RUSSIAN JOURNAL OF ECOSYSTEM ECOLOGY Vol. 2 (1), 2017

УДК 581.557.63:581.9:58.05+58.07(477.9):525.4 DOI 10.21685/2500-0578-2017-1-5 ORIGINAL RESEARCH Open Access

АНАЛИЗ РАСПРОСТРАНЕНИЯ МОЖЖЕВЕЛОЯДНИКА *ARCEUTHOBIUM OXYCEDRI* И ЕГО ОСНОВНОГО ХОЗЯИНА *JUNIPERUS DELTOIDES* В КРЫМУ С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ ГЕОИНФОРМАЦИОННЫХ ТЕХНОЛОГИЙ

О. В. Кукушкин

Зоологический институт РАН, Россия, 199034, г. Санкт-Петербург, Университетская наб., 1
E-mail: vipera_kuk@ukr.net

И. В. Доронин

Зоологический институт РАН, Россия, 199034, г. Санкт-Петербург, Университетская наб., 1
E-mail: ivdoronin@mail.ru

Ю. А. Красиленко

Институт пищевой биотехнологии и геномики НАНУ, Украина, 04123, Киев, ул. Осиповского, 2а
E-mail: y.krasylenko@gmail.com

ANALYSIS OF DWARF MISTLETOE *ARCEUTHOBIUM OXYCEDRI (DC.) M. BIEB.* AND ITS PRINCIPAL HOST EASTERN PRICKLY JUNIPER *JUNIPERUS DELTOIDES* R. P. ADAMS DISTRIBUTION IN CRIMEA USING GIS TECHOLOGIES

O. V. Kukushkin

Institute of Zoology, Russian Academy of Sciences, 1 Universitetskaya emb., Saint Petersburg, 199034, Russia
E-mail: vipera_kuk@ukr.net

I. V. Doronin

Institute of Zoology, Russian Academy of Sciences, 1 Universitetskaya emb., Saint Petersburg, 199034, Russia
E-mail: ivdoronin@mail.r

Yu. A. Krasylenko

Institute of Food Biotechnology and Genomics, National Academy of Sciences of Ukraine, 2a Osipovskogo str., Kyiv, 04123, Ukraine
E-mail: y.krasylenko@gmail.com

Аннотация. Изучено распространение на Крымском полуострове можжевелоядника (*Arceuthobium oxycedri*) – паразита можжевельника дельтовидного (*Juniperus deltoides*). Можжевелоядник обладает значительно более узким ареалом в Крыму, чем его основной хозяин, и повсеместно распространен спорадически. Наблюдения в природе характеризуют *A. oxycedri* как термофильный и мезоксерофильный вид, тяготеющий к низкогорным местностям с наиболее мягким субсредиземноморским климатом. Значительные, стабильно существующие очаги инфицирования выявлены на побережье и в наиболее теплообеспеченной юго-западной части горного Крыма к югу от долины реки Бельбек. В большинстве обследованных локалитетов с высоким уровнем инфицированности в качестве кодоминанта *J. deltoides* выступает можжевельник высокий (*J. excelsa*). Последний из видов в целом является иммунным по отношению к паразиту, однако в ряде пунктов также поражается *A. oxycedri*. Поддержанию высокого уровня инфицированности в очагах и ограниченному распространению можжевелоядника за их пределы (на дистанцию порядка 4 км) способствует пищедобывательная активность птиц, потребляющих ягодоподобные шишки *J. excelsa* и *J. deltoides*. Моделирование экологической ниши и построение карт потенциального ареала паразита и его основного хозяина с применением программного обеспечения MaxEnt 3.3.3k. продемонстрировало, что распространение *A. oxycedri* в Крыму в настоящее время может быть шире наблюдаемого (фактического). Характерно, что такие биоклиматические показатели, как минимальные зимние температуры и высота местности, при построении модели не имели значения для формирования области распространения паразита. Предположительно ограниченное распространение *A. oxycedri* может быть обусловлено историей формирования ареала *J. deltoides* в позднем неоплейстоцене – голоцене наряду с низкой скоростью расселения паразита из четвертичного рефугиума в самой южной части Крыма.

© 2017 Кукушкин О. В., Доронин И. В., Красиленко Ю. А. Данная статья доступна по условиям всемирной лицензии *Creative Commons Attribution 4.0 International License* (http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/), которая дает разрешение на неограниченное использование, копирование на любые носители при условии указания авторства, источника и ссылки на лицензию Creative Commons, а также изменений, если таковые имеют место.

Ключевые слова: *Arceuthobium oxycedri*, *Juniperus deltoides*, *Juniperus excelsa*, Крым, распространение, биоклиматические параметры, потенциальный ареал, ГИС-технологии.

Для цитирования: Кукушкин, О. В. Анализ распространения можжевелоядника Arceuthobium oxycedri и его основного хозяина Juniperus deltoides в Крыму с использованием геоинформационных технологий / О. В. Кукушкин, И. В. Доронин, Ю. А. Красиленко // Russian Journal of Ecosystem Ecology. – 2017. – Vol. 2 (1). – https://doi.org/10.21685/2500-0578-2017-1-5

Abstract. The current study highlights the distribution patterns of juniper dwarf mistletoe (*Arceuthobium oxycedri*), a semi-parasite of the Eastern prickly juniper (*Juniperus deltoides*), in Crimea. *A. oxycedri* has considerably narrower range in Crimea as compared to its principal host and its ubiquitous distribution is rather sporadic. Nature observations characterize *A. oxycedri* as a thermophilic and mezo-xerophytic species confined to the low-mountain terrains with mild sub-Mediterranean climate. Significant sites of permanent infection have been discovered at the Crimean coast and in the warmest southwestern part of the Crimean Mountains to the south from the Belbek River valley. Greek juniper (*J. excelsa*) is a codominant species growing side by side with *J. deltoids* in the majority of localities examined that have the high infection rate. Generally, *J. excelsa* is an insusceptible species in relation to the parasite; nevertheless, it is affected by *A. oxycedri* at several sites. Birds feeding habit to consume *J. excelsa* and *J. deltoides* fleshy berry-like cones helps to maintain the high infection rate and to disseminate mistletoe seeds at the distance of approximately 4 km. Modeling ecological niche and creating maps of potential range of the parasite and its principal host using MaxEnt 3.3.3k software have demonstrated that *A. oxycedri* distribution in Crimea at present may be wider than it has been currently observed. It is noteworthy that while modeling such bioclimatic indicators as the minimum winter temperatures and the elevation above sea level were irrelevant for establishing the distribution range of the parasite. Presumably the limited distribution of *A. oxycedri* can be attributed to the history of forming *J. deltoides* range in the late Pleistocene – Holocene, alongside with a low speed of the parasite dissemination from Quaternary refugia in the southernmost part of the Crimean Peninsula.

Key words: *Arceuthobium oxycedri*, *Juniperus deltoides*, *Juniperus excelsa*, Crimea, distribution, bioclimatic indicators, potential range, GIS technologies.

For citation: Kukushkin O.V., Krasylenko Yu.A. Analysis of dwarf mistletoe Arceuthobium oxycedri (DC.) M. Bieb. and its principal host eastern prickly juniper Juniperus deltoides r. p. adams distribution in Crimea using gis technologies. Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2017;2(1). (In Russ.). Available from: https://doi.org/10.21685/2500-0578-2017-1-5

Введение

Арцеутобиумы, или можжевелоядники (*Arceuthobium M. Bieb.*) – многолетние двудомные вечнозеленые полукустарнички и кустарнички семейства Santalaceae, паразитирующие на Pinophyta. Поскольку большинство можжевелоядников имеют собственный фотосинтетический аппарат, их можно классифицировать скорее как полупаразитов. Виды рода *Arceuthoboium* демонстрируют высокую избирательность в отношении хозяина, поражая, как правило, только один вид или группу родственных видов голосеменных. Вызывая отток фотоассимилятов, можжевелоядник угнетает рост хозяина, снижает его репродуктивные показатели и устойчивость к экстремальным условиям, способствует развитию сопутствующих вирусных, бактериальных и грибковых инвазий [1–3]. При высоком уровне поражения арцеутобиум значительно ухудшает качество леса и, по-видимому, может приводить отдельные особи хозяина к гибели. Заражение хозяина происходит при баллистическом разбрасывании семян, покрытых адгезивным висцином, известным также под названием «птичьего клея». По нашим наблюдениям, радиус рассеяния («гидравлического отстрела») семян *A. oxycedri* (DC.) M. Bieb. достигает 0,4–0,5 м. Перемещение семян можжевелоядников на бóльшие дистанции осуществляется с использованием зоохории (прежде всего – орнитохории). Функция фиксации семян на животных-векторах принадлежит висцину.

По данным разных авторов, род *Arceuthobium* насчитывает от 26 до 42 видов, распространенных в Голарактике (по большей части в Северной Америке) и паразитирующих на растениях семейств Кипарисовых (Cupressaceae) и Сосновых (Pinaceae) [2; 4–6]. В Западной Евразии до недавнего времени был известен единственный вид можжевелоядников – *Arceuthobium oxycedri* (DC.) M. Bieb. (Fl. Taurico-Caucasica, Suppl., p. 629 (1819); = *Razoumowskia caucasica* Hoffm. (1808); *Razoumofskya oxycedri* (DC.) FW Shultz ex Nyman *Viscum oxycedri* DC. (Fl. Fr. IV (1805)), связанный с представителями Cupressaceae – главным образом, с родом Можжевельник (*Juniperus* L.) [7]. Область распространения вида охватывает южные районы обширной области, известной как Древнее Средиземье – горные системы Альпийско-Гималайского (Средиземноморского) геосинклинального

пояса на территории, в позднем эоцене – миоцене занятой бассейнами Средиземного моря и Паратетиса [8; 9]. Ареал *A. oxycedri* простирается с запада на восток почти на 10 тыс. км: от Магриба и Пиренейского полуострова до западного Китая. На юге он достигает Атласа, Леванта, Курдистана, Эльбурса, Копетдага, Белуджистана, северной Индии. В юго-восточной Европе северная граница ареала проходит через центральные и восточные Балканы (Сербия, Болгария), Крымский полуостров и Северный Кавказ (Краснодарский край, Северная Осетия, Дагестан) [7; 10]. В целом по ареалу *A. oxycedri* произрастает в широком диапазоне высот, причем с запада на восток нижняя граница распространения поднимается от прилежащих к морю участков в Средиземноморском и Черноморском регионах до 2000–3500 м н. у. м. на юге Кавказского экорегиона (Карс), в Южной Азии и Тибете [7]. Систематика вида разработана недостаточно, и весьма вероятно, что под названием *A. oxycedri* в действительности скрываются по меньшей мере несколько родственных видов можжевелоядников [1; 11]. Так, паразитирующие преимущественно на *J. phoenicea L.* можжевелоядники Западного Средиземноморья (Испания, юго-западная Франция) по цитометрическим и морфологическим данным недавно были выделены в отдельный вид – *A. gambyi* Fridl. [12].

Несмотря на более чем вековую историю изучения *A. oxycedri* в Крыму, этот интересный представитель крымской флоры остается недостаточно изученным не только в плане его биологии, но даже и в отношении распространения. Данные о динамике ареала паразита неполны и нередко противоречивы, скорость его расселения достоверно не известна [13–17]. Имеются указания на устойчивое возрастание уровня зараженности локальных популяций *J. deltoides* в Крыму и на Кавказе [13; 18], что отчасти находит подтверждение и при сравнении с ранее опубликованными данными по ряду локалитетов [15–17] результатов наших наблюдений [19]. Впрочем, поскольку методики оценки уровня инвазии в отечественной литературе подробно не описаны, сопоставимость данных различных авторов находится под вопросом.

В последнее десятилетие все большее распространение получает моделирование экологических ниш видов растений мировой флоры на основе ГИС-программ [20], однако для анализа распространения представителей флоры Крыма этот метод до сих пор практически не применялся. В качестве предпосылок данной ситуации выступают хорошая изученность Крымских гор ботаниками, их относительно малая площадь (около 8,22 тыс. км^2) и ясная разделенность на северный и южный макросклоны, в результате чего возникает иллюзия «общепонятности» причин, определяющих особенности распространения того или иного вида, имеющего ограниченный ареал в горном Крыму. Между тем выводы некоторых работ, затрагивающих чрезвычайно важные для понимания генезиса биоты Крыма (например, наличие в крымской флоре древних адвентов [21]), по-видимому, могли быть усилены построением математических моделей. Метод моделирования экологических ниш с использованием программы MaxEnt хорошо действует на островных территориях, сопоставимых по площади с горным Крымом [22]. Применяется моделирование и для анализа ареалов паразитических видов семейств Santalaceae и Loranthaceae [23; 24]. Распространение паразита определяется прежде всего наличием популяций хозяина. Очевидно, однако, что на конкретной территории экологическая ниша паразита может быть более узкой или, напротив, более широкой, чем ниша основного хозяина. Более того, стеблевые паразиты растений подвержены воздействию всех климатических факторов. Поэтому программы, учитывающие вклад биоклиматических параметров в формирование ареала, в полной мере применимы и к данной экологической группе растений.

С другой стороны, выводы, полученные на основе ГИС-технологий, не должны абсолютизироваться, поскольку применяемые модели описывают только определенный сектор экологической ниши вида и, таким образом, не дают исчерпывающего представления о бесконечно сложных взаимосвязях вида со средой обитания (как это было ранее показано на примере представителей пойкилотермных позвоночных крымской фауны) [25]. Помимо того, что программа в силу своих характеристик в принципе не способна учесть все многообразие факторов, обусловливающих распространение вида, на результаты также оказывают влияние неточность климатической базы WordClim (в особенности в приложении к компактным горным регионам, расположенным на стыках биогеографических выделов – таким, как горный Крым), неравномерность изученности территории, степень сохранности «первоначальных» ареалов видов (подразумевается состояние ареала, предшествующее интенсивному хозяйственному освоению территории), а также, вероятно, история колонизации региона тем или иным видом организмов. Моделирование может послужить лучшему пониманию вопроса

«почему вид обитает именно там, где он обитает?», если применяется в одном ряду с классическими описательными методами, а в оптимальном случае – одновременно с молекулярными методами, способными выявить генетическую неоднородность вида на изучаемой территории.

