

## ХАРАКТЕРИСТИКА ПЛОДОВ И СЕМЯН НАТУРАЛИЗОВАВШИХСЯ В КРЫМУ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *OPUNTIA* (САСТАСЕАЕ)

© 2021 г. Н. А. Багрикова<sup>1,\*</sup>, Л. Э. Рыфф<sup>1</sup>, Е. С. Чичканова<sup>1</sup>, Я. А. Перминова<sup>1</sup>

<sup>1</sup> ФГБУН «Никитский ботанический сад – Национальный научный центр РАН»  
спуск Никитский, 52, пгт. Никита, Ялта, 298648, Россия

\*e-mail: nbagrik@mail.ru

Поступила в редакцию 15.04.2021 г.

После доработки 13.07.2021 г.

Принята к публикации 27.07.2021 г.

Приведено описание натурализовавшихся на территории Крымского полуострова представителей рода *Opuntia* Mill.: *Opuntia engelmannii* Salm-Dyck ex Engelm. var. *lindheimeri* (Engelm.) U. Guzman et Mandujano), *O. fragilis* (Nutt.) Haw., *O. humifusa* Raf., *O. macrorhiza* Engelm., *O. polyacantha* Haw., *O. phaeacantha* Engelm. f. *rubra* Späth., *O. tortispina* Engelm. et J.M. Bigelow, *O. tunoidea* Gibbes. Дана характеристика, изучены и описаны морфологические и морфометрические параметры плодов и семян. Наиболее характерными отличительными признаками плодов являются их форма, цвет, а также консистенция и окраска мякоти; семян – их размер, текстура поверхности, ширина ободка. Полученные результаты могут быть использованы для идентификации таксонов, а также при составлении определительных ключей подсемейства Opuntioideae.

**Ключевые слова:** *Opuntia*, Састасеае, семена, плоды, морфология, натурализация, Крымский полуостров

**DOI:** 10.31857/S0006813621100033

Род *Opuntia* Mill. является одним из крупнейших в семействе Састасеае Juss. и включает, по данным разных авторов (Britton, Rose, 1919; Backeberg, 1976; Anderson, 2001; Griffith, Porter, 2009; Hunt, 2016), от 90 до 250 видов, из которых согласно The Plant List (2013) признанными являются 226 таксонов видового и инфравидового ранга, в том числе 191 вид. Этот род характеризуется значительным разнообразием, образуя множество разновидностей, форм и гибридов как *in situ*, так и *ex situ*. В естественных условиях опунции произрастают в Южной и Северной Америке и на прилегающих островах (Rebman, Pinkava, 2001; Pinkava, 2003; Bulot, 2007; Majure, Ervin, 2007). Многие виды были интродуцированы и широко распространились в Европе, Африке, Азии, Австралии, на Канарских островах (Dean, Milton, 2000; Frawley, 2007; Erre et al., 2009). Не менее 27 видов *Opuntia* являются инвазионными растениями в различных регионах Земного шара, при этом наибольшее число натурализовавшихся видов отмечено в Испании, Южной Африке и Австралии (Novoa et al., 2015).

В последние десятилетия отмечается повышенный интерес к вопросам изучения таксономии, построения филогенетических систем триб подсемейства Opuntioideae (Doweld, 1999; Grif-

fith, Porter, 2009; Majure et al., 2012; Shalabi, 2015). Проводятся исследования морфологии, анатомии, молекулярно-генетических особенностей представителей рода *Opuntia*, в том числе плодов и семян (Vuxbaum, 1953; Degano et al., 1997; Nyffeler, 2002; Stuppy, 2002; Guerrero-Muñoz et al., 2006; Luna-Paez et al., 2007; Orozco-Segovia et al., 2007; Nabibi et al., 2008; Erre, Chessa, 2013; Samah et al., 2015; Novoa et al., 2016; Bagrikova, Chichkanova, 2018; Nunez-Castelum et al., 2018; Lopes et al., 2021). Отмечается, что многие виды опунций относятся к таксономически сложным группам, и даже в пределах естественного ареала исследователи (Rebman, Pinkava, 2001; Pinkava, 2003; Majure, 2007; Majure, Ervin, 2007; Majure et al., 2012) часто выделяют множество разновидностей и форм внутри одного вида. Результаты недавно проведенных исследований доказали наличие у представителей подсемейства Opuntioideae корреляции между признаками семян, размерами генома и инвазивностью (Novoa et al., 2016; Lopes et al., 2021), что свидетельствует о важности изучения параметров семян и возможности использования результатов подобных исследований для предварительной оценки как размера генома, так и потенциальной инвазивности тех или иных видов.

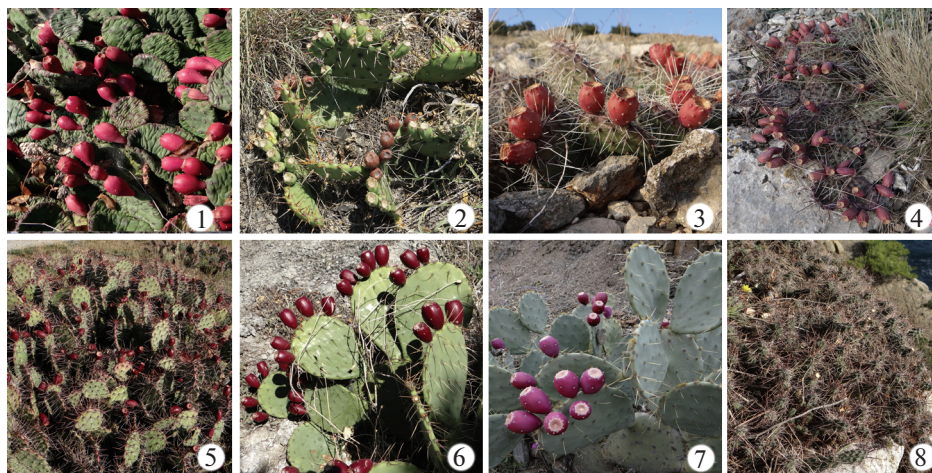


Рис. 1. Общий вид натурализовавшихся в Крыму представителей рода *Opuntia*.

Fig. 1. General appearance of the *Opuntia* representatives naturalized in Crimea.

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

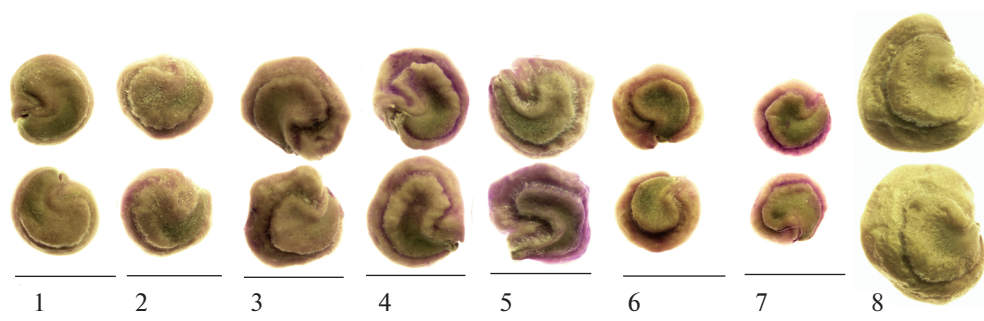
Многоплановые исследования по изучению представителей рода *Opuntia* на территории Крыма проводятся на базе одного из старейших научных учреждений – Никитского ботанического сада (НБС), в котором собрана одна из богатейших коллекций суккулентов. Интродукции представителей рода *Opuntia* уделялось большое внимание с первых лет существования НБС (1812–1824 гг.) (Belousova, 1998; Plugatar et al., 2016; Chichkanova et al., 2018). Установлено, что из 55 видов, разновидностей и форм подсемейства Opuntioideae, интродуцированных в Крыму, многие из которых представлены в коллекции НБС, на территории Крымского полуострова натурализовались не менее восьми таксонов видового и инфравидового ранга (Bagrikova, Ryff, 2014b; Bagrikova, 2017). В НБС проводились исследования биологических и физиологических особенностей разных видов *ex situ* (Gubanova, Belousova, 2003; Gubanova, 2007; 2008; 2012). Изучались распространение, фитоценоотические, фенологические (Bagrikova, Ryff, 2014a; Bagrikova et al., 2014; Fateryga, Bagrikova, 2017; Bagrikova, 2017, 2018; Scurlatova, Bagrikova, 2019; Bagrikova et al., 2020), биоморфологические (Belousova, Bagrikova, 1999; Bagrikova, Chichkanova, 2018) особенности некоторых натурализовавшихся в Крыму представителей рода *Opuntia*, в том числе *O. humifusa* (Raf.) Raf., *O. engelmannii* Salm-Dyck ex Engelm. var. *lindheimeri* (Engelm.) B.D. Parfitt et Pinkava, *O. phaeacantha* Engelm. f. *rubra* Späth. Однако, комплексный анализ на основе изучения и описания качественных и количественных признаков плодов и семян натурализовавшихся в Крыму опунций с приведением иллюстративного материала не проводился.

Цель работы: изучить и выявить таксономически значимые особенности плодов и семян натурализовавшихся в Крыму представителей рода *Opuntia*, в том числе для их применения при определении семенного материала, поступившего из различных источников.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объект исследований – восемь представителей рода *Opuntia* Mill.: *O. engelmannii* Salm-Dyck ex Engelm. var. *lindheimeri* (Engelm.) B.D. Parfitt et Pinkava, *O. fragilis* (Nutt.) Haw., *O. humifusa* (Raf.) Raf., *O. macrorhiza* Engelm., *O. phaeacantha* Engelm. f. *rubra* Späth., *O. polyacantha* Haw., *O. tortispina* Engelm. et J.M. Bigelow, *O. tunoidea* Gibbes (рис. 1). Определение опунций проводилось по работам, касающимся систематики семейства Сactaceae (Britton, Rose, 1919; Zamyatnin, 1958; Backeberg, 1976; Anderson, 2001; Pinkava, 2003), а также на основе анализа интернет-ресурсов (*Opuntia* Web, 2020; Tropicos.org, 2020). Номенклатура и объем таксонов приводится в соответствии с международными базами данных The Plant List (2013), Catalogue of Life (2020), IPNI (2020), Tropicos.org (2020).

