs'kogo nacional'nogo universitetu imeni Tarasa Shevchenka*. 19–21: 53–54. (In Russian).
 10. Tahmazova D., Islamova Z., Gasimov Sh. 2017. [Phenology of some species from the genus *Opuntia* (Tournef.) Mill. (Cactaceae Juss.) in conditions of covered soils in Apsheron]. *Byulleten' Moskovskogo gosudarstvennogo regional'nogo universiteta. Seriya: Estesvennye nauki*. 4: 69–75. (In Russian). doi: 10.18384/2310-7189-2017-4-69-75
 11. Arba M., Falisse A., Choukr-Allah R., Sindic M. 2018. Effect of irrigation at critical stages on the phenology of flowering and fruiting of the cactus *Opuntia* spp. *Brazilian Journal of Biology*. 78(4): 653–660. doi: 10.1590/1519-6984.170086
 12. Hassan S., Louhaichi M., Day A.G., Park A.G., Johnson D.E. 2015. Applications of geo-informatics in cactus pear R&D: Case study of habitat suitability mapping of *Opuntia ficus-indica* (L.) Mill. In: *Development of a cactus pear agro-industry for the sub-Sahara Africa Region. Proceedings of International Workshop, University of the Free State, Bloemfontein, South Africa, 27–28 January 2015*. Brandfort, Firefly Publications (Pty) Ltd: 40–43.
 13. Plugatar Yu.V., Bagrikova N.A., Belich T.V., Kostin S. Yu., Krainyuk E.S., Maslov I.I., Sadogursky S.E., Sadogurskaya S.A., Sarkina I.S. 2018. *Prirodnyy zapovednik “Mys Mart'yan”*. [Cape Martyan Nature Reserve]. Simferopol, ARIAL: 104 p. (In Russian).
 14. *Flora of North America*. Available at: http://www.efloras.org/florataxon.aspx?flora_id=1&taxon_id=242415197 (accessed 10 June 2020).
 15. [Texas climate]. 2020. *Climate-data.org*. Available at: <https://ru.climate-data.org/северная-америка/соединенные-штаты-америки/тexas-929/> (accessed 16 July 2020). (In Russian).
 16. Beydeman I.N. 1974. *Metodika izucheniya fenologii rasteniy i rastitel'nykh soobshchestv*. [A technique for studying the phenology of plants and plant communities]. Novosibirsk, Nauka: 156 p. (In Russian).
 17. Borovikov V. 2003. *Statistica. Iskustvo analiza dannykh na komp'yutere*. [Statistica. The art of analyzing data on a computer]. St Petersburg, Piter: 688 p. (In Russian).
 18. Kelchevskaya L.S. 1971. *Metody obrabotki nablyudeniy v agroklimateologii*. [Methods of processing observations in agroclimatology]. Leningrad, Hydrometeorological publishing house: 216 p. (In Russian).
 19. Korsakova S.P. 2018. [The evaluation of future climate change in the Southern coast of the Crimea]. *Ekosistemy*. 15(45): 151–165. (In Russian).
 20. [Saki climate (Russian Federation)]. 2020. *Climate-data.org*. Available at: <https://ru.climate-data.org/азия/российская-федерация/автономная-республика-крым/саки-33601/> (accessed 16 July 2020). (In Russian).

Поступила 21.09.2020