В ходе нашего исследования решались следующие основные задачи:

1) выявление закономерностей в распространении можжевелоядника на территории Крыма;

2) анализ распространения можжевелоядника в связи с распространением его основного хозяина с применением ГИС-технологий;

3) оценка совместимости данных, полученных при непосредственных наблюдениях в природе, с результатами анализа экологических ниш, выполненного с использованием программы MaxEnt 3.3.3k.

Материалы и методы

Данные о распространении *J. deltoides* собирали при проведении экспедиционных исследований, которыми в 1996–2016 гг. была охвачена вся территория горного Крыма. Ареалы хозяина и паразита в Крыму были изучены достаточно равномерно. Сведения о находках *A. oxycedri* базируются на личных наблюдениях О. В. Кукушкина и Ю. А. Красиленко, а также анализе литературных источников и гербарных материалов в фондовых хранилищах Крыма, Украины и Болгарии. В отдельных случаях – при наличии фотодокументов с указанием локалитета и даты – сведения о находках паразита были почерпнуты из электронного ботанического он-лайн атласа «Plantarium» (http://www.plantarium.ru/). В основу исследования легли данные о 824 локалитетах *J. deltoides* и 99 пунктах находок A. oxycedri (около 12 % от числа точек для хозяина). Для определения десятичных координат локалитетов использовали интернет-ресурс www.u-karty.ru («Maps of the Russia and the World»).

С помощью программы MaxEnt 3.3.3k (http://www.cs.princeton.edu/~schapire/maxent/) были созданы карты наиболее вероятных областей распространения обоих видов растений и определена степень влияния параметров среды (в %) на границы области распространения изучаемого таксона, т.е. вклад каждого фактора в построение модели [26; 27]. В качестве переменных при моделировании использовали 19 «биоклиматических» показателей (БКП) и данные о высотах над уровнем моря из базы WorldClim (www.worldclim.org) (разрешение 30 угловых секунд или ~ 1 км на пиксель в районе экватора) (табл. 1). Данная часть работы выполнена И. В. Дорониным.

Для тестирования полученных моделей использовали 25 % точек. Визуализацию ГИС-карт провели с помощью программы DIVA-GIS 7.5.0 (www.diva-gis.org) [28].

Таблица 1

Биоклиматические показатели (БКП), задействованные при моделировании экологических ниш *Arceuthobium oxycedri* и *Juniperus deltoides*, и их принятые аббревиатуры

Биоклиматический показатель	Код
Среднегодовая температура (×10, ºC)	BIO 1
Среднесуточная амплитуда (среднее для месяца, Max-min)	BIO 2
Изотермичность ((BIO 2 – BIO 7) × 100)	BIO 3
Температурная сезонность (SD × 100)	BIO 4
Максимальная температура наиболее жаркого месяца (×10, ºC)	BIO 5
Минимальная температура наиболее холодного месяца (×10, ºC)	BIO 6
Годовой размах температур (×10, ºC)	BIO 7
Средняя температура наиболее влажного сезона (×10, ºC)	BIO 8
Средняя температура наиболее сухого сезона (×10, ºC)	BIO 9
Средняя температура наиболее жаркого сезона (×10, ºC)	BIO 10
Средняя температура наиболее холодного сезона (×10, ºC)	BIO 11
Среднегодовые осадки, мм	BIO 12
Осадки наиболее влажного месяца, мм	BIO 13
Осадки наиболее сухого месяца, мм	BIO 14
Сезонность осадков (CV)	BIO 15
Осадки наиболее влажного сезона, мм	BIO 16
Осадки наиболее сухого сезона, мм	BIO 17
Осадки наиболее жаркого сезона, мм	BIO 18
Осадки наиболее холодного сезона, мм	BIO 19
Высота, м н.у.м.	Alt

Примечание: CV – коэффициент вариации; SD – стандартное отклонение.

В работе используются аббревиатуры фондовых музейных коллекций в научных учреждениях, принятые в Index Herbariorum Ucrainicum [29]: KW – Институт ботаники им. М. Г. Холодного, Киев; YALT – Никитский ботанический сад – Национальный научный центр. На гербарные материалы хранилищ Болгарии (София) даны следующие ссылки: SO – Herbarium of Sofia University; SOM – Herbarium of Bulgarian Academy of Science.

В качестве иллюстративного материала использовались оригинальные фотографии авторов.

Результаты и обсуждение

Распространение в Крыму основного хозяина

Основным хозяином A. oxycedri в Крыму является можжевельник дельтовидный (*J. deltoides* R. P. Adams). Данный вид, выделенный около десятилетия назад из *J. oxycedrus* на основании молекулярных и морфологических данных, распространен в Восточном Средиземноморье (по крайней мере, от Западных Балкан до Леванта), а также в Северной и Центральной Анатолии, на востоке достигая аридных областей Закавказья, на севере – Крыма и северных склонов Большого Кавказа [30–32].

Границы ареала *J. deltoides* в Крыму схематически представлены на рис. 1. В Юго-Западном предгорье и на Южном берегу Крыма вид распространен особенно широко, доходя на севере до междуречья Качи и Альмы, на востоке – до района г. Алушта. На крайнем юго-западе главной гряды Крымских гор (в Байдарской долине и по реке Черная с притоками) распространение вида практически непрерывно, но севернее, в предгорье, он произрастает спорадично, образуя монодоминантные сообщества на хорошо инсолируемых сухих мергелистых склонах. Второй крупный эксклав с почти сплошным распространением вида занимает прибрежные и горные районы Карадагско-Судаской складчатой системы в юго-восточном Крыму. Крупные полностью изолированные популяции локализованы в восточной части горного Крыма: к северу от г. Старый Крым на юго-восточном и южном склонах горы Большой Агармыш (блоке главной гряды, выдвинутом далеко на север), а также вдоль юго-восточного склона горы Кубалач и хребта Ташлы-Кыр (= Йылан-Кыр), относящихся к внутренней предгорной гряде. Произрастающие на большом удалении от основного ареала отдельные группы деревьев отмечались на юго-западном склоне Долгоруковской яйлы в Симферопольском районе, на западном склоне горы Южная Демерджи над Алуштой, а также в некоторых пунктах близ границы территорий Алушты и Судака и в гористой части полуострова Меганом. Не исключено, что эти микропопуляции обязаны своим происхождением переносу семян можжевельника птицами [33]. В то же время на некоторых весьма обширных и притом почти не затронутых хозяйственной деятельностью территориях с подходящими, по нашим субъективным оценкам, условиями для произрастания этого вида, он по необъяснимым причинам совершенно не встречается (например, в окрестностях с. Зеленогорье между Судаком и Алуштой и на многих других участках восточной части южного макросклона). Верхняя граница распространения *J. deltoides* в Крыму проходит по высотам 700–750 м н. у. м. [16; 17; данные авторов], хотя отдельные особи могут подниматься до 800 м н. у. м. и незначительно выше. На яйле этот вид можжевельников отсутствует.

Таким образом, ареалу *J. deltoides* в Крыму присущ реликтовый дизъюнктивный характер. Область распространения вида формировалась под воздействием как природных (циклические изменения климата), так и антропогенных факторов, причем в конце голоцена и современную эпоху ведущая роль, несомненно, принадлежала последним.

Во флоре Крыма *J. deltoides* рассматривается как один из элементов плиоцен–раннечетвертичного прашибляка (флорогенетического комплекса, являющегося дериватом миоценовых палеосаванн), из которого при дифференциации растительного покрова в неоплейстоцене вычленилась аридно-можжевеловая историческая свита [34]. Палинологические данные свидетельствуют о том, что в теплые фазы позднего неоплейстоцена можжевеловые редколесья занимали большие участки на западе Крымского предгорья [35; 36]. Авторы не указывает видовую принадлежность можжевельника, но с высокой вероятностью речь может идти не только о холодостойком *J. sabina* L., но также и о *J. deltoides*.

Еще на рубеже нашей эры можжевельник в Крыму был распространен шире, чем в настоящее время, и произрастал, по-видимому, не только в горных и предгорных районах, но также и на безлесных в современную эпоху Тарханкутском и Керченском полуостровах [37–39]. Область распространения *J. deltoides* подверглась значительной контракции и фрагментации в исторический период, и в настоящее время его ареал ограничен исключительно горной частью полуострова.

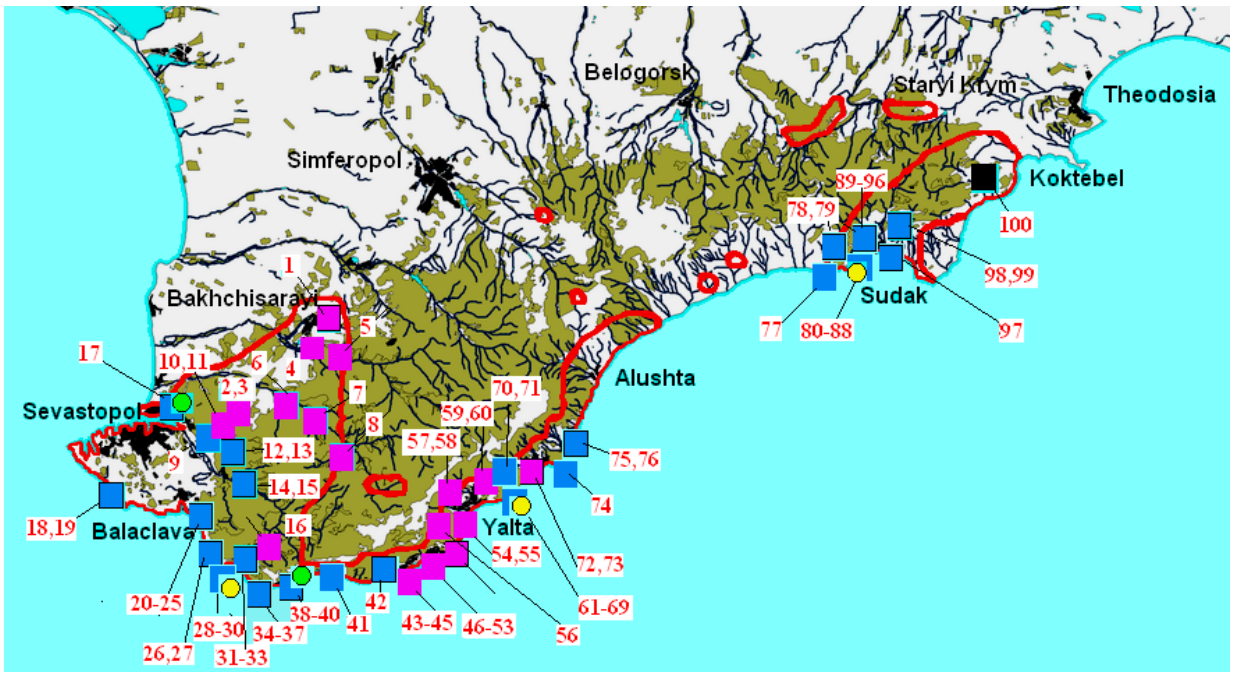


Рис. 1. Распространение *Arcethobium oxycedri* в горном Крыму:
красная линия – граница ареала *Juniperus deltoides*; точки находок на *J. deltoides*: синие квадраты – по наблюдениям авторов в 2000–2016 гг.; фиолетовые квадраты – по литературным данным и коллекционным материалам; черный квадрат – неподтвержденное местонахождение; точки находок на других Cupressacea обозначены кружками: желтые – локалитеты, где в 1980-х – 2010-х гг. выявлены случаи инфицирования *Juniperus excelsa*; зеленые – выявленные в 2013–2016 гг. случаи инфицирования *Platycladus orientalis*; номера на карте соответствуют номерам локалитетов в табл. 2

Здесь он занимает широкий спектр местообитаний, расположенных преимущественно в границах пояса лесов из дуба пушистого (*Quercus pubescens Willd.*), являясь конкурентноспособным на сухих известняковых плато, скальных выходах, остепенных склонах и особенно – на крутых шиферных склонах меловых куэст [34].

Отметим, что можжевельник высокий (*J. excelsa* M. Bieb.) – другой широко распространенный в Южном Крыму вид можжевельников – демонстрирует в целом сходный с *J. deltoides* паттерн распространения, хотя их ареалы в горном Крыму и не совпадают досконально. Первый из видов может произрастать на более скудных почвах, является более устойчивым к воздействию низкой влажности в сочетании с высокими температурами и инсоляцей и, вероятно, лучше адаптирован к низким температурам, поскольку проникает в среднегорье глубже и поднимается выше, чем *J. deltoides*. Так, *J. excelsa* широко распространен на северо-западных отрогах Ай-Петринской яйлы (по крайней мере, до 1050 м н. у. м. на хр. Трапан-Баир), а на обрывистом восточном склоне Чатырдагского массива на высотах 700–900 м н. у. м. локализована полностью изолированная популяция вида.

Распространение можжевелоядника

Сведения о находках A. oxycedri в Крыму в XIX – начале XXI вв. обобщены в табл. 2. Выше рассматриваются особенности распространения можжевелоядника на Крымском полуострове (см. рис. 1).