Параметры растений изучались в 2013–2020 гг. традиционными методами, как в условиях их произрастания в полуприродных и естественных сообществах на территории Крымского полуострова, так и в лабораторных условиях, сопровождалась съемкой на цифровые фотокамеры Canon Power Shot SX130 IS, Sony DSC-H11, Sony DSC-HX200. Были изучены качественные признаки плодов (форма, окраска поверхности; консистенция, вкус и окраска мякоти) и семян (форма, окраска семенной кожуры), а также количе-



**Рис. 2.** Семена натурализовавшихся в Крыму представителей рода *Opuntia*. Масштабные линейки: 5 мм.

**Fig. 2.** Seeds of the *Opuntia* representatives naturalized in Crimea. Scale bars: 5 mm.

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

ственные показатели: ширина и диаметр плодов, см, коэффициент удлинения (соотношение длины к диаметру); количество семян на один плод (экз.); диаметр семян по длине и ширине, периметр, ширина узкой и широкой части ободка (мм); площадь (кв. мм). Диаметр плода измерялся в самой широкой части. При анализе и описании плодов выборка составляла от 15 до 30 для локально распространенных видов и от 685 до 745 образцов из разных мест произрастания для широко распространенных в разных биотопах видов. Изучение параметров семян (по 30 экз. для каждого таксона) проводили при помощи микроскопа *Nikon SMZ 745 T*, с компьютерной микрофото съемкой, с учетом имеющихся рекомендаций (Guerrero-Muñoz et al., 2006). Характеристика плодов и семян дана на основании представлений ряда авторов (Buxbaum, 1953; Artyushenko et al., 1986, 1990; Vyshenskaya, 1991). Статистическая обработка данных проведена с помощью программ MS Excel 10 и Statistica 10.0.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

У представителей подсемейства *Opuntioideae* и рода *Opuntia* плоды одногнездные, сочная или сухая ягода, разные по размерам и форме (шаровидные, грушевидные, эллиптические, яйцевидные или обратнойцевидные), но с углублением на вершине. Поверхность плодов голая или с хорошо развитыми ареолами с большим количеством глохидий, иногда колючек. Семена по форме сплюснутые или уплощенно-почковидные (кампилотропные). Семя полностью обрастает сильно склерифицированным присемянником (ариллузом), свободным остается только микропиле; ариллярный покров семени каменистый, поверхность сухая, гладкая. Зародыш согнутый (Zamyatin; 1958; Vyshenskaya, 1991; Anderson, 2001).

Плоды у большинства изученных представителей рода *Opuntia* сочные, съедобные, только у

*O. fragilis* – сухие, несъедобные. Семена занимают значительную часть объема плода, твердые, часто округло-дисковидной, иногда неправильной формы, с ровным или извилистым краем. Зародыш хорошо выражен, в виде запятой, окружен узким или широким ободком (периспермом) (рис. 2).

Ниже приводится характеристика и сравнительный анализ качественных и количественных признаков плодов и семян натурализовавшихся в Крыму опунций.

**1. *O. humifusa*.** Наиболее распространенный в Крыму вид. Встречается в горной части – на южном побережье от Севастополя до Коктебеля, а также в степной и предгорной зонах полуострова в разных типах растительности (Bagrikova, Ryff, 2014b; Bagrikova et al., 2014; Skurlatova, Bagrikova, 2019). Плоды многочисленные, в среднем до 10–14 экз. на кладодий (рис. 1.1), созревают в сентябре-октябре, могут оставаться на растениях до начала следующего вегетационного периода. Поверхность их 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 чаще всего грушевидной или булавовидной формы, резко суженные в основании – 1.8–5.8 см длины (L) и 0.7–2.3 диам., отличаются в разных популяциях по форме (коэффициенту удлинения) и размерам. В целом, морфометрические параметры плодов характеризуются средней вариабельностью признаков: длина (Cv – 19.1%), диаметр (14.3%) и коэффициент удлинения (19.3%). В ценопопуляциях, произрастающих в разреженных древесно-кустарниковых или высоко-разнотравно-злаковых степных сообществах, плоды у опунций более удлиненной формы, так как соотношение L/D составляет 2.5–3.5, тогда как у растений, произрастающих на открытых каменистых местообитаниях, – 1.6–1.9. Количество семян на один плод варьирует значительно – от 13 до 43 (Cv – 29.8%). В каждом плоде

содержится в среднем до 25 семян (табл. 1). По литературным данным в условиях естественного ареала и культивирования окраска плодов меняется от зеленоватого до абрикосового и красно-коричневатого цвета, плоды мясистые, суженные к основанию, размеры – (2.5) 3.0–5.0 см дл., 1.2–2.0 см в диам. (Zamyatnin, 1958; Backeberg, 1976; Pinkava, 2003; Majure, Ervin, 2007; Opuntia Web, 2015).

Семена дисковидные, 3.8–5.0 мм дл. (L), 3.9–4.7 мм шир. (W) с относительно узким (в среднем до 1.1 мм) и ровным ободком (периспермом) (рис. 2.1). Коэффициент удлинения (соотношение L/W) менее 1.0, так как длина их часто меньше ширины (табл. 1). Семенная кожура серо-желтого цвета, поверхность матовая (рис. 2.1). Для большинства параметров семян выявлена слабая вариабельность признаков: длина (Cv – 5.0%), ширина (3.4%), площадь (8.2%) и периметр (4.1%), тогда как такие параметры, как ширина ободка (в наиболее узкой части 0.2–0.5 мм, в наиболее широкой части 0.6–1.8 мм) отличаются средней и высокой изменчивостью (26.7 и 35.5%, соответственно) (табл. 1). В природном ареале семена от светло-коричневых до серых, диаметр – 3.5–4.5 мм, ободок – до 1.0 мм (Pinkava, 2003; Opuntia Web, 2015), в культуре – до 4.0–5.0 мм (Zamyatnin, 1958). Параметры плодов и семян натурализовавшихся в Крыму растений *O. humifusa* зависят от условий произрастания.

**2. *O. macrorhiza*.** Натурализовавшиеся растения имеют локальное распространение – в Гурзуфе, на территории МДЦ “Артек” (Bagrikova, Ryff, 2014b), единичные особи выявлены на территории парка “Харакс” (пгт Гаспра). Плоды многочисленные, до 6–10 экз. на кладодий (рис. 1.2), созревают в сентябре–октябре, также как у предыдущего вида, незрелые плоды могут оставаться на растениях до начала следующего вегетационного периода. Поверхность плодов красного или розово-красного цвета, отличаются незначительным количеством глохидий. Мякоть светлая, достаточно плотная по консистенции, сладкая по вкусу. Плоды грушевидные (рис. 1.2), по размерам и форме имеют большое сходство с плодами *O. humifusa* – 2.0–5.0 см дл. и 1.2–2.2 см диам. (табл. 1). В целом, морфометрические параметры плодов характеризуются средней изменчивостью признаков: длина (Cv – 14.7%), диаметр (10.6%) и коэффициент удлинения (12.9%), что, вероятнее всего, обусловлено распространением натурализовавшихся растений в сходных экологических условиях. Однако количество семян на один плод варьирует значительно (Cv – 36.0%, при минимальных и максимальных значениях от 14 до 40) (табл. 1). Согласно литературным данным, плоды пурпурные или розовые, до 5.0 см дл. (Backeberg, 1976) или от зеленого, желтоватого до матово-красного цвета,

удлиненно-обратнояйцевидные, мясистые, голые, 2.5–4.0 см дл. и 1.5–2.8 см диам. (Pinkava, 2003).

Семена дисковидно-округлые, 4.1 мм диам., с коэффициентом удлинения около 1.0 (табл. 1) семенная кожура серо-желто-коричневатого цвета, поверхность матовая (рис. 2.2). Для большинства параметров семян выявлена слабая вариабельность признаков: ширина (7.5%), площадь (7.9%) и периметр (3.8%), тогда как такие параметры, как длина семян, ширина ободка в наиболее узкой (0.2–0.6 мм) и в наиболее широкой (1.0–1.6 мм) частях отличаются средней изменчивостью (12.1%, 27.0% и 15.3%, соответственно) (табл. 1). Поверхность большинства семян, как и у *O. humifusa*, ровная, некоторые семена имеют волнистую поверхность, они отличаются так же неравномерностью ширины ободка. В природном ареале семена желто-коричневые, более или менее округлые, 4.0–5.0 мм в диам., толстоватые, искривленные, ободок широкий, выступающий на 0.5 мм (Backeberg, 1976; Pinkava, 2003). Натурализовавшиеся в Крыму растения отличаются более широким ободком у семян.

**3. *O. polyacantha*.** Натурализовавшиеся растения имеют локальное распространение – в Балаклаве (город федерального значения Севастополь), на склонах горы Таврос, где отмечаются в смешанных группах с *O. humifusa* и *O. tortispina* (Bagrikova, Ryff, 2014b). Растения прямостоячегораспростертые, 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, в основании окрашенными в розово-коричневый цвет, кончик – в темно-коричневый цвет. В ареолах расположено до 2–3 крупных (3.5–6.0 см дл.) и 3–4 коротких (1.0–1.5 см дл.) колючек, глохидии зеленого или желто-коричневого цвета (рис. 1.3).

Плоды относительно немногочисленные, от 2 до 6 экз. на кладодий, розово-красного или оранжево-красного цвета, от бочонкообразной до округлой формы, закругленные в основании, ободок плода в верхней части заостренный, отличаются большим количеством глохидий (рис. 1.3), сладкие по вкусу, сочные, с плотной и относительно вязкой мякотью, которая при полном созревании в сентябре–октябре становится более рыхлой, имеет более светлую окраску по сравнению с поверхностью плода, 2.1–3.5 дл., 1.6–2.5 шир., коэффициент удлинения (L/D) – 1.1–1.9. Количество семян на один плод варьирует значительно от 26 до 70 (Cv – 31.3%). В каждом плоде содержится в среднем 45 семян (табл. 1). В незрелых плодах семена плохо отделяются от вязкой мякоти.

Семена дисковидные, с неровной поверхностью и извилистым краем (рис. 2.3), 3.9–5.1 мм шир.,



Таблица 1. Количественные показатели плодов и семян натурализовавшихся в Крыму представителей рода *Oriuntia*  
 Table 1. Quantitative parameters of fruits and seeds in *Oriuntia* representatives naturalized in Crimea

Количественные показатели Quantitative parameters		Таксоны/Таха							
		1	2	3	4	5	6	7	8
<b>Плод/Fruit</b>		<i>n</i> = 585	<i>n</i> = 105	<i>n</i> = 30	<i>n</i> = 30	<i>n</i> = 30	<i>n</i> = 745	<i>n</i> = 45	<i>n</i> = 15
Длина, см Length, cm	$M \pm m$ Min/max Cv, %	3.5 ± 0.03 1.8/5.8 19.1	3.6 ± 0.05 2.0/5.0 14.7	3.0 ± 0.06 2.1/3.5 9.7	3.6 ± 0.09 2.4/4.8 14.7	4.1 ± 0.07 3.1/5.5 11.2	5.6 ± 0.04 3.2/8.2 18.0	5.8 ± 0.14 4.7/7.3 12.7	1.5 ± 0.06 1.0/1.9 17.9
Диаметр, см Diameter, cm	$M \pm m$ min/max Cv, %	1.8 ± 0.01 0.7/2.4 13.2	1.7 ± 0.02 1.2/2.2 10.6	2.2 ± 0.04 1.6/2.5 10.5	1.6 ± 0.07 1.1/1.8 10.0	2.5 ± 0.04 2.0/3.1 9.2	3.3 ± 0.01 2.1/4.7 11.1	3.1 ± 0.07 2.0/3.9 11.8	0.9 ± 0.03 0.7/1.1 14.4
Коэффициент удлинения Elongation ratio (L/D)	$M \pm m$ min/max Cv, %	2.0 ± 0.02 1.0/3.7 19.3	2.1 ± 0.03 1.3/2.8 12.9	1.4 ± 0.03 1.1/1.9 12.1	2.2 ± 0.09 1.5/3.6 22.7	1.7 ± 0.03 1.3/2.3 12.9	1.7 ± 0.01 1.2/2.5 18.0	1.9 ± 0.05 1.4/2.5 15.7	1.6 ± 0.05 1.1/1.8 12.5
Кол-во семян на плод, шт. Number of seeds per fruit	$M \pm m$ min/max Cv, %	25.0 ± 1.0 13/43 29.8	24.0 ± 2.7 14/40 36.0	45.0 ± 3.5 21/70 31.3	33.0 ± 3.4 17/44 27.0	48.0 ± 4.7 21/89 41.6	197.0 ± 3.9 41/342 28.8	226.0 ± 20.8 67/411 46.9	9.0 ± 1.0 4/14 37.6
<b>Семя/Seed</b>		<i>n</i> = 30	<i>n</i> = 30	<i>n</i> = 30	<i>n</i> = 30	<i>n</i> = 30	<i>n</i> = 30	<i>n</i> = 30	<i>n</i> = 30
Площадь, мм <sup>2</sup> Area, mm <sup>2</sup>	$M \pm m$ min/max Cv, %	15.4 ± 0.38 13.0/17.3 8.2	14.9 ± 0.33 11.8/16.8 7.9	20.9 ± 0.63 15.3/30.9 19.5	16.7 ± 0.38 14.5/20.1 6.1	24.2 ± 0.75 16.5/30.9 15.2	12.2 ± 0.33 9.0/16.9 19.4	11.5 ± 0.28 10.0/14.8 11.8	25.3 ± 1.0 20.5/29.2 11.7
Периметр, мм Perimeter, mm	$M \pm m$ min/max Cv, %	15.2 ± 0.16 13.9/16.1 4.1	14.9 ± 0.16 13.4/16.0 3.8	19.0 ± 0.33 15.3/30.9 8.4	16.1 ± 0.33 14.9/18.5 4.7	19.6 ± 0.31 16.7/1.9 6.9	13.4 ± 0.19 11.6/15.3 9.6	12.2 ± 0.13 11.2/14.6 13.2	19.9 ± 0.31 18.9/21.2 4.7
Длина, мм Length, mm	$M \pm m$ min/max Cv, %	4.3 ± 0.05 3.9/4.8 4.7	4.1 ± 0.1 3.3/5.6 12.1	4.6 ± 0.1 3.6/5.7 11.6	5.6 ± 0.08 4.8/6.5 7.9	5.6 ± 0.17 3.9/6.8 11.8	4.2 ± 0.06 3.5/4.6 5.4	3.9 ± 0.06 3.3/4.5 6.8	5.6 ± 0.14 4.1/6.2 9.6
Ширина, мм Width, mm	$M \pm m$ min/max Cv, %	4.5 ± 0.05 3.9/4.7 4.7	4.1 ± 0.06 3.4/4.8 7.5	4.5 ± 0.06 3.9/5.1 7.1	5.1 ± 0.06 4.3/5.7 6.7	4.8 ± 0.15 3.2/5.6 12.0	4.0 ± 0.07 3.5/4.4 6.3	3.8 ± 0.06 3.0/4.2 6.5	6.2 ± 0.22 4.2/7.2 13.9
Коэффициент удлинения Elongation ratio (L/W)	$M \pm m$ min/max Cv, %	0.9 ± 0.02 0.9/1.1 7.1	1.0 ± 0.03 0.7/1.3 14.2	1.0 ± 0.02 0.7/1.2 11.9	1.1 ± 0.01 0.9/1.22 5.8	1.2 ± 0.06 0.8/1.6 19.2	1.0 ± 0.02 0.8/1.2 8.2	0.9 ± 0.02 1.1/1.3 5.2	0.9 ± 0.02 0.8/1.2 10.3
Широкая часть ободка, мм Wide part of rim, mm	$M \pm m$ min/max Cv, %	1.1 ± 0.09 0.6/1.8 35.5	1.3 ± 0.04 0.9/1.6 15.3	1.8 ± 0.09 1.0/2.8 28.1	1.6 ± 0.09 0.9/2.6 31.1	2.0 ± 0.1 1.3/2.8 20.5	1.3 ± 0.05 0.9/1.5 14.8	1.0 ± 0.04 0.65/1.3 12.2	2.9 ± 0.2 1.7/4.0 26.6
Узкая часть обода, мм Narrow part of rim, mm	$M \pm m$ min/max Cv, %	0.3 ± 0.02 0.2/0.5 26.7	0.4 ± 0.02 0.2/0.6 27.0	0.3 ± 0.02 0.1/0.6 32.4	0.5 ± 0.03 0.3/0.9 31.3	0.5 ± 0.05 0.3/1.0 41.7	0.5 ± 0.02 0.3/0.56 19.6	0.3 ± 0.03 0.1/0.4 16.0	1.1 ± 0.12 0.5/2.0 41.6

Таксоны/Таха: 1 — *O. humifusa*, 2 — *O. macrostigma*, 3 — *O. polysantha*, 4 — *O. tortispina*, 5 — *O. phaeosantha* f. *rubra*, 6 — *O. engelmannii* var. *lindheimeri*, 7 — *O. tunoidea*, 8 — *O. fragilis*.

3.6–5.7 мм дл., при размерах широкой части ободка – 1.0–2.8 мм, узкой части – 0.2–0.6 мм (табл. 1). Семенная кожура желто-кремового цвета с розоватым оттенком, поверхность матовая (рис. 2.3). Для большинства параметров семян выявлена средняя и высокая вариабельность признаков: длина ( $C_v$  – 11.6%), площадь ( $C_v$  – 19.5%), узкая и широкая части ободка ( $C_v$  – 32.4% и 28.1% соответственно), только такие параметры, как ширина и периметр отличаются слабой изменчивостью ( $C_v$  – 7.1% и 8.4% соответственно) (табл. 1).

**4. *O. tortispina*.** Натурализовавшиеся растения имеют локальное распространение – в Балаклаве, на склонах горы Таврос, вместе с двумя другими таксонами (*O. humifusa*, *O. polyacantha*) (Bagrikova, Ryff, 2014b), по внешнему виду похожи на растения *O. macrorhiza*, но имеют признаки, приведенные для *O. tortispina*. По литературным данным (Zamyatnin, 1958; Pinkava, 2003; Opuntia Web, 2015) растения *O. tortispina* высотой до 0.3 м, распростертые, ползучие, с сегментами 6.5–20.0 см дл. и 4.0–12.0 см шир., колючек от 1 до 9, от белого до серого с бледно-коричневыми кончиками и основаниями, иногда коричневые по всей длине, глохидии от желтого до коричневатого-белого цвета, до 6.0 мм дл. Наибольшее сходство выявленные в Крыму экземпляры имеют с натурализовавшимися в астраханских песках в Нижнем Поволжье растениями, которые приводятся под названиями *O. tortispina* Engelm. et J.M. Bigelow var. *cymochila* (Engelm.) Backeb., *O. cymochila* Engelm. et J.M. Bigelow (Sagalaeв, Pilipenko, 2007; Afanas'ev, 2009). Сложности в определении растений опунций, произрастающих в разных регионах, привели к тому, что в литературных источниках (Britton, Rose, 1919; Zamyatnin, 1958; Backeberg, 1976) и интернет-ресурсах (Opuntia Web, 2015; Pinkava, 2003; Catalogue of Life, 2020; Tropicos, 2020) растения *O. tortispina* var. *cymochila* приводились под разными названиями: *O. tortispina* Engelm. et J.M. Bigelow, *O. cymochila* Engelm. et J.M. Bigelow, *O. tortispina* subsp. *cymochila* (Engelm. et J.M. Bigelow) Backeb., *O. tortispina* var. *cymochila* (Engelm. et J.M. Bigelow) Backeb., *O. mesacantha* Raf. var. *cymochila* J.M. Coult. В базе данных The Plant List (2013) *O. cymochila* приводится как синоним *O. macrorhiza*, а в Catalogue of Life (2020) – как синоним *O. tortispina*.