Таблица 2

Распространение *Arceuthobium oxycedri* в Крыму

№	Физико-географический район	Локалитет, административная принадлежность	Географические координаты		Источник сведений
			Широта (*N*)	Долгота (*E*)	
1	2	3	4	5	6
1.	ЮЗП	«Бахчисарай, сев. склон»	44.7538	33.8815	YALT [1887]
2.	ЮЗП	«SSO (?) склон (горы) Мангуп-Кале», Бахчисарайский район	44.5902	33.8176	YALT [1922]

Продолжение табл. 2

1	2	3	4	5	6
3.	ЮЗП	«Севастопольский лесхоззаг», Балаклавский район, территория г. Севастополь	44.5864	33.8130	[15]
4.	ЮЗП	«Качинская ландшафтная популяция *J. oxycedrus*», каньон реки Кача, Бахчисарайский район	44.6884	33.9036	[17]
5.	ЮЗП	«Бахчисарайская местная популяция *J. oxycedrus*»; г. Кыз-Кермен, г. Тепе-Кермен, Бахчисарайский район	44.7266	33.9286	[17]; наблюдения О. В. Кукушкина (2006)
6.	ЮЗП	«Бельбекская ландшафтная популяция *J. oxycedrus*», склоны г. Мангуп; балка Терен-Джалга близ с. Танковое (= Биюк-Сюйрен), Бахчисарайский район	44.6519	33.8308	[17]; И. С. Турбанов, pers. comm. (2016)
7.	ЮЗП	«Куйбышевская ландшафтная популяция *J. oxycedrus*», окр. с. Куйбышево (= Албат), Бахчисарайский район	44.6306	33.8372	[17]
8.	ЮЗП/ ГГК	«Соколинская местная популяция *J. oxycedrus*», окр. с. Соколиное (= Коккоз), Бахчисарайский район	44.5616	33.9658	[17]
9.	ЮЗП	скалы Кара-Коба, ЮВ край возвышенности Мекензиевы Горы, Балаклавский район, территория г. Севастополь	44.6113	33.6931	И. С. Турбанов, on-line botanical atlas «Plantarium» (2010)
10.	ЮЗП	гора Чилтер-Кая, Балаклавский район, территория г. Севастополь	44.5865	33.7651	[18]
11.	ЮЗП	с. Терновка (= Шулю), Балаклавский район, территория г. Севастополь	44.5879	33.7608	П. Евсеенков, on-line botanical atlas «Plantarium» (2008)
12.	ЮЗП/ ГГК	гора Зыбук-Тепе между с. Родное (= Уппа-Кой) и с. Терновка, Балаклавский район, территория г. Севастополь	44.5615	33.7483	[40; 41]; KW [2014]
13.	ЮЗП/ ГГК	к ЮЗ от с. Родное, Балаклавский район, территория г. Севастополь	44.5506	33.7280	наблюдения О. В. Кукушкина (2016)
14.	ЮЗП/ ГГК	«Чернореченская ландшафтная популяция *J. oxycedrus*», Балаклавский район, территория г. Севастополь	44.5209	33.7143	[17]
15.	ГГК	правый борт каньона реки Черная, вдоль «Манштейновской» дороги по направлению к с. Черноречье (= Чоргунь), Балаклавский район, территория г. Севастополь	44.5325	33.7114	наблюдения О. В. Кукушкина (2014–2016)
16.	ГГК	«Байдарская ландшафтная популяция *J. oxycedrus*» и северный склон Байдарской яйлы выше с. Кизиловое, Балаклавский район, территория г. Севастополь	44.5174	33.8464	[17]; И. С. Турбанов, pers. comm. (2016)
17.	ЮЗП	братское кладбище Крымской кампании и парк возле церкви св. Николая, Северная сторона, Нахимовский район, территория г. Севастополь	44.6363	33.5576	[40; 41]; KW [2014]
18.	ЮЗП/ ГГК	«Местная популяция *J. oxycedrus* мыса Фиолент», Балаклавский район, территория г. Севастополь	44.5048	33.4982	[17]

Продолжение табл. 2

1	2	3	4	5	6
19.	ЮЗП/ ГГК	Мыс Фиолент, в 0,4–0,5 км к западу от Свято-Георгиевского монастыря, Балаклавский район, территория г. Севастополь	44.5059	33.5039	наблюдения О. В. Кукушкина и Ю. А. Красиленко (2013– 2016)
20.	ГГК/ ЮБК	между Балаклавой и Ласпи, южные склоны, Балаклавский район, территория г. Севастополь	44.4655	33.6487	YALT [1885]
21.	ГГК/ ЮБК	«вдоль берега моря возле Балаклавы», территория г. Севастополь	44.4866	33.6208	YALT [1896]
22.	ГГК/ ЮБК	«Балаклавская ландшафтная популяция *J. oxycedrus*», территория г. Севастополь	44.4929	33.5884	[17]
23.	ГГК/ ЮБК	урочище Микро-Яло и ЮЗ склон горы Аскети, Балаклавский район, территория г. Севастополь	44.4873	33.6222	[40; 41]; KW [2013]; наблюдения О. В. Кукушкина и Ю. А. Красиленко (1996–2016)
24.	ГГК/ ЮБК	урочище Мегало-Яло, Балаклавский район, территория г. Севастополь	44.4803	33.6329	наблюдения О. В. Кукушкина и Ю. А. Красиленко (1996–2016)
25.	ГГК/ ЮБК	«приморські схили на схід від Золотого пляжу; на гілках *J.oxycedri* L. на нижніх частинах схилів на антропогенно порушених ділянках», Балаклавский район, территория г. Севастополь	44.4755	33.6345	KW [2002]
26.	ГГК/ ЮБК	перевал Куршум-Богаз, близ северной границы гос. заказника «Мыс Айя», Балаклавский район, территория г. Севастополь	44.4705	33.6478	наблюдения О. В. Кукушкина и Ю. А. Красиленко (2013, 2015, 2016)
27.	ГГК/ ЮБК	ущелье между горой Калафатлар и горой Арфен-Чаир-Бурун, гос. заказник «Мыс Айя», Балаклавский район, территория г. Севастополь	44.4576	33.6503	наблюдения О. В. Кукушкина (2016)
28.	ЮБК	урочище Батилиман, гос. заказник «Мыс Айя», Балаклавский район, территория г. Севастополь	44.4210	33.6678	[13]
29.	ЮБК	урочища Батилиман, Балаклавский район, территория г. Севастополь	44.4314	33.6584	наблюдения О. В. Кукушкина (1996–2002)
30.	ЮБК	Батилиман, Балаклавский район, территория г. Севастополь	44.4197	33.6891	Д. Якушенко, pers. comm. (2007)
31.	ЮБК	(бухта) Ласпи; «Айя-Ласпинская ландшафтная популяция *J. oxycedrus*», Балаклавский район, территория г. Севастополь	44.4233	33.7016	[7; 17; 42]
32.	ЮБК	(бухта) Ласпи, Балаклавский район, территория г. Севастополь	44.4223	33.7112	KW [1973]
33.	ЮБК	восточная часть Ласпинского амфитеатра ниже горы Шабурла, Балаклавский район, территория г. Севастополь	44.4218	33.7355	наблюдения О. В. Кукушкина (2016)
34.	ЮБК	«Сарыч – Кикенеизская ландшафтная популяция *J. oxycedrus*», Балаклавский район, территория г. Севастополь	44.4149	33.8471	[17]

Продолжение табл. 2

1	2	3	4	5	6
35.	ЮБК	урочище Чобан-Таш у подножья горы Ильяс-Кая, Балаклавский район, территория г. Севастополь	44.3941	33.7382	наблюдения О. В. Кукушкина и Ю. А. Красиленко (1998–2016)
36.	ЮБК	мыс Сарыч, Балаклавский район, территория г. Севастополь	44.3894	33.7380	О. Кузьманенко, pers. comm. (2013)
37.	ЮБК/ ГГК	ЮВ склон горы Ильяс-Кая, Балаклавский район, территория г. Севастополь	44.4052	33.7457	[41]
38.	ЮБК/ ГГК	перевал Байдарские Ворота, вдоль старого Ялтинского серпантина ниже церкви Вознесения Христова, Балаклавский район, территория г. Севастополь	44.4051	33.7884	наблюдения О. В. Кукушкина и Ю. А. Красиленко (2014)
39.	ЮБК	обочина нового Ялтинского шоссе над пос. Форос, граница Ялтинского гор. округа и территории г. Севастополь	44.3971	33.7851	[41]; KW [2014]
40.	ЮБК	парк в пос. Форос, г. Ялта	44.3889	33.7816	[14]; наблюдения О. В. Кукушкина (2016)
41.	ЮБК/ ГГК	старый Ялтинский серпантин вдоль Байдаро-Кастропольской стены (обрывы Ай-Петринской яйлы), граница Ялтинского гор. округа и территории г. Севастополь	44.4053	33.7938	[41]
42.	ЮБК	верхнее шоссе между пос. Голубой Залив (= Лимена) и с. Оползневое (= Кикенеиз), г. Ялта	44.4095	33.9646	[40; 41]; KW [2013]
43.	ЮБК	гора Кошка возле Симеиза, г. Ялта	44.4042	33.9927	KW [1997]; Г. А. Прокопов, on-line botanical atlas «Plantarium» (2008)
44.	ЮБК	«Новый Симеиз», г. Ялта	44.4078	34.0131	KW [1915]
45.	ЮБК	«Симеиз-Алупкинская ландшафтная популяция *J. oxycedrus*», г. Ялта	44.4185	34.0313	[17]
46.	ЮБК	«Tauria, (Mt.) Ai-Nikola, in *Junipero oxycedri*» (ЮВ отрог горы Могаби близ пос. Ореанда), г. Ялта	44.4552	34.1263	YALT [1894]
47.	ЮБК	«in declirius promont Ai-Todor», (мыс Ай-Тодор), г. Ялта	44.4298	34.1275	KW [1906]
48.	ЮБК	«Кримська об-ть, Ялтінський район, Харакс» (близ руин римской крепости Харакс), г. Ялта	44.4301	34.1277	KW [1958]
49.	ЮБК	«Tauria, litus australe, prope peg. Mischor (*Viscum oxycedri* DC)» (Мисхор), г. Ялта	44.4286	34.1188	YALT [1815, 1819, 1853]
50.	ЮБК	Мисхор, г. Ялта	44.4312	34.1200	KW [1906]
51.	ЮБК	Мисхор, г. Ялта	44.4290	34.1223	KW [1925]
52.	ЮБК	Ливадия, г. Ялта	44.4700	34.1463	[42]
53.	ЮБК	Ялтинский горно-лесной заповедник, Ливадийское лесничество, г. Ялта	44.4712	34.1412	[13]
54.	ЮБК	Ялтинский горно-лесной заповедник, г. Ялта	44.5297	34.2520	[7; 13; 17]
55.	ЮБК	«Ялта, южный склон»	44.4981	34.1616	YALT [1885]
56.	ЮБК/ ГГК	«Иссары» (= пос. Куйбышево), г. Ялта	44.4993	34.1146	YALT [1977]
57.	ЮБК/ ГГК	«паразит на можжевельнике со Ставрик-ая» (гора Ставри-Кая), г. Ялта	44.4985	34.0990	YALT [1910]

Продолжение табл. 2

1	2	3	4	5	6
58.	ЮБК/ ГГК	«По лесам (?) вблизи водопада Яузлар, поросль (?) на *Juniperus oxycedrus*», г. Ялта	44.5051	34.1008	YALT [1907]
59.	ЮБК	Массандра, г. Ялта	44.5172	34.1948	YALT [1915]
60.	ЮБК	«Массандра, сосновый лес лесничество, *J. rufescens* Link.», г. Ялта	44.5124	34.1916	KW [1955]
61.	ЮБК	«дер. Никита, *Arcentharium oxycedri* M. B.», г. Ялта	44.5153	34.2355	SOM [1897]
62.	ЮБК	мыс Никита, г. Ялта	44.5063	34.2483	YALT [1910]
63.	ЮБК	«Лесной заповедник Никитского ботсада с можжевельниками, заповедный участок леса, вблизи моря», г. Ялта	44.5064	34.2487	KW [1924]
64.	ЮБК	«лес на Мартьяне», «можжевеловый заповедник возле мыса Мартьян», г. Ялта	44.5092	34.2517	YALT [1927, 1929]
65.	ЮБК	окр. Никитского ботанического сада, лес *Juniperus*, Мартьян, г. Ялта	44.5156	34.2615	YALT [1947]
66.	ЮБК	«Околиці Нікітського саду, ялівцевий ліс», г. Ялта	44.5090	34.2417	KW [1955]
67.	ЮБК	«Крим: в хвойновия резерват на нос Мартиян в околностите на Никитска ботаническа градина», г. Ялта	44.5107	34.2502	SO [1958]
68.	ЮБК	Гос. Никитский ботанический сад, г. Ялта	44.5111	34.2333	[13]
69.	ЮБК	природный заповедник «Мыс Мартьян», г. Ялта	44.5074	34.2466	[13; 15–17]
70.	ЮБК/ ГГК	нижняя гряда скал Палеокастрон, между пос. Массандра и Никита, г. Ялта	44.5205	34.2278	наблюдения О. В. Кукушкина (2008)
71.	ЮБК	окр. пос. Никита, возле ущелья Никитская расселина, г. Ялта	44.5188	34.2291	С. Одинец, on-line botanical atlas «Plantarium» (2003)
72.	ЮБК	«Гурзуф – Никитский сад, всюду на можжевельниках», г. Ялта	44.5329	34.2595	YALT [1912]
73.	ЮБК	Ялтинский горно-лесной заповедник, Гурзуфское лесничество, г. Ялта	44.5285	34.1866	[13; 17]
74.	ЮБК	мыс Аюдаг, г. Алушта	44.5501	34.3444	наблюдения О. В. Кукушкина (1998–2011)
75.	ЮБК	«Аюдаг-Кастельская ландшафтная популяция *J. oxycedrus*», г. Алушта	44.6408	34.3877	[17]
76.	ЮБК	ЮЗ склон горы Кастель, г. Алушта	44.6354	34.3840	наблюдения О. В. Кукушкина (1998–2007)
77.	ЮВП	«Морская местная популяция *J. oxycedrus*», окр. с. Морское (= Капсихор), г. Судак	44.8242	34.8352	[17]
78.	ЮВП	Кутлакская долина к югу от с. Веселое (= Кутлах), г. Судак	44.8393	34.8767	наблюдения О. В. Кукушкина (2002)
79.	ЮВП	долина Комюрлю, между пос. Новый Свет и с. Морское, г. Судак	44.8313	34.8951	наблюдения О. В. Кукушкина (2015)
80.	ЮВП	хребет к западу от горы Сандык-Кая, окр. пос. Новый Свет, г. Судак	44.8310	34.8964	наблюдения О. В. Кукушкина (2008)
81.	ЮВП	«Судак – Новый Свет, в скалах по сторонам дороги», г. Судак	44.8395	34.9386	YALT [1926]
82.	ЮВП	«дорога в Нов. Свет за Судаком», г. Судак	44.8342	34.9322	YALT [1927]