Натурализовавшиеся в Крыму растения, как правило, распростертые, характерно активное нарастание побегов в горизонтальной плоскости, произрастают одиночно или группами, образуя колонии, зимой побеги сильно полегают, летом – немного приподнимаются. Сегменты от круглой до яйцевидной формы 5.0–8.5 см дл. и 5.0–8.0 см шир., темно-зеленого цвета, зимой сильно сморщенные. Ареолы с большим количеством относительно длинных желто-коричневого цвета глохидий. От 2 до 4 колючек расположено в верхней по-

ловине сегмента. Колючки светло-коричневого цвета, более темные или почти черные в основании, 3.5–7.5 см дл. Цветки желтые. В базе данных The Plant List (2013) *O. tortispina* приводится среди синонимов *O. macrorhiza*, тогда как согласно Catalogue of Life (2020), является признанным таксоном.

Плоды относительно немногочисленные, в среднем от 4 до 8 экз. на кладодий, красного или красно-бордового цвета (рис. 1.4), сочные, достаточно мясистые, при полном созревании в сентябре-октябре консистенция рыхлая, более темной красно-фиолетовой окраски, по вкусу сладкие, ближе к нейтральному. Также как у *O. humifusa* и *O. macrorhiza* плоды удлиненные, небольшие – 2.4–4.8 см дл. и 1.1–1.8 диам., содержат от 17 до 44 семян (табл. 1), но отличаются от плодов этих видов по форме и окраске. Ободок плода в верхней части чаще всего закругленный. По литературным данным плоды у *O. tortispina* яйцевидные, до 5 см дл. и 2–3 см диам. (Zamyatnin, 1958; Backeberg, 1976), мясистые, пурпурно-красные, овальные или широко яйцевидные, в основании не сужены, голые, без шипов, до 3.0 см дл., 2.0–2.5 см диам., пупок глубокий (Pinkava, 2003; Opuntia Web, 2015). У растений *O. cymochila* плоды не очень крупные, сладкие, пурпурной или темно-коричневой окраски, практически полностью заполненные семенами. Семена дисковидные 5–6 мм диам., с широким, выдающимся ободком (Ferguson, 1987; Opuntia Web, 2015). У натурализовавшихся в Крыму растений морфометрические параметры плодов характеризуются средней вариабельностью признаков: длина ( $C_v$  – 14.7%), ширина ( $C_v$  – 10.0%), тогда как коэффициент удлинения, а также количество семян на один плод меняется более значительно ( $C_v$  – 22.9% и 27.0%, соответственно) (табл. 1).

Семена дисковидные, с неровной поверхностью и извилистым краем (рис. 2.4), по размерам крупнее, чем у *O. macrorhiza*, 4.8–6.5 мм дл., 4.3–5.7 мм шир. Ободок шире, чем у *O. humifusa* и *O. macrorhiza*, но уже, чем у *O. polyacantha* при размерах широкой части ободка – 0.9–2.6 мм, узкой части – 0.3–0.9 мм (табл. 1). Семенная кожура серо-желтого цвета, поверхность матовая (рис. 2.4). Для большинства параметров семян выявлена слабая вариабельность признаков: длина ( $C_v$  – 7.9%), ширина ( $C_v$  – 6.7%), площадь ( $C_v$  – 6.1%) и периметр ( $C_v$  – 4.7%), тогда как такие параметры, как ширина ободка в широкой и узкой части отличаются высокой изменчивостью ( $C_v$  – 31.3% и 31.1%, соответственно) (табл. 1). Семена у *O. tortispina* в культуре – 4.0–6.0 мм в поперечнике, толстые правильной формы, с небольшим углублением (Zamyatnin, 1958), в условиях природного ареала беловато-коричневые, неправильной формы, 3.0–4.0 мм шир., 4.0–6.0 мм дл., ободок 1–2 мм (Pinkava, 2003; Opuntia Web, 2015).

Таким образом, растения, приведенные нами как *O. tortispina*, отличаются от растений *O. macrorhiza* и *O. polyacantha* по форме, окраске и размерам плодов, качественным признакам и количеству семян. Однако существует вероятность того, что на горе Таврос произрастают гибридные формы, так как при описании *O. tortispina* (Pinkava, 2003) указывается, что таксон, по-видимому, гибридного происхождения, имеет промежуточные характерные признаки от своих предполагаемых родителей — *O. macrorhiza* и *O. polyacantha*. Обращается также внимание на то, что гексаплоиды *O. tortispina* могут гибридизировать с гексаплоидом *O. phaeacantha*, дополнительно образуя разновидности.

**5. *O. phaeacantha* f. *rubra*.** Натурализовавшиеся растения красноцветковой формы имеют локальное распространение — на территории Карадагского природного заповедника (городской округ Феодосия), где отмечается в монодоминантных группировках или совместно с *O. humifusa* в разных типах растительности в фисташковых редколесьях, в степных сообществах, на рудеральных местообитаниях и др. (Bagrikova, Ryff, 2014b, Fateryga, Bagrikova, 2017). Плоды многочисленные, до 7–10 экз. на кладодий, сочные, сладкие по вкусу, красно-пурпурного или пурпурного цвета, мякоть более темная, консистенция при полном созревании рыхлая, по форме от обратно-яйцевидных до бочонкообразных (рис. 1.5), 3.1–5.5 см дл., 2.0–3.1 см шир., коэффициент удлинения ( $L / D$ ) в среднем менее 2.0. В каждом плоде содержится в среднем около 50 семян, но число семян на один плод варьирует значительно ( $C_v$  — 41.7%) — от 21 до 89 (табл. 1). По литературным данным плоды у *O. phaeacantha* отличаются по форме, окраске и размерам: красноватые, грушевидной или широко-булавовидной формы, сужающиеся книзу, до 3.5 см дл. (Zamyatnin, 1958; Backeberg, 1976), по другим данным — 3.5–4.4 см дл., 1.9–2.8 см шир., с неглубоким или более глубоким пупком (Opuntia Web, 2015), от винно-красного до пурпурного цвета, с более или менее сочной зеленоватой, иногда красноватой или ярко-красной сладкой мякотью, обратно-яйцевидно-бочонкообразной формы на недлинной ножке, 3.0–5.0 см дл., 2.0–3.0 см диам., мясистые, голые, без колючек (Pinkava, 2003).

Семена у натурализовавшихся в Крыму растений дисковидно-удлиненные, с неровной поверхностью и извилистым краем (рис. 2.5), по размерам часто крупнее, чем у двух предыдущих видов, 3.9–6.8 мм дл., 3.2–5.6 мм шир. Размеры широкой части ободка (1.3–2.8 мм) значительно превышают размеры узкой части (0.3–1.0 мм) (табл. 1). Семенная кожура серо-желтого цвета, поверхность матовая (рис. 2.5). Для большинства параметров семян выявлена средняя (длина, ширина, площадь) или высокая (размеры ободка) вари-

бельность признаков (табл. 1). По литературным данным семена желто-коричневые, округлые, 4.0–5.0 мм диам., явно выемчатые, с неровным краем, ободок выдается на 1.0 мм (Pinkava, 2003), дисковидно-почковидные или неправильно округлые, с выемкой в основании и ободком около 0.5 мм (Opuntia Web, 2015; Nunez-Castelum et al., 2018).

У натурализовавшихся растений красноцветковой формы *O. phaeacantha*, выявлены более крупные размеры семян, чем у вида в природном ареале. Вероятно, это связано с тем, что изученные растения являются культиваром. Средняя и высокая варибельность морфометрических параметров плодов и семян может быть обусловлена произрастанием растений опунции в разных фитоценологических условиях, описанных ранее (Fateryga, Bagrikova, 2017).

**6. *O. engelmannii* var. *lindheimeri*.** Наиболее распространенная на Южном берегу Крыма (от Фороса до Малореченского) разновидность (Bagrikova, Ryff, 2014a). Натурализовавшиеся растения отмечены также в окр. г. Саки в степной зоне полуострова, в культуре — в г. Севастополь. Плоды многочисленные, в среднем до 9–14 экз. на кладодий (рис. 1.6), мягкие, сочные, слегка волокнистые, кисло-сладкие, приятные на вкус, с относительно небольшим количеством плохидий, созревают в сентябре–октябре. Окраска поверхности плодов — коричневато-бордовая или темно-красно-бордовая; мякоть бордово-пурпурного цвета (рис. 1.6). В разных популяциях в Крыму плоды варьируют по размерам и форме (от почти округлых до грушевидных, но чаще бывает овальными или бочонкообразными с закругленным основанием). Плоды крупные, до 8.0 см дл., до 4.7 см диам., соотношение длины к диаметру менее 2.0. В каждом плоде содержится в среднем до 200 семян, но количество семян значительно варьирует ( $C_v$  — 31.5%). Плоды отличаются средней варибельностью признаков: длина ( $C_v$  — 15.5%), ширина ( $C_v$  — 12.1%), коэффициент удлинения ( $C_v$  — 6.1%) (табл. 1), обусловленной, вероятнее всего, произрастанием растений в разных фитоценологических условиях. В соответствии с литературными данными плоды так же отличаются по форме, окраске и размерам: пурпурные, грушевидной или продолговатой формы, 3.5–5.5 см дл. (Zamyatnin, 1958; Backeberg, 1976), от пурпурного до красновато-пурпурного цвета, часто грушевидные, 3.0–7.0 см дл., 2.5–3.0 (4.0) см диам., без колючек, с неглубоким пупком. Плоды очень сочные, мякоть и сок плодов свекольно-красные (Opuntia Web, 2015).

Семена округло-дисковидные, мелкие (рис. 2.6), до 4.1 мм в диам., с широким ободком (от 0.5 до 1.3 мм). Для ряда параметров выявлена средняя варибельность признаков: площадь ( $C_v$  — 19.4%), ширина ободка в узкой и широкой части ( $C_v$  — 19.6% и

14.8% соответственно), тогда как показатели длины (Cv – 5.4%), ширины (Cv – 3.7%) и периметра (Cv – 9.6%) меняются незначительно (табл. 1). Семенная кожура кремово-светло-серого цвета, зародыш выделяется более темной окраской, поверхность матовая (рис. 2.6). В условиях природного ареала семена желто-коричневые, неправильной формы, от округлых до удлинённых 2.5–6.0 мм дл., 2.0–5.0 мм шир., с узким ободком (*Opuntia* Web, 2015). У натурализовавшихся в Крыму растений отмечен более широкий ободок семян.