Окончание табл. 2

1	2	3	4	5	6
83.	ЮВП	«Крымская область, пгт. Новый Свет, лес из сосны Станкевича», г. Судак	44.8329	34.9175	KW [1974]
84.	ЮВП	«Судак, Новый Свет, известняки», г. Судак	44.8215	34.9074	KW [1974]
85.	ЮВП	ботанический заказник «Новый Свет», г. Судак	44.8231	34.9055	[13; 17; 43]
86.	ЮВП	Гос. ботанический заказник «Новый Свет», западный склон г. Караул-Оба, г. Судак	44.8183	34.8882	наблюдения О. В. Кукушкина (2002)
87.	ЮВП	к СЗ от мыса Капчик, окр. пос. Новый Свет, г. Судак	44.8237	34.9065	В. Гелюта, pers. comm. (2003)
88.	ЮВП	Гос. ботанический заказник «Новый Свет», около 0,5 км к С-СЗ от мыса Капчик, г. Судак	44.8274	34.9013	наблюдения О. В. Кукушкина (2016)
89.	ЮВП	«Tavria, Sudak» (Судак)	44.8403	34.9578	YALT [1839]
90.	ЮВП/ ГГК	«Sudak, in *Junipero marshalliano*, in declivibus montis Pertschem» (гора Перчем), г. Судак	44.8589	34.9447	YALT [1900]
91.	ЮВП/ ГГК	«Mt. Pertsch»(-em), г. Судак	44.8521	34.9286	[7; 44]
92.	ЮВП	возле вершины горы Куш-Кая, северный склон (= Сокол), г. Судак	44.8387	34.9326	наблюдения О. В. Кукушкина (2015)
93.	ЮВП/ ГГК	гора Перчем, южный склон, г. Судак	44.8487	34.9287	наблюдения О. В. Кукушкина (2015, 2016)
94.	ЮВП	гора Малый Сокол, г. Судак	44.8406	34.9383	наблюдения О. В. Кукушкина (2015, 2016)
95.	ЮВП	балка Арнаут-Кышласы, г. Судак	44.8438	34.9391	наблюдения О. В. Кукушкина (2015)
96.	ЮВП	гора Палвани-Оба, возле шоссе и по склонам, г. Судак	44.8404	34.9470	наблюдения О. В. Кукушкина (2015, 2016)
97.	ЮВП	мыс Алчак, южный и ЮЗ склоны, г. Судак	44.8300	34.9897	KW [2015]
98.	ЮВП/ ГГК	гора Манджил (=Ай-Георгий), возле вершины и на Ю-ЮВ склоне, г. Судак	44.8640	35.0184	наблюдения О. В. Кукушкина (2016)
99.	ЮВП	окраина виноградника близ столовой возвышенности Биюк-Трападжа, г. Судак	44.8534	35.0078	наблюдения О. В. Кукушкина (2016)
100.	ЮВП/ ГГК	Карадагский природный заповедник, территория г. Феодосия	44.9141	35.2207	[15–17]

Примечание. Аббревиатуры физико-географических выделов: ЮЗП – Юго-Западное предгорье; ГГК – Главная гряда Крымских гор; ЮБК – Южный берег Крыма; ЮВП – Юго-Восточное побережье; в случае локализации находки в переходных зонах аббревиатуры смежных районов указаны через косую черту; год сбора гербарного образца приводится в квадратных скобках после названия хранилища.

Хозяева можжевелоядника в Крыму

В пределах европейско-средиземноморской части ареала *A. oxycedri* поражает преимущественно три вида можжевельников: *J. oxycedrus* L., *J. deltoides* и *J. communis* L. [6; 7; 10]. В юго-восточном Средиземноморье и азиатской части ареала можжевелоядник переходит и на другие виды рода. Из пяти аборигенных видов *Juniperus*, произрастающих в горном Крыму (*J. deltoides*, *J. excelsa*, *J. foetidissima* Willd., *J. sabina* и *J. communis* (= *J. hemisphaerica* C. Presl., = *J. depressa* Steven)), можжевелоядник встречается почти исключительно на можжевельнике дельтовидном (*J. deltoides*) (рис. 2,*а*). Это наиболее обычный и, вероятно, наиболее многочисленный вид крымских можжевельников, являющийся характернейшим элементом подлеска широколиственных и крымскососновых лесов, пушистодубово-высокоможжевеловых редколесий и дубово-грабинниковых шибляков [34; 45].

а)

б)

в)

Рис. 2. *Arceuthobium oxycedri* на различных хозяевах в Крыму:
а – Juniperus deltoides; *б – Juniperus excelsa*; *в – Platycladus orientalis*

Помимо этого, имеются данные о поражении *A. oxycedri* других видов Cupressaceae в природных и полуприродных ландшафтах Южного Крыма. Так, известны находки можжевелоядника на единичных экземплярах *J. excelsa* в заповеднике «Мыс Мартян» и государственных заказниках «Мыс Айя» и «Новый Свет» [13; 14; 43; 46[1]]. Упоминалось также о находках можжевелоядника на *J. excelsa* в Турции [2; 7]. Детально поражение данного вида можжевельников *A. oxycedri* описано только для горных районов Белуджистана [47]. Однако при этом высказывалось мнение о принадлежности можжевельников северо-западного Пакистана к чрезвычайно полиморфному виду *J. polycarpos* K. Koch, а не к *J. excelsa* [7; 30]. В целом по ареалу паразитирование арцеутобиума на *J. excelsa* представляет весьма редкое явление, из чего можно заключить, что этот вид является иммунным по отношению к можжевелояднику. По этой причине случаи его инфицирования представляют высокий интерес для науки.

В 2015–2016 гг. нами впервые был выявлен случай массового поражения можжевелоядником можжевельника высокого в окрестностях г. Судак (рис. 2,*б*) [19]. Наибольший уровень инфицирования *J. excelsa* отмечен вдоль гребня и в верхней части северного склона горы Малый Сокол (44.8429 N, 34.9371 E; 225–235 м н. у. м.), где, по предварительной оценке, на участке площадью около 2000 м^2 *A. oxycedri* поражает до 10 % плодоносящих особей *J. excelsa* и до 100 % особей *J. deltoides*.

Немногие известные в Крыму очаги инфицирования *J. excelsa* выявлены в приморских локалитетах, характеризующихся наиболее мягким, de facto средиземноморским климатом со среднегодовой температурой 13–14 °C и средними температурами самого холодного месяца 4–5 °C (мысы Айя и Мартьян), либо с очень мягким субсредиземноморским климатом со среднегодовой температурой около 13 °C и температурой самого холодного месяца 2–3 °C (побережье между Новым Светом и Судаком) [48–50]. Выяснение условий, создающих предпосылки для заражения *J. excelsa* – чрезвычайно важный вопрос, решение которого – дело будущего.

Случаи поражения *A. oxycedri* природных популяций оставшихся трех видов можжевельников аборигенной флоры Крыма (см. выше) неизвестны, несмотря на то, что некоторые из них, по имеющимся данным, не являются иммунными по отношению к паразиту. Например, *J. communis* – один из основных хозяев можжевелоядника в приморских областях Словении [6]. Такое положение вещей, по-видимому, имеет своей причиной местные особенности распространения видов *Juniperus*, обусловленные вертикальной дифференциацией флоры. В Крымских горах *J. communis*, *J. sabina* и *J. foetidissima* произрастают почти исключительно на нагорье (на плато яйлы и прилежащих склонах), как правило, на высотах от 900 м н. у. м. и выше, где климат уже слишком суровый для *A. oxycedri*. Более того, узкие ареалы перечисленных видов в Крыму практически не входят в соприкосновение с областью распространения *J. deltoides* – основного хозяина можжевелоядника, что дополнительно затрудняет переход на них паразита.

В ряде пунктов побережья Крыма в 1980-е гг. и в 2014–2016 гг. было выявлено несколько случаев массивного инфицирования можжевелоядником адвентивного элемента флоры Крыма – плосковеточника восточного, *Platycladus orientalis* (L.) Franco (рис. 2,*в*) [13; 19; 40; 41]. Отметим, что массивное поражение *P. orientalis* можжевелоядником описано только для Крыма [7]. Плосковеточник, по-видимому, менее устойчив по отношению к паразиту, чем аборигенные виды можжевельников. В обоих известных нам пунктах инвазии (братское кладбище в Севастополе и окрестности пос. Форос на Южном берегу) отмечено большое количество погибших и погибающих суховершинных деревьев *P. orientalis* всех возрастов, сильно инфицированных *A. oxycedri* [19; 40; 41].

Следует отметить, что этот восточноазиатский представитель Cupressaceae [51] в Крыму должен считаться натурализовавшимся адвентом, поскольку в настоящее время во многих пунктах полуострова он успешно возобновляется семенным путем, и констатировано как возникновение полуприродных популяций вида, так и его интеграция в природные сообщества [52; 53; наблюдения авторов]. Можжевелоядник инфицирует плосковеточник в пунктах совместного произрастания с *J. deltoides*. Перенос семян паразита с последнего на *P. orientalis* происходит вследствие широкого контакта (касания) древесных крон. Последующая колонизация можжевелоядником расположенных поблизости насаждений плосковеточника, обособленных от массивов естественной растительности, происходит при участии птиц-семеноядов – таких, как обыкновенная зеленушка (*Chloris chloris* L.), потребляющая семе-

[1] В данном источнике *J. excelsa* приводится в числе хозяев паразита без указания географического локалитета.

на этого дерева в большом количестве, и большая синица (*Parus major* L.) [33; 54; 55; наблюдения авторов].

Особенности распространения можжевелоядника

Для *A. oxycedri* характерно спорадическое распространение. Степень инфицированности популяций хозяина варьируется в широких пределах и может существенно отличаться даже на соседних группах деревьев хозяина [15–17; 19; 42]. Наблюдения, сделанные в Крыму, находятся в соответствии с данными об особенностях распространения вида в Средиземноморском регионе [6; 7].

Самым западным пунктом произрастания *A. oxycedri* в Крыму являются приморские склоны мыса Фиолент на южном побережье Гераклейского полуострова (г. Севастополь) (рис. 3,*а*). Восточная граница ареала проходит по южному склону горы Манджил (= Ай-Георгий), западному склону останцевой возвышенности Биюк-Трападжа и мысу Алчак, замыкающему с востока Судакскую бухту (рис. 3,*б*). Северная граница ареала паразита исследована хуже. В первом приближении, в западной части горного Крыма она проходит по долине р. Кача до окрестностей г. Бахчисарай, а к востоку от линии «с. Соколиное – Форос» резко отклоняется к югу, и далее идет уже только по южному макросклону главной гряды. Отметим, что на юго-западе Крыма, по имеющимся данным, *A. oxycedri* встречается, главным образом, южнее долины реки Бельбек; севернее известны лишь немногочисленные находки, большую часть которых к тому же не удалось подтвердить нашими наблюдениями (см. рис. 1, табл. 2). В зоне главной гряды паразит не имеет широкого распространения. Так, несмотря на наличие указаний в источниках [16; 17], можжевелоядник не выявлен нами при тщательных поисках в Байдарской долине (Балаклавский район г. Севастополь) и окрестностях с. Соколиное (Бахчисарайский район).

В европейской части ареала верхняя граница распространения A. oxycedri достигает 780 м н. у. м. во Франции, 408 м – в Словении, 500 м – в Хорватии [6; 7; 12], 950−1200 м н. у. м. – в Болгарии (А. Н. Ташев, pers. comm.). На Южном берегу Крыма, по литературным данным, можжевелоядник прослежен до 400–500 м н. у. м. – этих отметок высот он достигает в Ливадийском и Гурзуфском лесничествах [13]. Анализ гербарных материалов подтверждает данное мнение: подавляющее большинство находок приурочено к нижнему приморскому поясу (см. табл. 2).

По нашим наблюдениям, до 350–370 м н. у. м. *A. oxycedri* повсеместно на побережье является вполне обычным, однако в его юго-западной части, характеризующейся более мягким климатом со средиземноморским режимом осадков, верхняя граница распространения вида проходит несколько выше, чем в юго-восточной, где климат имеет черты переходного от субсредиземноморского к умеренно-континентальному. Местонахождения паразита расположены обычно не выше 500 м н. у. м. на Южном берегу (под которым мы понимаем участок от мыса Айя до Алушты), не выше 420 м н. у. м. на Юго-Восточном побережье и, вероятно, не выше 350–380 м н. у. м. – в теплых местностях юго-западной части главной гряды и предгорья. Наиболее высоко расположенная находка (510 м н. у. м.) сделана нами в марте 2016 г. на территории государственного ландшафтного заказника «Мыс Айя», в крутосклонном ущелье между горами Калафатлар и Арфен-Чаир-Бурун (см. табл. 2, рис. 3,*в*).

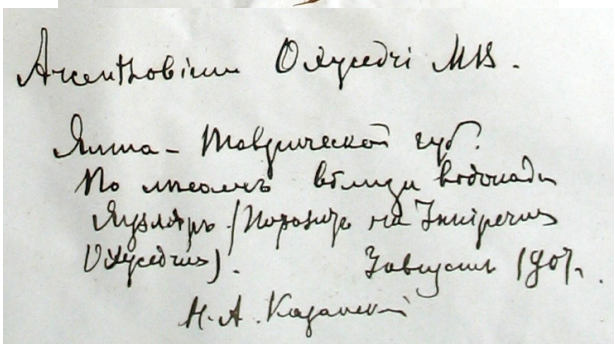
Довольно значительные отличия положения верхней границы распространения *A. oxycedri* могут наблюдаться даже на соседних вершинах – в зависимости от рельефа и особенностей мезоклимата. Показательно в этом плане отсутствие арцеутобиума в популяции *J. deltoides* горы Ставри-Кая (663 м н. у. м) близ г. Ялта [15; 17]. В то же время вблизи водопадов Яузлар, расположенных на высоте около 400 м н. у. м. и менее, чем в 0,5 км к северу – северо-востоку от этой вершины, *A. oxycedri* отмечался исследователями (рис. 4,*а*). Впрочем, вертикальное распространение паразита изучено еще недостаточно, поэтому мы не исключаем, что при дальнейших исследованиях в западной части южного макросклона Крымских гор он будет обнаружен и существенно выше 500 м н. у. м. Так, имеются старые сборы с упомянутой выше горы Ставри-Кая с пометкой сборщика (Решеткина) «встречается часто (?)» (рис. 4,*б*). Не исключено, правда, что данный образец был собран не на самой вершине, а на подъеме к ней. Можно ожидать, что при дальнейших исследованиях будут выявлены более высоко расположенные локалитеты A. oxycedri и в зоне предгорья, свидетельством чему – гербарные сборы с г. Баба-Даг (=Мангуп) в Бахчисарайском районе (рис. 4,*в*). Восточное подножье горы Мангуп лежит на высоте более 340 м н. у. м., причем на юго-восточном склоне можжевельник поднимается, по крайней мере, до 450–480 м.