**7. *O. tunoidea*.** В культуре встречается достаточно часто, тогда как натурализовавшиеся растения отмечены лишь в отдельных пунктах южного берега Крыма (Bagrikova, Ryff, 2014b). На данном этапе исследований видовая принадлежность установлена предварительно. Согласно базе данных The Plant List (2013), является признанным таксоном, тогда как в Catalogue of Life (2021) приводится как синоним *Opuntia stricta* var. *dillenii* (Ker Gawl.) L.D. Benson. В некоторых источниках (Briton, Rose, 2019; *Opuntia* Web, 2020) отмечается сходство *O. tunoidea* с *O. dillenii* (Ker Gawl.) Haw. и *O. bentonii* Griffiths. Но культивируемые и натурализовавшиеся в Крыму растения отличаются от вышеприведённых таксонов. Растения высокие, до 0.7–1.2 м в высоту и 1.0–1.2 м в диаметре, могут образовывать заросли. Сегменты светло- или сизо-зелёного цвета, от продолговатой до овальной формы, до 30.0 см дл., 25.0 см шир. Колючек 1–2, часто одиночные, распределены практически по всему сегменту, лимонно- или соломенно-жёлтого цвета. Глохидии такого же цвета, многочисленные, длинные (1.0–1.5 см). Цветки светло-жёлтого или жёлтого цвета. Плоды многочисленные, до 10–15 экз. на кладодий, красновато-пурпурного цвета, грушевидной формы (рис. 1.7), до 7.5 см дл., 4.0 см диам., при полном созревании диаметр более 4.0 см, пупок слегка вдавленный или имеет почти ровную поверхность, отличаются большим количеством глохидий, характеризуются слабой и средней вариабельностью признаков (табл. 1; рис. 1.7). В отличие от предыдущего таксона, плоды у *O. tunoidea* чаще всего не успевают созреть до окончания вегетации и остаются на растении до следующего вегетационного сезона. Мякоть более темной пурпурной окраски, сочная, волокнистая, нейтральная или кисло-сладкая на вкус.

Семена мельче, чем у предыдущего таксона – 3.0–4.0 мм в диам., отличаются более неровной поверхностью, а также более узким по сравнению с *O. engelmannii* var. *lindheimeri* ободком (0.6–1.3 мм в широкой части и 0.2–0.4 мм в узкой части). Для всех параметров семян выявлена слабая (Cv – 3.7–6.1%) и средняя (Cv – 11.8–16.0%) вариабельность признаков (табл. 1). Семенная кожура желто-серого цвета, зародыш – кремово-зеленовато-серого цвета, поверхность матовая (рис. 2.7).

**8. *O. fragilis*.** Натурализовавшиеся растения имеют локальное распространение – на мысе Ай-Тодор, а также на территории парка “Харакс” (пгт Гаспра). Плоды малочисленные, 1–2, редко 3 экз. на сегмент, светло-серого или желтоватого цвета, сухие, усечённые и вогнутые наверху, с очень короткими короткими шипиками, несъедобные, до 1.0–2.0 см дл., 0.7–1.1 см диам., немного удлинённые (рис. 1.8). Морфометрические параметры плодов характеризуются средней вариабельностью признаков: длина (Cv – 17.9%), диаметр (Cv – 14.4%) и соотношение длины к диаметру (Cv – 12.5%) (табл. 1). В условиях естественного ареала и в культуре плоды сухие и очень колючие, могут быть немного более крупными – 1.0–3.0 см дл., 0.8–1.5 см диам. (Zamyatnin, 1958; Backeberg, 1975; Pinkava, 2003).

Плоды содержат небольшое количество семян – 4–14 (Cv – 37.6%), плотно прилегающих друг к другу. Семена плоские, округлой или слегка продолговатой формы, с неровной поверхностью и искривлёнными краями. Отличаются от семян всех натурализовавшихся в Крыму опунций самыми крупными размерами, до 7.2 мм шир. (Cv – 9.6%), до 6.2 мм дл. (Cv – 13.9%). Также как у *O. humifusa*, соотношение длины к ширине менее 1.0. В целом, большинство параметров семян характеризуются слабой и средней вариабельностью признаков, только ширина ободка (1.1–2.9 мм) значительно варьирует (Cv – 26.6–41.6%) (табл. 1). Семенная кожура светло-жёлтого цвета, поверхность матовая (рис. 2.8). В природном ареале семена от светло-коричневых до серых, диаметром 5.0–6.0 мм, ободок 1.0–1.5 мм (Pinkava, 2003), по другим литературным источникам приводится жёлтый цвет семенной кожуры (Backeberg, 1976) и размеры 5.0–7.0 мм в поперечнике (Zamyatnin, 1958).

Сравнительный анализ натурализовавшихся в Крыму представителей рода *Opuntia* показал, что наиболее крупные (до 7.3–8.2 см дл. и 3.9–4.7 см диам.) плоды формируются у *O. engelmannii* var. *lindheimeri* и *O. tunoidea*, при этом у этих таксонов выявлены самые мелкие семена, у которых ширина ободка также отличается минимальными размерами. Установлено, что в самых мелких плодах (у *O. fragilis* до 2 см) выявлено минимальное количество семян, отличающихся максимальными размерами. У трех таксонов (*O. humifusa*, *O. macrohiza*, *O. tunoidea*) плоды, как правило, имеют грушевидную (или булавовидную), суженную в основании форму. Для остальных таксонов характерна яйцевидная, овальная или бочонкообразная форма плодов. У всех изученных опунций семена занимают значительную часть объёма плода. Семена твердые, сплюснутые, часто округло-дисковидной, иногда неправильной уплощённо-почковидной формы, зародыш хорошо выражен, в виде запятой, окружен узким или широким



ободком, с ровным или извилистым краем. Наименьшие отличия выявлены по такому параметру как ширина ободка семян в узкой части. Установлено, что размеры плодов и семян отличаются у изученных представителей рода *Opuntia*, однако изменчивость количественных параметров у каждого таксона является слабой ( $C_v$ , до 10.0%) или средней ( $C_v$ , до 30.0%), что предположительно может указывать на их видовую или инфравидовую специфичность и в дальнейшем может быть использовано при идентификации и уточнении таксономической принадлежности растений.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате проведенных исследований установлено, что плоды и семена натурализовавшихся в Крыму представителей рода *Opuntia* по морфологическим и морфометрическим параметрам, в целом, соответствуют таковым, описанным в литературных (Zamyatnin, 1958; Backeberg, 1976) или интернет (Pinkava, 2003) источниках, но для некоторых таксонов выявлены отличия. Низкий показатель коэффициента вариации ( $C_v$ , до 10.0%) ширины и длины семян у большинства изученных таксонов указывает на незначительную вариабельность этих признаков. Высокой изменчивостью отличаются такие признаки, как ширина ободка семян ( $C_v$  – 15.0–42.0%), количество семян в плодах ( $C_v$  – 24.0–47.0%). Установлено, что значимыми качественными признаками плодов являются их форма, цвет, консистенция мякоти; у семян – их форма, окраска поверхности семенной кожуры, ширина ободка. Форма и размеры плодов, семян в целом, в том числе показатели длины и ширины семян, форма и размеры ободка могут быть приняты во внимание для дифференциации и идентификации таксонов в пределах рода *Opuntia*, так как результаты недавно проведенных исследований доказали наличие у представителей подсемейства Opuntioideae корреляции между признаками семян, размерами генома и инвазивностью (Novoa et al., 2016; Lopes et al., 2021).

Таким образом, сделанное нами описание плодов и семян натурализовавшихся представителей рода *Opuntia*, данные по качественным и количественным признакам, в том числе форма, ширина и длина семян, их окраска, подтверждают или дополняют сведения, приведенные ранее. Они могут быть включены в качестве дополнительного материала при описании представителей подсемейства Opuntioideae и в определители растений.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы признательны д.б.н. Васильевой О.Ю. за консультации и оказание помощи при измерении некоторых параметров семян.

Работа выполнена в рамках тем госзадания ФГБУН “НБС-ННЦ” № 0829-2019-0037 и 0829-2019-0032.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Afanas'ev] Афанасьев В.Е. 2009. О способах иммиграции новых видов во флору Астраханской области. – Вестник Астраханского гос. технического ун-та. 1 (48): 89–91.
- Anderson E.F. 2001. The cactus family. Timber Press, Portland (Oregon). Portland. 777 p.
- [Artyuschenko et al.] Артюшенко З.Т., Федоров А.А., Кирпичников М.Э. 1986. Атлас по описательной морфологии высших растений: Плод. Л. 204 с.
- [Artyuschenko et al.] Артюшенко З.Т., Федоров А.А., Кирпичников М.Э. 1990. Атлас по описательной морфологии высших растений: Семя. Л. 204 с.
- Backeberg C. 1976. Das Kakteen lexicon. Enumeratio diagnostic Cactacearum. Jena. 589 p.
- [Bagrikova et al.] Багрикова Н.А., Бондарева Л.В., Рыфф Л.Э. 2014. Особенности распространения *Opuntia humifusa* (Raf.) Raf. на территории г. Севастополя. – Сб. научн. трудов Гос. Никитского ботан. сада. 139: 32–46.
- [Bagrikova, Ryff] Багрикова Н.А., Рыфф Л.Э. 2014а. Инвазионный вид *Opuntia lindheimeri* Engelm. в Южном Крыму. – Сб. научн. трудов Гос. Никитского ботан. сада. 139: 47–66.
- [Bagrikova, Ryff] Багрикова Н.А., Рыфф Л.Э. 2014б. О натурализации представителей рода *Opuntia* Mill. на территории Крымского полуострова. – В кн.: Збірка тез доповідей Міжнарод. наук. конф. “VI ботанічні читання пам'яті Й.К. Пачоського”. Херсон. С. 19–21.
- [Bagrikova] Багрикова Н.А. 2017. Инвазионные виды растений в растительных сообществах Крымского полуострова. – В кн.: Матер. V Междунар. конф. “Изучение адвентивной и синантропной флоры России и стран ближнего зарубежья: итоги, проблемы, перспективы”. Ижевск. С. 13–16.
- [Bagrikova] Багрикова Н.А. 2018. О популяции *Opuntia engelmannii* subsp. *lindheimeri* на особо охраняемой природной территории “Мыс Мартыан” (Крым). – Науч. зап. природ. запов. “Мыс Мартыан”. 9: 106–108.
- [Bagrikova, Chichkanova] 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. Заповедная наука. 3 (2): 54–65. <https://doi.org/10.24189/ncr.2018.066>
- [Bagrikova et al.] Багрикова Н.А., Перминова Я.А., Чичканова Е.С. 2020. Особенности роста и развития *Opuntia engelmannii* var. *lindheimeri* (Cactaceae) в условиях Южного берега Крыма. – Наука Юга России. 16 (4): 63–72. <https://doi.org/10.7868/S25000640200407>
- [Belousova] Белоусова О.В. 1998. Интродукция видов рода *Opuntia* Mill. в Никитском ботаническом саду