а)

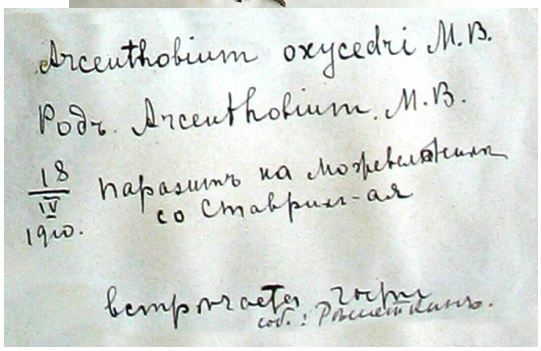
б)

в)

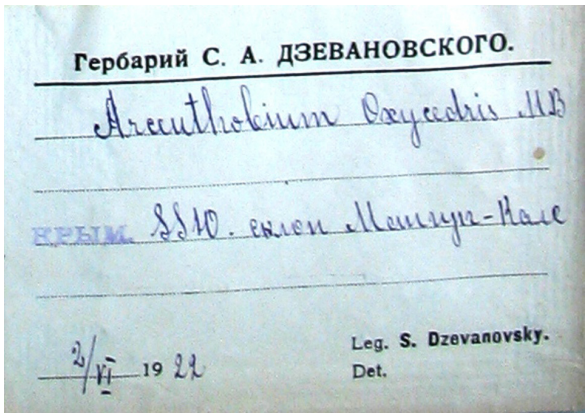
Рис. 3. Некоторые периферические пункты ареала *Arceuthobium oxycedri* в Крыму:
а – наиболее западный локалитет на приморских склонах мыса Фиолент;
б – наиболее восточный локалитет у подножья г. Манджил;
в – самое высокое местонахождение в заказнике «Мыс Айя»



а)



б)



в)

Рис. 4. Некоторые интересные гербарные образцы *Arceuthobium oxycedri* из Крыма (гербарий Никитского ботанического сада):
а – вблизи водопада Яузлар, 7.08.1907 г., Leg. Н. А. Казанский;
б – гора Ставри-Кая, 18.04.1910 г., Leg. Решеткин;
в – ЮЮВ (?) склон (горы) Мангуп-Кале, 2.06.1922 г., Leg. С. А. Дзевановский

В засушливых приморских районах с годовой суммой осадков 300–400 мм (участки от Балаклавы до мыса Сарыч и от Судака до Нового Света) по балкам и ущельям, где сильнее сказывается влияние адвективных туманов, *A. oxycedri* поднимается выше, чем на близлежащих склонах и горных «контрфорсах». Заслуживает также внимания то, что распространение можжевелоядника далеко не повсеместно ограничено морским побережьем (рис. 5) и в особо жарких и засушливых районах (таких, как приморская часть заказника «Новый Свет») паразит отсутствует в узкой приморской полосе или является там весьма редким, обнаруживаясь с подъемом в горы примерно от 90–100 м н. у. м. и выше. Таким образом, с увеличением высоты местности встречаемость арцеутобиума здесь увеличивается. В этом плане показателен также пример горы Манджил, подошва которой граничит с аридными ландшафтами полуострова Меганом. Наибольшая степень инфицирования отмечена здесь в верхней и средней части южного склона в диапазоне высот 250–350 м н. у. м.

а)

б)

Рис. 5. Пункты находок *Arceuthobium oxycedri* близ моря:
а – вершина бухты Ласпи, 5–10 м н. у. м. (на заднем плане видна гора Ильяс-Кая);
б – западный склон мыса Алчак, 10–20 м н. у. м. (на заднем плане – горы в окрестностях пос. Новый Свет)

В целом можжевелоядник более характерен для склонов южной экспозиции, нежели северной. Даже на крайнем юге Крыма в окрестностях мысов Айя и Сарыч – в районе с наименьшей в Крыму амплитудой годовых температур (47,6–51,2 °C) [56] – редколесья *J. deltoides* на северных склонах полностью свободны от паразита. В то же время в очень засушливых районах Юго-Восточного побережья с его мелко рассеченным и сложным низкогорным рельефом и отсутствием четкого разграничения северного и южного макросклонов *A. oxycedri* переходит иногда и на северные склоны возвышенностей близ моря, хотя и здесь такие случаи скорее являются исключением из правила.

Из вышеприведенного можно сделать вывод, что мезоклиматические особенности местности, безусловно, оказывают влияние на распространение арцеутобиума в Крыму. Описан эксперимент, демонстрирующий, что перенос можжевелоядника *A.* americanum всего на 120 м выше естественной границы распространения полностью купирует его способность к размножению: за 20 лет наблюдений плоды экспериментальных растений ни разу не вызревали [2]. Отмечалось также, что зимние морозы снижают жизнеспособность семян, а низкие ночные температуры поздней весной и в начале лета угнетают прорастание пыльцевых зерен [57]. Безусловно, это должно быть в полной мере актуально и для Крыма.

Подчеркнем, что *A. oxycedri* в Крыму встречается далеко не повсеместно по ареалу основного хозяина (см. рис. 1; 6). Так, паразит не выявлен нами в популяциях J. *deltoides* в ущелье Большой каньон Крыма (юго-восточный склон горного массива Бойка, 650–750 м н. у. м.), в Центральной котловине Крымского природного заповедника (около 700 м н. у. м.), на южных склонах г. Кубалач в восточном предгорье и юго-восточном склоне горы Большой Агармыш (400–650 м н. у. м.), в Кизилташской горной котловине и на прилежащих хребтах в окрестностях пос. Краснокаменка и Щебетовка (350–650 м н. у. м.), а также в пределах Карадагской горной группы (50–450 м н. у. м.). Наши наблюдения подтверждаются литературными данными [15–17, 58, 59]. Отметим здесь, что указание в литературе *A. oxycedri* для территории Карадагского природного заповедника, где он якобы встречается на единичных деревьях [15–17], мы считаем основанным на недоразумении, возникшем в результате некритического использования этим автором непроверенных сведений, поскольку за многие десятилетия исследований можжевелоядник никем из сотрудников заповедника здесь не наблюдался и в чек-листы не включался [60, 61]. Более того, сборы *A. oxycedri* в гербарии Карадагского природного заповедника (PHEO) до начала наших исследований в 2014 г. отсутствовали полностью.

Из вышеприведенного следует, что можжевелоядник отсутствует в изолированных популяциях *J. deltoides*, локализованных во внутренних районах Крыма, часто на значительном удалении от побережья и на большой высоте над уровнем моря (рис. 6,*а*). Однако во многих случаях высота произрастания хозяина укладывается в выявленный высотный диапазон распространения паразита (рис. 6,*б–г*) и, тем не менее, можжевелоядник, отмеченный поблизости, не выходит за пределы определенной занятой им области. В связи с этим интересно отметить, что к востоку от горы Манджил (на хребте Токлук-Сырт и горном массиве Эчкидаг) *A. oxycedri*, по имеющимся данным, не встречается, несмотря на приемлемые высоты, широкое распространение хозяина и незначительную фрагментацию его ареала вплоть до Карадага. Можно предположить, что распространение паразита на данном участке лимитируется климатом. Главная горная цепь на данном участке огибает крайне аридный полуостров Меганом и далеко отклоняется от моря, поэтому популяции *J. deltoides* существуют здесь в более континентальном климате, чем в окрестностях Судака.

В Карадагском заповеднике популяции *J. deltoides* приурочены преимущественно к северо-западным склонам горной группы, получающим большее количество осадков, но характеризующимся худшими условиями теплообеспеченности [49]. Поэтому климатические особенности могут препятствовать их устойчивой колонизации паразитом. Повторяемость экстремально суровых зим (с абсолютным минимумом температуры воздуха до –23, –24 °C) у восточного предела главной гряды заметно выше, чем в районе Судака, и почти ежегодно наблюдается длительное (на срок до недели) обледенение крон деревьев, особенно на высотах от 300 м н. у. м. и выше (рис. 7).

а) *б*)

в) *г*)

Рис. 6. Некоторые популяции *Juniperus deltoides*, полностью свободные от паразита:
а – гора Большой Агармыш, окр. г. Старый Крым, Кировский район;
б – Карадагская горная группа, западный склон горы Балалы-Кая близ с. Щебетовка (= Отуз), г. Феодосия;
в – ущелье Кучук-Ашлама, с. Салачик (= Староселье), г. Бахчисарай; *г* – Крепостная скала, г. Инкерман

а) *б*)

Рис. 7. Наледь на кронах *Juniperus deltoides* на горе Балалы-Кая в Карадагском заповеднике:
а – восточный склон, на заднем плане гора Карадаг,
б – северо-западный склон, на заднем плане виден пос. Щебетовка

Помимо климатических особенностей местности, на распространение *A. oxycedri* предположительно могут оказывать влияние и другие факторы: физиологическое состояние хозяина и циркуляция инфекций в его популяциях, антропогенный пресс, низкие темпы расселения из четвертичных рефугиумов [6, 62].

По нашим наблюдениям, в подавляющем большинстве случаев *A. oxycedri* поражает можжевеловые редколесья, произрастающие на крутых обнажениях юрских известняков, наклонных полях конгломератов или выходах сланца-плитняка и песчаника, в то время как насаждения на более богатых почвах горных плато и террас обычно свободны от паразита. Можно предположить, что на распространение паразита опосредованно влияет эдафический фактор – т.е. *A. oxycedri* инфицирует особи *J. deltoides*, ослабленные по причине неблагоприятных условий произрастания – например, на слишком каменистых почвах. Однако для большей объективности скажем, что в очагах распространения паразита засыхающие особи *J. deltoides* поражаются далеко не во всех случаях, в то время как инфицированные особи, напротив, довольно часто находятся в очень хорошем состоянии. На наш взгляд, тяготение можжевелоядника к редколесьям на скалах лучше объясняется преобладанием в подобных биотопах особей хозяина с горизонтальной или разреженной кроной. Можно согласиться с мнением [14], что деревца с разреженной кроной поражаются арцеутобиумом чаще по той лишь причине, что они предоставляют более удобные условия для питания птиц-карпофагов, чем растения с плотной овально-яйцевидной и конической кроной – например, в силу наличия удобных ветвей-«присад». Отметим, что речь идет не только о приземистых особях, образующих своего рода стланик, но также и о прогонистых, напоминающих хлыст, явно угнетенных деревьях под пологом леса, и об очень крупных экземплярах с мощным стволом и раскидистой кроной, по жизненной форме похожих на *J. excelsa* (рис. 8,*а–г*). Таким образом, одним из решающих факторов, по-видимому, оказывается преобладающая в локалитете экоморфа *J. deltoides*.

Проективное покрытие крон древесной растительности на инфицированных участках варьируется в очень широких пределах. Общих для всего крымского участка закономерностей в этом отношении не прослеживается. В некоторых случаях *A. oxycedri* более обилен в популяциях *J. deltoides*, произрастающих под пологом широколиственного леса из *Carpinus orientalis* Mill. и *Quercus pubescens* (бухта Ласпи; гора Манджил; Чернореченский каньон) и в сомкнутых древостоях из *C. orientalis*, *Q. pubescens*, *Pinus brutia* Ten. (гора Сокол, гора Караул-Оба; Балаклава; мыс Айя), в то время как в других случаях мы отмечали высокую степень инфицирования на хорошо инсолируемых участках редколесий, древесная растительность которых представлена только низкими кустами двух видов можжевельников, единичными деревьями *Pistacia mutica* Fish. et C. A. Mey, стлаником *Cotinus coggygria* Scop. или куртинами *Jasminum fruticans* L. (окрестности Судака; привершинье мыса Айя и окрестности с. Родное в Балаклавском районе Севастополя). Весьма вероятно, что на степени инфицирования популяций сказывается характер использования местности птицами, распространяющими семена *A. oxycedri*.

Определенное влияние на распространение и степень зараженности популяций хозяина оказывают также уровень и характер антропогенного воздействия. В ряде случаев это влияние является опосредованным. Так, вдоль троп и дорог (не только грунтовых, но и асфальтированых) можжевельники нередко бывают инфицированы сильнее, чем на удалении от них. Изредка отдельно растущие пораженные деревья встречались по окраинам виноградников. Мы склонны видеть в этом проявление «опушечного эффекта» и предполагаем, что на распределение паразита в данном случае могут влиять как пищедобывательная активность птиц, так и особенности микроклимата (локальные изменения температуры, инсоляции, переноса потоков воздуха). На склонах, террасированных при проведении лесопосадок, арцеутобиум может быть весьма многочисленным или отсутствовать. Пожары, повреждая кору и прореживая кроны можжевельников, также могут способствовать последующему локальному усилению степени инвазии, что наблюдалось нами в урочище Микро-Яло близ Балаклавы после пожара 2005 г. (см. рис. 8,*г*). Прямое антропогенное влияние проявляется при непосредственном переносе семян можжевелоядника человеком (на одежде). Несомненно, что человек так же, как и любое животное, способен выполнять функцию дисперсии семян можжевелоядника. Поэтому частое посещение проложенных на охраняемых территориях туристических маршрутов во второй половине осени (в период созревания мегастробилов *A. oxycedri*), безусловно, может способствовать усилению зараженности в локальных популяциях *J. deltoides*.

а)

б)

в)

г)

Рис. 8. Некоторые экоморфы *Juniperus deltoides*, чаще инфицируемые *Arceuthobium oxycedri*:
а – приземистый кустарник с горизонтальной кроной (гора Малый Сокол близ г. Судак);
б – угнетенное вытянувшееся дерево с разреженной кроной (Ласпинский перевал, Балаклавский район г. Севастополь);
в – крупное дерево с горизонтальной кроной (гора Перчем, близ пос. Новый Свет);
г – кустарник с рыхлой округло-яйцевидной кроной (урочище Микро-Яло близ г. Балаклава)

Баллистический способ рассеивания семян и их ветровой перенос обеспечивают распространение семян *A. oxycedri* только на малые дистанции, сопоставимые с высотой дерева хозяина, и, во всяком случае, не превышающее 10–16 м (чаще 2–4 м) [4, 63]. На большие расстояния паразит переносится животными-карпофагами, поедающими ягодоподобные шишки (так называемые «шишкоягоды») можжевельника [3]. Генеративные органы можжевельников приспособлены к распространению семян с помощью животных. Адаптациями, обеспечивающими активное потребление шишкоягод, являются их яркая, контрастирующая с кроной дерева окраска, развитая и богатая питательными веществами пищевая ткань, а также созревание в период дефицита животных кормов и высокого обилия потребителей. Основную пищевую ценность в ягодоподобных шишках имеют мясистые чешуи с высоким содержанием сахара [54]. В условиях Крыма основным потребителем шишкоягод *J. excelsa* и, соответственно, единственным эффективным агентом распространения семян этого вида является дрозд-деряба (*Turdus viscivorus* L.). На Южном берегу до 95 % зимнего рациона этой птицы составляют мегастробилы можжевельника высокого [33, 55]. М. М. Бескаравайным отмечено также питание семенами *J. excelsa* зеленушки и кеклика, *Alectoris chukar* (J. E. Gray).

Потребителем шишкоягод *J. deltoides* является другой вид дроздов – черный (*T. merula* L.) [64]. Интенсивное питание этой птицы сочными кормами начинается с ноября, что соответствует времени созревания плодов *A. oxycedri* (со второй половины октября по январь включительно – по нашим наблюдениям в разные годы в различных популяциях и типах биотопов), выстреливающих семена даже при легком прикосновении. В отличие от предыдущего вида, для которого характерен стайный номадный образ жизни, черный дрозд в зимнее время концентрируется на побережье горного Крыма (зимняя плотность населения весьма значительная – до 100–130 ос/км маршрута) и до февраля обитает здесь оседло. На мысе Мартьян ягодоподобные шишки *J. deltoides* обнаружены почти в половине копропроб от этой птицы (48 %), а в количественном отношении составляют свыше четверти ее рациона (28 %) [64]. При кормлении птиц на можжевельнике попутно осуществляется перенос семян можжевелоядника с использованием механизма адгезии. Безусловно, в процессе переноса семян *A. oxycedri* могут принимать участие не только активные потребители смолистой мякоти шишек и семян можжевельника, но и другие зимующие или оседлые виды птиц, а также некоторые звери (например, интродуцированная в Крыму алтайская белка) [65].

Важно отметить, что во всех без исключения изученных нами локалитетах *A. oxycedri* можжевельник дельтовидный не является единственной доминирующей древесной породой. Напротив, повсеместно ему сопутствует *J. excelsa*, причем оба вида можжевельников встречаются в приблизительно равном соотношении, а значительная часть популяции можжевельника высокого представлена особями максимальной для Крыма величины. Таким образом, у нас сложилось впечатление, что на степень пораженности *J. deltoides* можжевелоядником оказывает влияние близость массивов *J. excelsa*. Этот интересный феномен заслуживает пристального внимания и изучения. Безусловно, должны быть приняты во внимание и особенности микроклимата крупноствольных можжевеловых насаждений, и циркуляция в них заболеваний (грибковые инфекции, клещи и др.). Однако на наш взгляд приемлемым объяснением данной ситуации может быть частая посещаемость многоярусных высокобонитетных можжевеловых редколесий птицами. Повышенная активность птиц в их основном кормовом биотопе должна сказываться и на уровне инфицированности *J. deltoides*. Увеличивает вероятность переноса семян паразита и наличие по соседству других видов дендрофлоры, привлекающих разнообразных карпофагов и семеноядов – в частности, земляничника мелкоплодного (*Arbutus andrachne* L.), фисташки туполистной и сосны брутийской.

Очевидно, имеются некие пределы зоогенной дисперсии семян *A. oxycedri* птицами. Для можжевельника высокого в качестве радиуса активного расселения вокруг границ материнского насаждения указывалась дистанция 1–1,5 км; наибольшее расстояние переноса семян *J. excelsa* составило 3,5 км, среднее – 2,7±0,30 км [14; 33]. Орнитогенные группы подроста фисташки и земляничника, по данным этого же автора, могут располагаться на максимальном удалении до 3,5–4 км от мест кормежки птиц [33]. Эти цифры, по-видимому, достаточно точно характеризуют радиус активности и/ или скорость пищеварения ряда потребителей плодов реликтовой дендрофлоры.

Максимальная дистанция «доставки» на перьевом и кожном покрове птиц очень мелких семян можжевелоядника (их размеры лишь 0,9–1 × 0,4–0,5 мм) скорее всего сопоставима с этими значениями. Случаи инфицирования можжевелоядником маргинальных изолированных популяций *J. deltoides* (например, на мысе Алчак, замыкающем Судакскую бухту на востоке) отмечены нами на удалении не более 3–4 км от ближайших значительных очагов по-

ражения (см. рис. 5,*б*). Ввиду низкого уровня инфицированности популяции мыса Алчак, насчитывающей всего несколько сотен кустообразных особей *J. deltoides* (инфицировано менее 10 % особей против 70–90 % в округе Судака), мы склонны считать инвазию *A. oxycedri* в данном пункте с большей вероятностью орнитогенной, нежели остаточной («реликтовой»). По-видимому, именно это расстояние (до 4 км) соответствует возможности переноса жизнеспособных семян *A. oxycedri* векторами. Впрочем, это предположение относится к категории трудно проверяемых. В 5,5 км к юго-востоку от мыса Алчак, на побережье полуострова Меганом, *J. deltoides* встречается единично, а можжевелоядник отсутствует. Наименьшее расстояние между крупным очагом *A. oxycedri* на горе Манджил и ближайшими свободными от паразита популяциями хозяина близ пос. Краснокаменка и Щебетовка составляет 8,5–13 км. Интересно, что на юго-западе Крыма мы нашли аналогичные (8,5–13,5 км) значения дистанции между зараженными и свободными от паразита популяциями (между мысом Фиолент и вершиной бухты Казачья, а также между последним пунктом и братским кладбищем на Северной стороне Севастополя)ъ. Карадагская горная группа и горы Большой Агармыш и Кубалач удалены от ближайших очагов поражения *J. deltoides* можжелоядником в окрестностях г. Судак на расстояние от 17 до 23 км. Вероятно, данные дистанции превышают возможности переноса семян паразита животными-векторами, хотя в отношении крупных изолятов, расположенных близ северной границы ареала можжевельника, можно также допустить, что их успешной колонизации *A. oxycedri* препятствуют современные климатические условия.

Заслуживает рассмотрения и другая гипотеза: наблюдаемые особенности распространения можжевелоядника находятся в связи с историей становления современного ареала его хозяина. Отсутствие *A. oxycedri* на востоке главной гряды, наряду с ныне действующим фактором изоляции, может быть обусловлено и низкими темпами расселения паразита из четвертичного рефугиума, располагавшегося неподалеку от современной береговой линии.

Резюмируя сказанное выше, подытожим, что очаги *A. oxycedri* могут быть локализованы во всех основных физико-географических районах Крыма, кроме яйлы. Общей характеристикой всех локалитетов является мягкий субсредиземноморский климат. Для большинства крымских южнобережных и горных локалитетов *A. oxycedri* характерно также кодоминирование *J. deltoides* и *J. excelsa*.

Анализ распространения паразита и хозяина с применением программы MaxEnt

При моделировании областей распространения *J. deltoides* и *A. oxycedri* в нашем исследовании были получены хорошие результаты производительности модели потенциального распределения (индекс AUC), что показано в табл. 3. Полученные карты по этим данным надежно характеризуют особенности распространения изученных видов и позволяют нам в совокупности с новым материалом (коллекции, публикации специалистов и собственные полевые наблюдения) дать свои замечания и дополнения по каждому из них.

Таблица 3

Значения индекса AUC, полученные при моделировании областей распространения *Juniperus deltoides* и *Arceuthobium oxycedri*

Значение	Стандартные данные (AUC)	Тестовые данные (AUC)
J. deltoides	0,986	0,987
A. oxycedri	0,998	0,995

Влияние биоклиматических показателей (БКП) на формирование областей распространения *J. deltoides* и *A. oxycedri* представлено в табл. 4.

Вклады шести БКП (среднегодовая температура, максимальная температура наиболее жаркого месяца, средняя температура наиболее жаркого сезона, осадки наиболее влажного месяца, осадки наиболее жаркого сезона, осадки наиболее холодного сезона) оказались равными нулю при построении модели для обоих видов. Можно заключить, что, исходя из данных MaxEnt, перечисленные параметры не оказывают влияния на распространение паразита и хозяина. В табл. 4 мы их не приводим.

Помимо перечисленных выше, два БКП (среднегодовые осадки и высота над уровнем моря) оказались абсолютно несущественными (нулевые вклады) только для можжевельника дельтовидного, а три БКП (минимальная температура самого холодного месяца, средняя температура наиболее холодного сезона, осадки наиболее влажного сезона) – только для можжевелоядника.

Таблица 4

Вклад биоклиматических показателей (БКП) и высоты местности н. у. м. (%) в формирование областей распространения *Juniperus deltoides* и *Arceuthobium oxycedri* в Крыму

Фактор (БКП)	*J. deltoides*		*A. oxycedri*	
	Percent contribution	Permutation importance	Percent contribution	Permutation importance
BIO 2	8,0	2,6	0,9	0,3
BIO 3	0,1	0,1	4,1	0,5
BIO 4	3,6	20,8	0,4	70,6
BIO 6	0,3	0,0	0,0	0,0
BIO 7	44,1	0,5	10,8	0,0
BIO 8	27,1	64,6	35,7	5,1
BIO 9	0,6	1,4	10,3	0,2
BIO 11	1,1	0,0	0,0	0,0
BIO 12	0,0	5,7	0,7	6,8
BIO 14	12,0	1,9	35,3	0,0
BIO 15	1,8	0,0	0,4	0,0
BIO 16	1,2	0,1	0,0	0,0
BIO 17	0,1	1,3	0,3	16,5
Alt	0,0	0,3	1,1	0,0

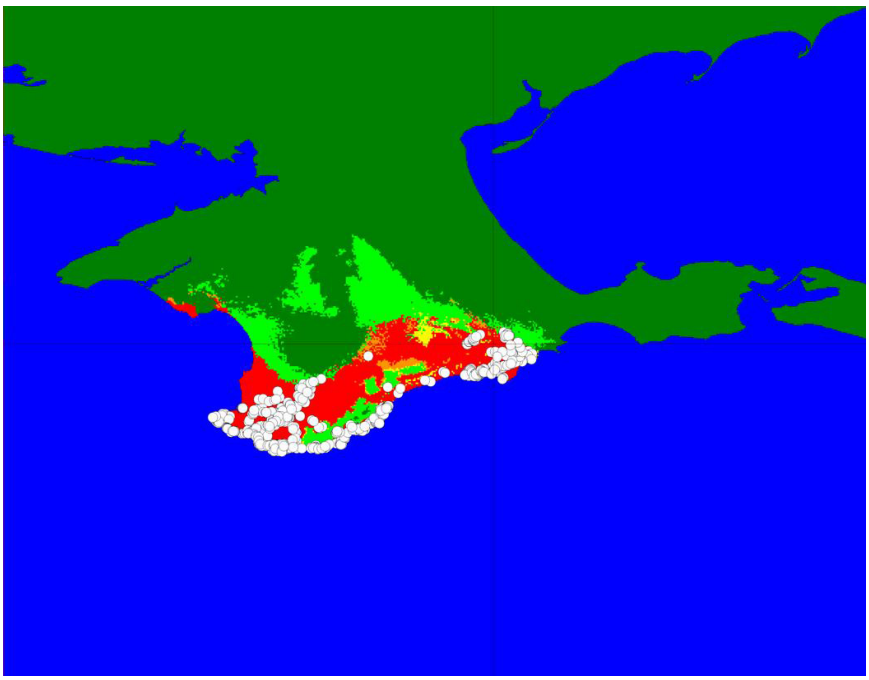
Как у хозяина, так и у паразита решающая роль в формировании ареала принадлежит трем показателям: годовому размаху температур (для можжевельника это ведущий фактор, вклад которого превышает 44 %), средней температуре наиболее влажного сезона (свыше 27 % для *J. deltoides* и почти 36 % для *A. oxycedri* – максимальное значение среди вкладов БКП, определяющих распространение паразита) и осадкам наиболее сухого месяца (для *A. oxycedri* получено значение, близкое к максимальному – около 35 %).

Сравнительно существенные значения вкладов (до 8 %) для *J. deltoides* продемонстрировали также среднесуточная амплитуда температур (в большей степени) и температурная сезонность (в меньшей степени). Для *A. oxycedri* сравнительно заметными (до 10 %) оказались вклады средней температуры наиболее сухого сезона (в большей степени) и изотермичности (в меньшей степени). Влияние прочих факторов оказалось малосущественным (< 2 %) как для хозяина, так и для паразита.