- (Крым, Украина). — Суккуленты/Succulents bilingual. 1: 8–10.
- [Belousova, Bagrikova] Белоусова О.В., Багрикова Н.А. 1999. Натурализация *Opuntia* (Tournef.) Mill. в центральном Южнобережье Крыма. — Интродукция растений. 3–4: 33–37.
- Britton N.L., Rose J.N. 1919. The Cactaceae Juss.: descriptions and illustrations of plants of the cactus family. Washington. 256 p.
- Bulot L.J. 2007. Les espèces d'*Opuntia* (Cactaceae) naturalisées dans la haute vallée de l'Allier (Haute-Loire). — Bull. de l'Association Bot. Digitalis. 6: 50–53.
- Buxbaum F. 1953. Morphology of cacti. Section III. Fruits and seeds. Pasadena. 401 p.
- [Chichkanova et al.] Чичканова Е.С., Багрикова Н.А., Коротков О.И., Гончарова О.И. 2018. Таксономический состав коллекционных фондов суккулентных растений в некоторых ботанических садах и научных учреждениях СНГ (Россия, Беларусь). — Сб. научн. трудов Гос. Никитского ботан. сада. 147: 167–169.
- Dean W.R.J., Milton S.J. 2000. Directed dispersal of *Opuntia* species in the Karoo, South Africa: Are crows the responsible agents. — Journal of Arid Environments. 45 (4): 305–314.  
<https://doi.org/10.1006/jare.2000.0652>
- Degano C., Alonso M.E., Ochoa J., Catan A. 1997. Seed characterization and scanning electron microscope (SEM) morphology of the testa of three groups of Argentine *Opuntia ficus-indica* (Cactaceae). — J. PACD: 103–113.  
<http://www.jpacd.org/jpacd/article/view/175/166>
- Doweld A.B. 1999. Tribal taxonomy of *Pereskioideae* and *Opuntioideae* (Cactaceae). Synopsis tribuum Pereskioidearum Opuntioidearumque. — Суккуленты/Succulents bilingual. 1 (2): 25–26. [https://www.academia.edu/23729915/Tribal\\_taxonomy\\_of\\_Pereskioideae\\_and\\_Opuntioideae\\_Cactaceae](https://www.academia.edu/23729915/Tribal_taxonomy_of_Pereskioideae_and_Opuntioideae_Cactaceae)
- Erre P., Chessa I., Nieddu G., Jones P.G. 2009. Diversity and spatial distribution of *Opuntia* spp. in the Mediterranean Basin. — Journal of Arid Environments. 73 (12): 1058–1066.  
<https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2009.05.010>
- Erre P., Chessa I. 2013. Discriminant analysis of morphological descriptors to differentiate the *Opuntia* genotypes. — Acta Horticulturae. 995 (995): 43–50.  
<https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2013.995.4>
- Fateryga V.A., Bagrikova N.A. 2017. Invasion of *Opuntia humifusa* и *O. phaeacantha* (Cactaceae) into plant communities of the Karadag Nature Reserve. — Nature Conservation Research. Заповедная наука. 2 (4): 26–39.  
<https://doi.org/10.24189/ncr.2017.011>
- Ferguson D.J. 1987. *Opuntia cymochila* Eng. et Big. A Species Lost in the Shuffle. — Cactus et Succulent J. (U.S). 59: 256–260.
- Frawley J. 2007. Prickly pear land: Transnational networks in settler Australia. — Australian Historical Studies. 38 (130): 323–338.  
<https://doi.org/10.1080/10314610708601251>
- [Gubanova, Belousova] Губанова Т.Б., Белоусова О.В. 2003. Физиологические аспекты морозоустойчивости видов рода *Opuntia* Mill. — Вісті біосферного заповідника “Асканія-Нова”. 5: 104–109.
- [Gubanova] Губанова Т.Б. 2007. Аспекты низкотемпературной адаптации стеблевых и листовых суккулентов. — Уч. записки Таврического нац. ун-та им. В.И. Вернадского. 20 (3): 24–31.
- [Gubanova] Губанова Т.Б. 2008. Сравнительная характеристика низкотемпературной устойчивости стеблевых и листовых суккулентов. — Сб. научн. трудов Гос. Никитского ботан. сада. 129: 22–36.
- [Gubanova] Губанова Т.Б. 2012. Влияние температурного фактора на зимостойкость суккулентов в условиях Южного берега Крыма. — Вісті біосферного заповідника “Асканія-Нова”. 14: 63–67.
- Griffith M.P., Porter J.M. 2009. Phylogeny of Opuntioideae (Cactaceae). — Int. J. Plant Sci. 170 (1): 107–116.  
<https://doi.org/10.1086/593048>
- Guerrero-Muñoz P., Zavaleta-Mancera H.A., Barrientos-Priego A.F., Gallegos-Vázquez C., Núñez-Colin C.A., Valadez-Moctezuma E., Cuevas-Sánchez J.A. 2006. Técnica para el estudio de la micromorfología interna de semillas duras en opuntia (Technique for the study of the internal hard seed micromorphology in Opuntia). — Revista Fitotecnia Mexicana. 29: 37–43.  
[https://www.researchgate.net/publication/26474204\\_Tecnica\\_para\\_el\\_estudio\\_de\\_la\\_micromorfologia\\_interna\\_de\\_semillas\\_duras\\_en\\_opuntia](https://www.researchgate.net/publication/26474204_Tecnica_para_el_estudio_de_la_micromorfologia_interna_de_semillas_duras_en_opuntia)
- Habibi Y., Heux L., Mahrouz M., Vignon M.R. 2008. Morphological and structural study of seed pericarp of *Opuntia ficus-indica* prickly pear fruits. — Carbohydrate Polymers Journal. 72 (1): 102–112.  
<https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2007.07.032>
- Hunt D.R. 2016. CITES Cactaceae Checklist. England. 174 p. IPNI: The International Plant Names Index. 2015. <http://www.ipni.org> (Дата обращения 10.04.2020)
- Lopes S., Mota L., Castro M., Nobre G., Novoa A., Richardson D.M., Loureiro J., Castro S. 2021. Genome size variation in Cactaceae and its relationship with invasiveness and seed traits. — Biological Invasions. <https://doi.org/10.1007/s10530-021-02557-w>
- Luna-Paez A., Valadez-Moctezuma E., Barrientos-Priego A.F., Gallegos-Vázquez C. 2007. Caracterización de *Opuntia* spp. Mediante Semilla con Marcadores RAPD e ISSR y su Posible Uso para Diferenciación (Characterization of *Opuntia* spp. by means of seed with RAPD and ISSR markers and its possible use for differentiation). — J. PACD. 9: 43–59.  
<http://www.jpacd.org/jpacd/article/view/240/207>
- Majur L.C. 2007. The ecology and morphological variation of *Opuntia* (Cactaceae) species in the Mid-South, United States. Thesis. Mississippi. 101 p. [http://www.gri.msstate.edu/publications/docs/2007/08/3887Majure\\_Thesis.pdf](http://www.gri.msstate.edu/publications/docs/2007/08/3887Majure_Thesis.pdf)
- Majure L.C., Ervin G.N. 2007. The *Opuntias* of Mississippi. — Haseltonia. 14: 111–126.  
<https://doi.org/10.2985/1070-0048-14.1.111>
- Majure L.C., Puente R., Griffith M.P., Soltis D., Judd W., Soltis P.S. 2012. Phylogeny of *Opuntia* s.s. (Cactaceae): Clade delineation, geographic origins, and reticulate evolution. — Am. J. Bot. 99 (5): 847–864.  
<https://doi.org/10.3732/ajb.1100375>