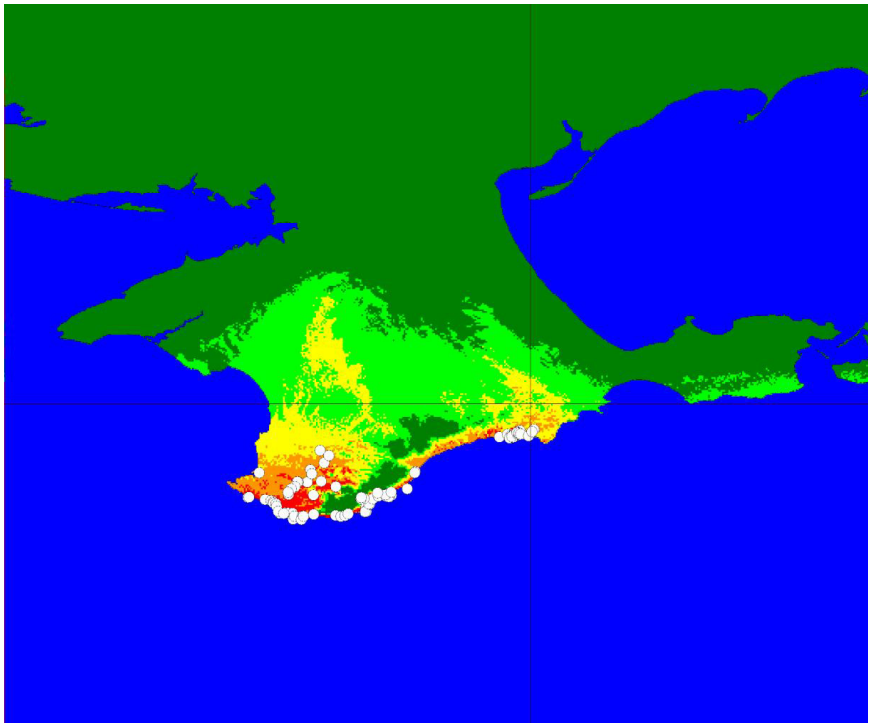
Полученная картина распределения вкладов БКП выглядит достаточно логично. Паразит и хозяин по характеру своих ареалов должны быть отнесены к древнесредиземноморскому географическому элементу (ядру) крымской флоры. Между тем доминирующей экологической группой среди видов с данным типом ареала являются ксерофиты и гемиксерофиты, толерантные к воздействию низких температур [66].

Интересно отметить, что в противовес нашим выводам, основанным на наблюдениях в природе, вклад высоты местности в формирование области современного распространения можжевельника оказался нулевым, а для паразита едва превысил 1 %. Таким образом, несмотря на слабую представленность хозяина и полное отсутствие находок паразита в верхних высотных поясах Крымских гор (т.е. в среднегорье – от 600 м н. у. м. до максимальных отметок высот), данный фактор не является решающим.

Анализ полученных карт потенциального основного хозяина (рис. 9,*а*) и паразита (рис. 9,*б*) позволяет прийти к следующим выводам. Фактически вся территория горного Крыма за вычетом нагорья (яйлы) входит в область с условиями, оптимальными для произрастания *J. deltoides*. Существенно более узкое распространение данного вида дендрофлоры в настоящее время обусловлено не только мощным антропогенным воздействием в исторический период (вырубка леса, пастбищная дигрессия, многократно повторяющиеся пожары, добыча ценной древесины и пр.), но также и тем, что на распространение данного вида, безусловно, оказывают влияние и другие факторы помимо БКП. Чрезвычайно интересно выявление зоны высокой вероятности произрастания можжевельника на равнинном западном побережье Крыма. Данный результат соответствует представлениям о существовании дубовых лесов в узкой полосе приморских песков Евпаторийского побережья при более низком в античную эпоху уровне моря [38, 39]. Между тем *J. deltoides* является характерным элементом подлеска в лесах из дуба пушистого.



а)



б)

Рис. 9. Карты прогнозируемых областей географического распространения *Juniperus deltoides* (*а*) и *Arceuthobium oxycedri* (*б*) в Крыму, построенные с применением программы MaxEnt 3.3.3k. Области, выделенные красной (высокая вероятность), оранжевой (средняя вероятность), желтой (низкая вероятность) и светло-зеленой (очень низкая вероятность) заливкой – предполагаемая подходящая территория; темно-зеленый фон указывает на область с вероятностью обнаружения видов, равной нулю; белые точки – конкретные локалитеты

Что касается можжевелоядника, то зона высокой вероятности его произрастания в общем укладывается в границы области его фактических находок. Отметим лишь возможность обнаружения паразита при дальнейших исследованиях на Юго-Восточном побережье Крыма на участке между Алуштой и Капсихорской долиной (где *J. deltoides* распространен далеко не повсеместно) и в предгорье к юго-востоку от Бахчисарая (где имеются крупные массивы

можжевеловых редколесий). Выявлена также высокая вероятность произрастания вида в западной прибрежной части полуострова Меганом. Однако находки *A. oxycedri* в этом районе маловероятны ввиду малочисленности хозяина (по сути, всего несколько деревьев на побережье мыса Кильсе-Бурун). В зоне средней вероятности находок вида оказывается все Юго-Западное предгорье и Юго-Восточное побережье (до западной части Карадагской горной группы на востоке), а также отдельные урочища восточной части главной гряды (гора Агармыш) и восточного предгорья (южный склон горы Кубалач), где имеются изолированные популяции хозяина. Это указывает на потенциальную возможность произрастания можжевелоядника в перечисленных районах и необходимость мониторинга эпидемиологической ситуации в крупных изолированных популяциях *J. deltoides* в восточной части горного Крыма – в особенности принимая во внимание весьма существенное повышение годовых и зимних температур в последние два десятилетия наряду с увеличением годовой суммы осадков [50, 67, 68]. Таким образом, исходя из данных MaxEnt, можно заключить, что можжевелоядник может быть найден практически всюду, где имеются популяции хозяина.

Тем не менее паразит обладает существенно более узким ареалом, чем его хозяин, что подводит нас к выводу о том, что современное распространение *A. oxycedri* определяется не одним только климатом. Так, согласно выводов MaxEnt, распространение паразита не лимитируется минимальными зимними температурами, как это можно было бы предположить исходя из его отсутствия или слабой представленности в наиболее северных и вообще горных популяциях *J. deltoides*.

Для объяснения наблюдаемой картины распространения *A. oxycedri* могут быть предложены две основные гипотезы. Первая сводится к тому, что паразит инфицирует только ослабленные популяции хозяина, произрастающие в неоптимальных условиях. Однако это предположение, очевидно, не согласуется с действительностью, поскольку именно на побережье Крыма и в Юго-Западном предгорье *J. deltoides* находит свой экологический оптимум.

Поэтому, скорее всего, ответ следует искать в истории формирования ареала можжевельника дельтовидного на территории Крыма. Сравнение данных о современном распространении паразита с коллекционными материалами показывает, что ареал можжевелоядника за более чем 200-летний период изучения флоры Крыма не подвергался существенным изменениям. Большая часть гербарных сборов приходится на побережье Крыма, в особенности – на окрестности Никитского сада и мыс Мартьян, где действительно отмечен один из самых высоких в Крыму уровней инфицирования можжевельника *A. oxycedri* [15–17], и район Судака – Нового Света. Можно предположить, что в ряде пунктов побережья (участки от Балаклавы до Фороса, от Лимен до Симеиза, от Алупки до Никиты и от Судака до Капсихорской долины), крайнего юга главной гряды (Чернореченский каньон с прилежащими территориями), а также в предгорье южнее Бельбека эксклавы паразита (т.е. очаги высокого инфицирования) стабильны и существуют издревле.

Возможно, именно в этих районах или на небольшом удалении от них располагались убежища, в которых основной хозяин можжевелоядника сохранялся во время последней холодной фазы Вюрмского оледенения (вместе с *A. oxycedri* и другими термофильными видами флоры). В этом же нас убеждает и наличие во всех перечисленных районах крупных массивов леса из *J. excelsa*, а также регистрация в ряде пунктов случаев инфицирования последнего вида, в целом иммунного по отношению к паразиту. Последний факт, по-видимому, может рассматриваться как дополнительное свидетельство в пользу сосуществования *J. excelsa* с *J. deltoides* на относительно ограниченной территории рефугиума в течение столь длительного времени, что паразит успел «настроиться» на атипичного в целом хозяина.

Современный ареал *J. deltoides* в Крыму, несомненно, сформировался в голоцене (с большой вероятностью – в «ксеротермическую» эпоху), и в голоцене же был фрагментирован. Отмечалось, в частности, что отсутствие ясной дифференциации популяций юго-западного Крыма и горы Агармыш по ряду важных морфометрических параметров «вероятно, связано с единым происхождением и недостаточным временем изоляции» [69, с. 41]. В современную эпоху для крымской популяции вида характерно слабое природное возобновление [16, 17]. По данным А. И. Ругузовой, причины низкой продуктивности кроются в близкородственном скрещивании и гибели зародышей на всех стадиях развития, что приводит к пустосемянности. Впрочем, мнение о чрезмерной угнетенности крымской популяции кажется нам преувеличенным, поскольку *J. deltoides* остается вполне конкуретноспособным в характерных местах своего произрастания даже на периферии ареала и, более того, подрост и молодые плодоносящие деревья можно повсеместно наблюдать на залежах и за-

брошенных виноградниках, обширные насаждения – на отвалах и стенах заброшенных известняковых карьеров (см. рис. 6,*г*).

Ситуация, при которой темпы расселения паразита значительно отстают от скорости распространения хозяина, кажется вполне реальной. Достоверные сведения о темпах расселения *A. oxycedri* в Крыму до сих пор отсутствуют. Указывалось лишь, что естественная скорость расселения одного из североамериканских видов *Arceuthobium* из локального очага поражения составила 90 м за два десятилетия [13]. Расселение с участием птиц, при котором семена переносятся на большие дистанции, судя по всему, также представляет собой весьма длительный процесс. Наблюдения в природе подтверждают этот предварительный вывод. Так, на крайнем юго-западе Крыма молодые популяции можжевельника, возникшие в трансформированных ландшафтах в течение последних 40–50 лет (см. рис. 6,*г*), не бывают поражены *A. oxycedri* даже при наличии очагов инфицирования на сравнительно небольшом удалении от них (5–7 км, считая по прямой, и, возможно, еще ближе).

Заключение

В процессе нашего исследования мы пришли к ряду заключений. Можжевелоядник (*A. oxycedri*) в Крыму обладает значительно более узким ареалом, чем его основной хозяин – можжевельник дельтовидный (*J. deltoides*). Паразит повсеместно распространен спорадически, причем наблюдения в природе характеризуют *A. oxycedri* как вид, чувствительный к условиям теплообеспеченности и фактору влажности, что обусловливает его тяготение к нижнему приморскому поясу и низкогорным местностям с мягким субсредиземноморским климатом. Выявленный высотный диапазон распространения – от 5–10 до 510 м н. у. м. и, возможно, незначительно выше на отдельных участках. Наиболее значительные очаги инфицирования популяций *J. deltoides* выявлены на Южном берегу Крыма, Юго-Восточном побережье и на крайнем юго-западе Крымских гор в бассейнах рек Черная и Бельбек. Анализ литературы и гербарного материала в фондовых хранилищах свидетельствуют о стабильности основных эксклавов *A. oxycedri* в Крыму. В большинстве локалитетов с высоким уровнем инфицированности в качестве кодоминанта *J. deltoides* выступает можжевельник высокий – *J. excelsa*. Последний из видов является иммунным по отношению к паразиту, однако в ряде пунктов, расположенных на высоте до 250 м н. у. м., отмечено его незначительное поражение *A. oxycedri*. Поддержанию высокого уровня инфицирования в очагах и распространению можжевелоядника за их пределы способствует пищедобывательная активность птиц-карпофагов, потребляющих шишкоягоды *J. excelsa* и *J. deltoides*. Максимальная дистанция, на которую семена можжевелоядника могут быть перенесены с использованием механизмов зоохории, по косвенным признакам оценена нами в 3–4 км.

Исходя из данных MaxEnt, распространение паразита в Крыму в настоящее время может быть шире фактического, причем именно те факторы, влияние которых на распространение *A. oxycedri* представляется наиболее значимым по наблюдениям в природе (минимальные зимние температуры, высота местности), при построении модели оказываются несущественными и не участвуют в формировании области распространения паразита.

Мы предполагаем, что ограниченное распространение *A. oxycedri* в наиболее теплообеспеченных районах полуострова имеет своей причиной историю ареала хозяина в позднем неоплейстоцене – голоцене наряду с низкой скоростью расселения паразита из четвертичного рефугиума в южной части Крыма. Антропогенное влияние прямо и опосредовано благоприятствует росту степени инфицирования в пределах локалитета.

Получению более определенных представлений о ключевых факторах экологической ниши и тенденциях изменения ареала можжевелоядника будет способствовать изучение биологии и механизмов распространения этого чрезвычайно интересного предствителя флоры Крыма наряду с исследованиями генетической структуры популяций паразита и его хозяев.

Благодарности

Авторы выражают искреннюю признательность А. И. Ругузовой и С. Е. Садогурскому (Ялта), А. Н. Ташеву (София) и А. Фридлендеру (Марсель) за консультации по теме исследования и любезное внимание к нашей работе, И. С. Турбанову (Борок) – за предоставление некоторых сведений о находках можжевелоядника, П. А. Морозу (Киев) – за неоценимую помощь при проведении экспедиционных работ в горном Крыму в 2007–2012 гг. Часть работы, выполненная И. В. Дорониным, финансово поддержана грантом РФФИ № 16-04-00395.