- 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. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plu078>
- Novoa A., Rodríguez J., López-Nogueira A., Richardson D.M., González L. 2016. Seed characteristics in Cactaceae: useful diagnostic features for screening species for invasiveness? — *S. Afr. J. Bot.* 105: 61–65. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2016.01.003>
- Nunez-Castelum J.A., Conzalez-Fernandez R., Hernandez-Herrera A., Campas-Baypoli O.N., Rodriguez-Ramirez R., Lobo-Galo N., Valero-Galvan J. 2018. Morphological characteristics, chemical composition and antioxidant activity of seeds by four wild *Opuntia* species from North of Mexico. — *J. PACD*. 20: 23–33. <http://www.jpacd.org/jpacd/article/view/26/25>
- Nyffeler R. 2002. Phylogenetic relationships in the cactus family (Cactaceae) based on evidence from trnK/matK and trnL-trnF sequences. — *Am. J. Bot.* 89 (5): 312–326. <https://doi.org/10.3732/ajb.89.2.312>
- Opuntia Web. 2015. <http://opuntiads.com> (Дата обращения 15.03.2020).
- Orozco-Segovia A., Marquez-Guzman J., Sanchez-Coronado M.E., Gamboa De Buen A., Baskin J.M., Baskin C.C. 2007. Seed anatomy and water uptake in relation to seed dormancy in *Opuntia tomentosa* (Cactaceae, Opuntioideae). — *Annals of Botany Journal*. 99 (4): 581–592. <https://doi.org/10.1093/aob/mcm001>
- [Plugatar et al.] Плугатарь Ю.В., Гончарова О.И., Чичканова Е.С., Головнева Е.Е. 2016. К 20-летию юбилею кактусовой оранжереи в Никитском ботаническом саду. — *Бюл. Гос. Никитского ботан. сада*. 119: 88–95.
- Pinkava D.J. 2003. *Opuntia*. — In *Flora of North America*. 4: 123–148. <http://beta.floranorthamerica.org/Opuntia/> (Дата обращения 17.04.2020).
- Rebman J.P., Pinkava D.J. 2001. *Opuntia* cacti of North America: An overview. — *Florida Entomologist*. 84 (4): 474–483. <https://doi.org/10.2307/3496374>
- [Sagalaev, Pilipenko] Сагалаев В.А., Пилипенко В.Н. 2007. *Opuntia cymochila* Engelm. et Bigel. (Cactaceae) в астраханском Заволжье. — В кн.: Матер. науч.-практ. конф. “Биосистемы, биомониторинг, образование, здоровье”. Волгоград. С. 52–54.
- Samah S., Valadez-Moctezuma E., Ventura-Zapata E. 2015. Morphological seed differentiation between cultivars of xoconostles and tunas (*Opuntia* spp.). — *Acta Horticulturae*. 1067: 49. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2015.1067.49>
- Shalabi L.F. 2015. On the taxonomy of *Cactaceae* Juss. by the evidence of seed micromorphology and SDS-page analysis. — *Europ. Journal of Botany, Plant Sciences and Phytology*. 2 (3): 1–15. <http://www.eajournals.org/wp-content/uploads/On-The-Taxonomy-of-Cactaceae-Juss-by-the-Evidence-of-Seed-Micromorphology-and-Sds-Page-Analysis.pdf>
- [Skurlatova, Bagrikova] Скурлатова М.В., Багрикова Н.А. 2019. О некоторых инвазионных видах растений города Севастополь. — *Бюл. Гос. Никитского ботан. сада*. 131: 49–60. <https://doi.org/10.25684/NBG.boolt.131.2019.06>
- Stuppy W. 2002. Seed characters and the classification of the Opuntioideae. — *Succul. Plant Research*. 6: 25–58.
- The Plant List. 2013. Version 1.1. <http://www.theplantlist.org/> (Accessed 17.03.2020)
- Tropicos.org. Missouri Botanical Garden, 04 May 2020. <http://www.tropicos.org.> (Accessed 10.02.2020)
- [Vyshenskaya] Вышенская Т.Д. 1991. Семейство Састасеae. — В кн.: Сравнительная анатомия семян. Двудольные. Caryophyllidae — Dilleniidae. Л. 3. С. 41–57.
- [Zamyatnin] Замятнин Б.Н. 1958. Сем. 73. Кактусовые — Састасеae Lindl. — В кн.: Деревья и кустарники СССР. Дикорастущие, культивируемые и перспективные для интродукции. Покрытосеменные. Семейства Бобовые — Гранатовые. Т. 4. М., Л. С. 857–879.

## Features of Fruits and Seeds of *Opuntia* (Cactaceae) Species Naturalized in Crimea

N. A. Bagrikova<sup>a, #</sup>, L. E. Ryff<sup>a</sup>, E. S. Chichkanova<sup>a</sup>, and Ya. A. Perminova<sup>a</sup>

<sup>a</sup> Nikita Botanical Gardens — National Scientific Center of the Russian Academy of Sciences  
Nikitsky Spusk, 52, Nikita vil., Yalta, 298648, Russia

<sup>#</sup>e-mail: nbagrik@mail.ru

The paper presents the results of studies of the fruits and seeds of *Opuntia* representatives naturalized on the territory of the Crimean Peninsula: *Opuntia engelmannii* Salm-Dyck ex Engelm. var. *lindheimeri* (Engelm.) U. Guzman et Mandujano, *O. fragilis* (Nutt.) Haw., *O. humifusa* Raf., *O. macrorhiza* Engelm., *O. polyacantha* Haw., *O. phaeacantha* Engelm. f. *rubra* Späth., *O. tortispina* Engelm. et J.M. Bigelow, *O. tunoidea* Gibbes. The morphological and morphometric parameters of fruits and seeds were studied and described and their characteristics are provided. The most characteristic distinctive features of the fruits are their shape, color, as well as the consistence and color of the pulp, and such characteristics of seeds as their size, surface texture and the rim width. The obtained results can be used for the taxa identification and for compiling the keys for identification of the Opuntioideae subfamily.

**Keywords:** cactus pear, Cactaceae, seed, fruit, morphology, naturalization, Crimean Peninsula

## ACKNOWLEDGEMENTS

The authors are grateful to Dr. of Biol. Sc. O. Yu. Vasil'yeva for advice and assistance in measuring parameters of the seeds.

The study was carried out within the framework of the state tasks №№ 0829-2019-0037 and 0829-2019-0032 of FSFIS “NBG-NSC”.

## REFERENCES

- Afanas'ev V.E. 2009. About the ways of immigration of new species to the flora of the Astrakhan region. – Bulletin of the Astrakhan State Technical University. 1 (48): 89–91 (In Russ.).
- Anderson E.F. 2001. The cactus family. Timber Press; Portland (Oregon) Portland. 777 p.
- Artyushenko Z.T., Fedorov A.A., Kirpichnikov M.E. 1986. Organographia illustrata Plantarum vascularum. Semya. [Atlas on descriptive morphology of higher plants. Seed.] Leningrad. 204 p. (In Russ.).
- Artyushenko Z.T., Fedorov A.A., Kirpichnikov M.E. 1990. Organographia illustrata Plantarum vascularum. Fructus [Atlas on descriptive morphology of higher plants. Fruit]. Leningrad. 204 p. (In Russ.).
- Bagrikova N.A., Bondareva L.V., Ryff L.E. 2014. Features of the distribution of *Opuntia humifusa* (Raf.) Raf. on the territory of Sevastopol. – Sb. Nauch. Trudov Gos. Nikitskogo Botan. sada. 139: 32–46 (In Russ.).
- Bagrikova N.A., Ryff L.E. 2014a. The invasive species *Opuntia lindheimeri* Engelm. in the Southern Crimea. – Sb. Nauch. Trudov Gos. Nikitskogo Botan. sada. 139: 47–66 (In Russ.).
- Bagrikova N.A., Ryff L.E. 2014b. O naturalizacii predstavitelej roda *Opuntia* Mill. na territorii Krymskogo poluos-trova [On naturalization of representatives of the genus *Opuntia* Mill. on the territory of the Crimean Peninsula]. – In: VI Botanical readings in memory of J.K. Pachozki. Abstracts of the International scientific conference. Kherson. P. 19–21 (In Russ.).
- Bagrikova N.A. 2017. Invasive plant species in plant communities of the Crimean Peninsula. – In: Study of adventive and synanthropic flora of Russia and neighboring countries: results, problems, prospects. Materials of 5-th International conference. Izhevsk. P. 13–16 (In Russ.).
- Bagrikova N.A. 2018. On the population of *Opuntia engelmannii* subsp. *lindheimeri* at specially protected nature areas “Cape Martyan” (Crimea). – Scientific notes of the “Cape Martyan” Nature Reserve. 9: 106–108 (In Russ.).
- Bagrikova N.A., Chichkanova E.S. 2018. About some morphological and morphometric features of *Opuntia engelmannii* subsp. *lindheimeri* (Cactaceae), naturalized in the natural reserve “Cape Martyan” (Crimea). – Nature Conservation Research. 3 (2): 54–65 (In Russ.). <https://doi.org/10.24189/ncr.2018.066>.
- Bagrikova N.A., Perminova Ya.A., Chichkanova E.S. 2020. Features of growth and development of *Opuntia engelmannii* var. *lindheimeri* (Cactaceae) in the South coast of Crimea. – Science in the South of Russia. 16 (4): 63–72 (In Russ.). <https://doi.org/10.7868/S25000640200407>
- Backeberg C. 1976. Das Kakteen lexicon. Enumeratio diagnostica Cactacearum. Jena. 589 p. (In Germ.).
- Belousova O.V. 1998. Introduction of species of the genus *Opuntia* Mill. in the Nikita Botanical Gardens (Crimea, Ukraine). – Succulents / Succulents bilingual. 1: 8–10 (In Russ.).
- Belousova O.V., Bagrikova N.A. 1999. Naturalization of *Opuntia* (Tournef.) Mill. in the central Southern Coast of the Crimea. – Introduktsiya roslyn. 3–4: 33–37 (In Russ.).
- Britton N.L., Rose J.N. 1919. The Cactaceae Juss.: descriptions and illustrations of plants of the cactus family. Washington. 256 p.
- Bulot L.J. 2007. Les espèces d'*Opuntia* (Cactaceae) naturalisées dans la haute vallée de l'Allier (Haute-Loire). – Bull. de l'Association Botany Digitalis. 6: 50–53 (In Ital.).
- Buxbaum F. 1953. Morphology of cacti. Section III. Fruits and seeds. Pasadena. 401 p.
- Chichkanova E.S., Bagrikova N.A., Korotkov O.I., Goncharova O.I. 2018. Taxonomic composition of the collection funds of succulent plants in some botanical gardens and scientific institutions of the CIS (Russia, Belarus). – Sb. Nauch. Trudov Gos. Nikitskogo Botan. sada. 147: 167–169 (In Russ.).
- Dean W. R. J., Milton S.J. 2000. Directed dispersal of *Opuntia* species in the Karoo, South Africa: Are crows the responsible agents. – Journal of Arid Environments. 45 (4): 305–314. <https://doi.org/10.1006/jare.2000.0652>
- Degano C., Alonso M.E., Ochoa J., Catan A. 1997. Seed characterization and scanning electron microscope (SEM) morphology of the testa of three groups of Argentine *Opuntia ficus-indica* (Cactaceae). – J. PACD: 103–113. <http://www.jpacd.org/jpacd/article/view/175/166>
- Doweld A.B. 1999. Tribal taxonomy of *Pereskioideae* and *Opuntioideae* (Cactaceae). Synopsis tribuum Pereskioidearum Opuntioidearumque. – Succulents / Succulents bilingual. 1 (2): 25–26. [https://www.academia.edu/23729915/Tribal\\_taxonomy\\_of\\_Pereskioideae\\_and\\_Opuntioideae\\_Cactaceae\\_](https://www.academia.edu/23729915/Tribal_taxonomy_of_Pereskioideae_and_Opuntioideae_Cactaceae_)
- Erre P., Chessa I., Nieddu G. Jones P.G. 2009. Diversity and spatial distribution of *Opuntia* spp. in the Mediterranean Basin. – Journal of Arid Environments. 73(12): 1058–1066. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2009.05.010>
- Erre P., Chessa I. 2013. Discriminant analysis of morphological descriptors to differentiate the *Opuntia* genotypes. – Acta Horticulturae. 995 (995): 43–50. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2013.995.4>
- Fateryga V.A., Bagrikova N.A. 2017. Invasion of *Opuntia humifusa* и *O. phaeacantha* (Cactaceae) into plant communities of the Karadag Nature Reserve. – Nature Conservation Research. 2 (4): 26–39. <https://doi.org/10.24189/ncr.2017.011>
- Ferguson D.J. 1987. *Opuntia cymochila* Eng. et Big. A Species Lost in the Shuffle. – Cactus et Succulent J. (U.S.). 59: 256–260.

- Frawley J. 2007. Prickly pear land: Transnational networks in settler Australia. — *Australian Historical Studies*. 38 (130): 323–338.  
<https://doi.org/10.1080/10314610708601251>
- Gubanova T.B., Belousova O.V. 2003. Physiological aspects of frost resistance of species of the genus *Opuntia* Mill. — *Novosti of Biosphere Reserve*. “Askaniya Nova”. 5: 104–109 (In Russ.).
- Gubanova T.B. 2007. Aspects of low-temperature adaptation of stem and leaf succulents. — *Scientific notes of the Tauride National University V.I. Vernadsky*. 20 (3): 24–31 (In Russ.).
- Gubanova T.B. 2008. Comparative characteristics of low-temperature stability of stem and leaf succulents. — *Sb. Nauch. Trudov Gos. Nikitskogo Botan. sada*. 129: 22–36 (In Russ.).
- Gubanova T.B. 2012. The influence of the temperature factor on the winter hardiness of succulents in the conditions of the Southern Coast of the Crimea. — *Novosti of Biosphere Reserve*. “Askaniya Nova”. 14: 63–67 (In Russ.).
- Griffith M.P., Porter J.M. 2009. Phylogeny of Opuntioideae (Cactaceae). — *Int. J. Plant Sci.* 170 (1): 107–116.  
<https://doi.org/10.1086/593048>
- Guerrero-Muñoz P., Zavaleta-Mancera H.A., Barrientos-Priego A.F., Gallegos-Vázquez C., Núñez-Colin C.A., Valadez-Moctezuma E., Cuevas-Sánchez J.A. 2006. Técnica para el estudio de la micromorfología interna de semillas duras en *Opuntia* [Technique for the study of the internal hard seed micromorphology in *Opuntia*]. — *Revista Fitotecnia Mexicana*. 29: 37–43 (In Span.).  
[https://www.researchgate.net/publication/26474204\\_Tecnica\\_para\\_el\\_estudio\\_de\\_la\\_micromorfologia\\_interna\\_de\\_semillas\\_duras\\_en\\_opuntia](https://www.researchgate.net/publication/26474204_Tecnica_para_el_estudio_de_la_micromorfologia_interna_de_semillas_duras_en_opuntia)
- Habibi Y., Heux L., Mahrouz M., Vignon M.R. 2008. Morphological and structural study of seed pericarp of *Opuntia ficus-indica* prickly pear fruits. — *Carbohydrate Polymers Journal*. 72 (1): 102–112.  
<https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2007.07.032>
- Hunt D.R. 2016. CITES Cactaceae Checklist. England. 174 p.
- IPNI: The International Plant Names Index. 2015.  
<http://www.ipni.org>. (Accessed 10.04.2020)
- Lopes S., Mota L., Castro M., Nobre G., Novoa A., Richardson D.M., Loureiro J., Castro S. 2021. Genome size variation in Cactaceae and its relationship with invasiveness and seed traits. — *Biological Invasions*.  
<https://doi.org/10.1007/s10530-021-02557-w>
- Luna-Paez A., Valadez-Moctezuma E., Barrientos-Priego A.F., Gallegos-Vázquez C. 2007. Caracterización de *Opuntia* spp. Mediante Semilla con Marcadores RAPD e ISSR y su Posible Uso para Diferenciación (Characterization of *Opuntia* spp. by means of seed with RAPD and ISSR markers and its possible use for differentiation). — *J. PACD*. 9: 43–59 (In Span.).  
<http://www.jpacd.org/jpacd/article/view/240/207>
- Majure L.C. 2007. The ecology and morphological variation of *Opuntia* (Cactaceae) species in the Mid-South, United States. Thesis. Mississippi. 101 p.  
[http://www.gri.msstate.edu/publications/docs/2007/08/3887Majure\\_Thesis.pdf](http://www.gri.msstate.edu/publications/docs/2007/08/3887Majure_Thesis.pdf)
- Majure L.C., Ervin G.N. 2007. The *Opuntias* of Mississippi. — *Haseltonia*. 14: 111–126.  
<https://doi.org/10.2985/1070-0048-14.1.111>
- Majure L.C., Puente R., Griffith M.P., Soltis D., Judd W., Soltis P.S. 2012. Phylogeny of *Opuntia* s.s. (Cactaceae): Clade delineation, geographic origins, and reticulate evolution. — *Am. J. Bot.* 99 (5): 847–864.  
<https://doi.org/10.3732/ajb.1100375>
- 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.  
<https://doi.org/10.1093/aobpla/plu078>
- Novoa A., Rodríguez J., López-Nogueira A., Richardson D.M., González L. 2016. Seed characteristics in Cactaceae: useful diagnostic features for screening species for invasiveness? — *S. Afr. J. Bot.* 105: 61–65.  
<https://doi.org/10.1016/j.sajb.2016.01.003>
- Nunez-Castelum J.A., Conzalez-Fernandez R., Hernandez-Herrera A., Campas-Baypoli O.N., Rodriguez-Ramirez R., Lobo-Galo N., Valero-Galvan J. 2018. Morphological characteristics, chemical composition and antioxidant activity of seeds by four wild *Opuntia* species from North of Mexico. — *J. PACD*. 20: 23–33.  
<http://www.jpacd.org/jpacd/article/view/26/25>
- Nyffeler R. 2002. Phylogenetic relationships in the cactus family (Cactaceae) based on evidence from trnK/ matK and trnL-trnF sequences. — *Am. J. Bot.* 89 (5): 312–326.  
<https://doi.org/10.3732/ajb.89.2.312>
- Opuntia Web. 2015. <http://opuntiads.com> (Accessed 15.03.2020).
- Orozco-Segovia A., Marquez-Guzman J., Sanchez-Coronado M.E., Gamboa De Buen A., Baskin J.M., Baskin C.C. 2007. Seed anatomy and water uptake in relation to seed dormancy in *Opuntia tomentosa* (Cactaceae, Opuntioideae). — *Annals of Botany Journal*. 99(4): 581–592.  
<https://doi.org/10.1093/aob/mcm001>
- Plugatar Yu.V., Goncharova O.I., Chichkanova E.S., Golovneva E.E. 2016. To the 20-th anniversary of the cactus greenhouse in the Nikitsky Botanical Gardens. *Bulletin Gos. Nikitskogo Botan. sada*. 119: 88–95 (In Russ.).
- Pinkava D.J. 2003. *Opuntia*. In: *Flora of North America*. 4: 123–148 <http://beta.floranorthamerica.org/Opuntia/> (Accessed 17.04.2020).
- Rebman J.P., Pinkava D.J. 2001. *Opuntia* cacti of North America: An overview. — *Florida Entomologist*. 84 (4): 474–483. <https://doi.org/10.2307/3496374>
- Sagalae V.A., Pilipenko V.N. 2007. *Opuntia cymochila* Engelm. et Bigel. (Cactaceae) v astrakhanskom Zavolzh'ye [*Opuntia cymochila* Engelm. et Bigel. (Cactaceae) in the Astrakhan trans-Volga region]. — In: *Biosistemy, biomonitoring, obrazovaniye, zdorov'ye. Materialy nauchno-prakticheskoy konferentsii*. Volgograd. P. 52–54 (In Russ.).
- Samah S., Valadez-Moctezuma E., Ventura-Zapata E. 2015. Morphological seed differentiation between cultivars of xoconostles and tunas (*Opuntia* spp.). — *Acta Horticulturae*. 1067: 49.  
<https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2015.1067.49>
- Shalabi L.F. 2015. On the taxonomy of *Cactaceae* Juss. by the evidence of seed micromorphology and SDS-page



- analysis. – *European Journal of Botany, Plant Sciences and Phytology*. 2 (3): 1–15. <http://www.eajournals.org/wp-content/uploads/On-The-Taxonomy-of-Cactaceae-Juss-by-the-Evidence-of-Seed-Micromorphology-and-Sds-Page-Analysis.pdf>
- Skurlatova M.V., Bagrikova N.A. 2019. About some invasive plant species of the city of Sevastopol. – *Bulletin Gos. Nikitskogo Botan. sada*. 131: 49–60 (In Russ.). <https://doi.org/10.25684/NBG.boolt.131.2019.06>
- Stuppy W. 2002. Seed characters and the classification of the Opuntioideae. – *Succulent Plant Research*. 6: 25–58.
- The Plant List. 2013. Version 1.1. <http://www.theplantlist.org/> (Accessed 17.03.2020)
- Tropicos.org. Missouri Botanical Garden, 04 May 2020. <http://www.tropicos.org> (Accessed 10.02.2020)
- Vyshenskaya T.D. 1991. Family Cactaceae. – In: *Anatomia seminum comparative* [Comparative anatomy of seeds]. Dicotyledones. Caryophyllidae – Dilleniidae. Vol. 3. Leningrad. P. 41–57 (In Russ.).
- Zamyatnin B.N. 1958. Family 73 Cacti – Cactaceae Lindl. – In: *Derev'ya i kustarniki SSSR. Dikorastushchiye, kul'tiviruyemye i perspektivnyye dlya introduksii. Pokrytosemennyye. Semeystva Bobovyye – Granatovyye* [Trees and shrubs of the USSR. Wild, cultivated and promising for introduction]. Angiosperms. Leguminosae – Punicaceae. Vol. 4. Moscow – Leningrad. P. 857–879 (In Russ.).