Список литературы

1. Hawksworth, F. G. Biology and Classification of Dwarf Mistletoes (*Arceuthobium*) / F. G. Hawksworth, D. Wiens // Agriculture Handbook; № 401. USDA Forest Service. – Washington, D. C., 1972. – 234 p.
2. Hawksworth, F. G. Dwarf mistletoes: Biology, pathology and systematics / F. G. Hawksworth, D. Wiens // Agriculture Handbook; № 709. USDA Forest Service. – Washington, D. C., 1996. – 410 p.
3. Aukema, J. A. Vectors, viscin, and Viscaceae: mistletoes as parasites, mutualists, and resources / J. A. Aukema // Frontiers in Ecology and the Environment. – 2003. – V. 1 (3). – P. 212–219.
4. Hawksworth, F. G. *Arceuthobium* in North America / F. G. Hawksworth, D. Wiens, B. W. Geils // US DA Forest Service Gen. Tech. Rep. RMRS–GTR–98, Rocky Mountain Research Station. Ch. 4. – Ogden, UT, 2002. – P. 29–56.
5. Nickrent, D. L. A revised classification of Santalales / D. L. Nickrent, V. Malécot, R. Vidal-Russell, J. P. Der // Taxon. – 2010. – V. 59 (2). – P. 538–558.
6. Gajšek, D. Infection patterns and hosts of *Arceuthobium oxycedri* (DC.) M. Bieb. in Slovenia / D. Gajšek, K. Jarni, R. Brus // Forest Pathology. – 2013. – V. 43 (3). – P. 185–192.
7. Ciesla, W. M. Hosts and geographic distribution of *Arceuthobium oxycedri* / W. M. Ciesla, B. W. Geils, R. P. Adams // USDA Forest Service Research Note RMRS-RN-11WWW, Rocky Mountain Research Station: Fort Collins, CO, 2004. – 60 p.
8. Тахтаджян, А. Л. Флористические области Земли / А. Л. Тахтаджян. – Л. : Наука, 1978. – 248 с.
9. Rögl, F. Mediterranean and Paratethys. Facts and hypotheses of an Oligocene to Miocene paleogeography (short overview) / F. Rögl // Geologica Carpathica. – 1999. – V. 50 (4). – P. 339–349.
10. Rios Insua, V. Contribución ad estudio de la biología de *Arceuthobium oxycedri* (DC.) M. Bieb. / V. Rios Insua // Bol. de Sanidad Vegetal Plagas. – 1987. – V. 13. – P. 53–62.
11. Hawksworth, F. G. *Arceuthobium oxycedri* and its segregates *A. juniperi-procerae* and *A. azoricum* (Viscaceae) / F. G. Hawksworth, D. Wiens // Kew Bull. – 1975. – V. 31 (1). – P. 71–80.
12. Friedlender, A. Taxons nouveaux dans le genre *Arceuthobium* M. Bieb. (*Viscaceae, Santalales*) / A. Friedlender // Bull. mensuel de la Société linnéenne de Lyon. – 2015. – V. 84 (9–10). – P. 269–292.
13. Лазарев, М. А. Современное состояние и перспективы изучения арцеутобиума (*Arceuthobium* M. B.), паразитирующего на можжевельниках Крыма / М. А. Лазарев, Л. Н. Григоров // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. – 1980. – Т. 1 (41). – С. 64–67.
14. Ісіков, В. П. *Arceuthobium oxycedri* M. B. на представниках родини *Cupressaceae* у Криму / В. П. Ісіков, Г. С. Захаренко // Укр. ботан. журн. – 1988. – Т. 45 (5). – С. 32–36.
15. Ругузова, А. И. Биология и распространение *Arceuthobium oxycedri* в Крыму / А. И. Ругузова // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. – 2002. – Вып. 84. – С. 33–36.
16. Ругузова, Г. І. Біологічні особливості ялівцю червоного (*Juniperus oxycedrus* L.) в Криму у зв'язку з його охороною : автореф. дис. … канд. биол. наук / Г. І. Ругузова. – Ялта, 2006. – 18 с.
17. Ругузова, А. И. Биологические особенности можжевельника красного (*Juniperus oxycedrus* L.) в Крыму в связи с его охраной: дис. ... канд. биол. наук: 03.00.05 / УААН; Никитский ботанический сад – Национальный научный центр / А. И. Ругузова. – Ялта, 2006. – 163 с.
18. Сухарева, А. О. Экологическое состояние и перспективы заповедания природного комплекса Чилтер (Западный Крым) / А. О. Сухарева, О. И. Оскольская // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – 2009. – Вып. 20. – С. 212–223.
19. Krasylenko, Yu. A. Juniper dwarf mistletoe (*Arceuthobium oxycedri*) from the Crimean Peninsula: novel insights into its morphology, hosts and distribution / Yu. A. Krasylenko, K. Janošiková, O. V. Kukushkin // Botany (Canadian Journal of Botany). – 2017. – In press.
20. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists / J. Elith, S. J. Phillips, T. Hastie, M. Dudík, J. E. Chee, C. J. Jates // Diversity and Distribution. – 2011. – V. 17 (1). – P. 43–47.
21. Корженевский, В. В. *Triticum boeoticum* (Poaceae) как ботанико-исторический феномен крымской флоры / В. В. Корженевский, А. Р. Никифоров // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. – 2015. – Вып. 115. – С. 17–21.
22. ъTsiftsis, S. Identifying important areas for orchid conservation in Crete / S. Tsiftsis, I. Tsiripidis, P. Trigas // European Journal of Environmental Sciences. – 2011. – V. 1 (2). – P. 28–37.
23. Lira-Noriega, A. Process-based and correlative modeling of desert mistletoe distribution: a multiscalar approach / A. Lira-Noriega, J. Soberón, C. Miller // Ecosphere. – 2013. – V. 4 (8). – art99. DOI:10.1890/ES13-00155.1
24. Ornelas, J. F. A mistletoe tale: postglacial invasion of *Psittacanthus schiedeanus* (Loranthaceae) to Mesoamerican cloud forests revealed by molecular data and species distribution modeling / J. F. Ornelas, E. Gándara, A. A. Vásquez-Aguilar, S. Ramirez-Barahona, A. E. Ortiz-Rodriguez, C. González, M. T. M. Saules, E. Ruiz-Sanchez // BMC Evolutionary Biology. – 2016. – V. 16 (78, 1). – P. 1–20. DOI: 10.1186/s12862-016-0648-6
25. Кукушкин, О. В. Опыт использования программы Maxent для анализа ареалов земноводных и пресмыкающихся Крыма. Сообщ. 2: Сложности трактовки данных / О. В. Кукушкин, И. В. Доронин // Программа и материалы Междунар. науч. конф., посвящ. 50-летию Зоологического музея Таврической академии Крым. федеральн. ун-та им. В. И. Вернадского. – Симферополь, 2015. – С. 63–65.
26. Phillips, S. J. Maximum entropy modeling of species geographic distributions / S. J. Phillips, R. P. Anderson, R. E. Schapire // Ecological Modelling. – 2006. – V. 190. – P. 231–259.

27. Phillips, S. J. Modeling of species distributions with MAXENT: new extensions and a comprehensive evaluation / S. J. Phillips, M. Dudik // Ecography. – 2008. – V. 31. – P. 161–175.
28. Scheldeman, X. Training manual on spatial analysis of plant diversity and distribution / X. Scheldeman, M. van Zonneveld. – Rome : Biodiversity International, 2010. – 179 p.
29. Гербарії України. Index Herbariorum Ucrainicum / под ред. Н. М. Шиян. – Київ, 2011. – 442 с.
30. Adams, R. P. *Juniperus deltoides*, a new species, and nomenclatural notes on *Juniperus polycarpos* and *J. turcomanica* (*Cupressaceae*) / R. P. Adams // Phytology. – 2004. – V. 86 (2). – P. 49–53.
31. Adams, R. P. Morphological comparison and key to *Juniperus deltoides* and *Juniperus oxycedrus* / R. P. Adams // Phytology. – 2014. – V. 96 (2). – P. 58–62.
32. Boratyński, A. The biogeography and genetic relationships of *Juniperus oxycedrus* and related taxa from the Mediterranean and Macaronesian regions / A. Boratyński, W. Wachowiak, M. Dering, K. Boratyńska, K. Sękiewicz, K. Sobierajska, A. K. Jasińska, M. Klimko, J. M. Montserrat, A. Romo, T. Ok, Y. Didukh // Botanical Journal of the Linnean Society. – 2014. – V. 174. – P. 637–653.
33. Бескаравайный, М. М. Генеративные органы реликтовых древесных растений как кормовые объекты позвоночных животных Южного берега Крыма / М. М. Бескаравайный // Экосистемы Крыма, их оптимизация и охрана. – 2002. – Вып. 12. – С. 69–76.
34. Дидух, Я. П. Растительный покров Горного Крыма (структура, динамика, эволюция и охрана) / Я. П. Дидух. – Киев : Наук. думка, 1992. – 256 с.
35. Gerasimenko, N. Environmental changes in the Crimean mountains during the Last Interglacial – middle pleniglacial as recorded by pollen and lithopedology / N. Gerasimenko // Quaternary International. – 2007. – V. 164–165. – P. 207–220.
36. Cordova, C. E. Late Pleistocene and Holocene paleoenvironments of Crimea: Pollen, soils, geomorphology, and geoarchaeology / C. E. Cordova, N. P. Gerasimenko, P. H. Lehman, A. A. Kliukin // The Geological Society of America Special Paper. – 2011. – V. 473. – P. 133–164.
37. Кругликова, И. Т. Сельское хозяйство Боспора / И. Т. Кругликова. – М. : Наука, 1975. – 293 с.
38. Маслов, С. П. К вопросу о природных условиях окрестностей городища «Чайка» (Евпаторийское побережье Крыма) в античное время и средневековье / С. П. Маслов, В. Р. Филин // История биогеноценозов СССР в голоцене : сб. науч. тр. – М. : Наука, 1976. – С. 175–182.
39. Антипина, Е. Е. Ландшафты Северо-Западного Крыма в античную эпоху (археобиологическая реконструкция) / Е. Е. Антипина // Динамика экосистем в голоцене : материалы Второй Рос. науч. конф. – Екатеринбург ; Челябинск : Рифей, 2010. – С. 10–14.
40. Krasylenko, Yu. A. A new record of *Arceuthobium oxycedri* (Santalaceae s. l.) on *Platycladus orientalis* (Cupressaceae) in Crimea / Yu. A. Krasylenko // Укр. ботан. журн. – 2014. – Т. 71 (5). – P. 599–602.
41. Krasylenko, Yu. A. *Arceuthobium oxycedri* (D. C.) M. Bieb. in the Crimea: A Brief History and Future Prospects / Yu. A. Krasylenko // Procs. of 7th Planta Europa Conf. "Plants for people, People for Plants". – Chania: Horizon Research Publishing, USA, 2014. – P. 71–80.
42. Воронихин, Н. Н. К анатомии и биологии *Arceuthobium oxycedri* (D. C.) M. Bieb. / Н. Н. Воронихин // Болезни растений. – 1908. – № 3. – С. 143–162.
43. Ісіков, В. П. Нові знахідки *Arceuthobium* M. B. в Криму / В. П. Ісіков // Укр. ботан. журнал. – 1986. – Т. 43 (6). – С. 96–97.
44. Turrill, W. B. *Arceuthobium oxycedri* and its distribution / W. B. Turrill // Bulletin of miscellaneous information / Royal Botanic Gardens, Kew. – 1920. – V. 8. – P. 264–268.
45. Епихин, Д. В. Можжевельник дельтовидный (можжевельник колючий, «можжевельник красный») *Juniperus deltoides* R. P. Adams (*J. oxycedrus* auct. non L.) / Д. В. Епихин // Красная книга Республики Крым. Растения, водоросли и грибы / под ред. А. В. Ены, А. В. Фатерыги. – Симферополь : Ариал, 2015. – С. 63.
46. Флора СССР (Flora unionis rerumpublicarum sovieticarum socialisticarum). Т. 5. / под ред. В. Л. Комарова. – М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1936. – 762 с.
47. Sarangzali, A. M. New spread of dwarf mistletoe (*Arceuthobium oxycedri*) in juniper forests, Ziarat, Balochistan, Pakistan / A. M. Sarangzali, N. Khan, M. Wahab, A. Kakari // Pakistan Journal of Botany. – 2010. – V. 42 (6). – P. 3709–3714.
48. Павлова, Н. Н. Физическая география Крыма / Н. Н. Павлова. – Л. : ЛГУ, 1964. – 105 с.
49. Ландшафтно-геофизические условия произрастания лесов юго-восточной части Горного Крыма / под ред. В. А. Бокова. – Симферополь : Таврия-Плюс, 2001. – 133 с.
50. Горбунов, Р. В. Климатические нормы температуры воздуха на территории полуострова Крым / Р. В. Горбунов, Т. Ю. Горбунова, Н. К. Кононова // Культура народов Причерноморья. – 2014. – Т. 2 (278). – С. 89–94.
51. Farjon, A. *Platycladus orientalis* / A. Farjon // IUCN 2013. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2013. 2. URL: http://www.iucnredlist.org/details/31305/0
52. Єна, А. В. Критичні нотатки до систематики *Pinophyta* у флорі України / А. В. Єна, М. В. Шевера // Чорноморськ. ботан. журн. – 2011. – Т. 7 (2). – С. 113–118.
53. Ена, А. В. Природная флора Крымского полуострова / А. В. Ена. – Симферополь : Н. Оріанда, 2012. – 232 с.
54. Бескаравайный, М. М. Роль позвоночных-карпофагов в насаждениях реликтовой дендрофлоры Крыма : автореф. дис. … канд. биол. наук / М. М. Бескаравайный. – Киев, 1994. – 17 с.

55. Бескаравайный, М. М. Птицы Крымского полуострова / М. М. Бескаравайный. – Симферополь : Бизнес-Информ, 2012. – 336 с.
56. Михайлова, А. Е. Айя – Сарыч. Приоритетная территория № 9 / А. Е. Михайлова, В. М. Юрахно, И. Ю. Тамойкин. – Симферополь : Ассоциация поддержки биологич. и ландшафт. разнообразия Крыма. – 2000. – 22 с.
57. Host-parasite distributions under changing climate: *Tsuga heterophylla* and *Arceuthobium tsugense* in Alaska / T. M. Barret, G. Latta, P. E. Hennon, B. N. I. Eskelson, H. Temesgen // Canadian Journal of Forest Research. – 2012. – V. 42. – P. 642–656.
58. Миронова, Л. П. Оценка состояния фиторазнообразия природных комплексов района Кизилташа в юго-восточном Крыму / Л. П. Миронова, В. Г. Шатко // Заповедники Крыма – 2007 : материалы IV Междунар. науч.-практ. конф., посвящ. 10-летию проведения междунар. семинара «Оценка потребностей сохранения биоразнообразия Крыма» (Гурзуф-1997). Ч. I. Ботаника. Общие вопросы охраны природы. – Симферополь, 2007. – С. 108–115.
59. Костина, В. П. Аннотированный список высших растений Крымского природного заповедника / В. П. Костина, Н. А. Багрикова // Научные записки природного заповедника «Мыс Мартьян». – 2010. – Вып. 1. – С. 61–142.
60. Каменских, Л. Н. Конспект флоры высших сосудистых растений Карадагского природного заповедника НАН Украины (Крым) / Л. Н. Каменских, Л. П. Миронова // Карадаг. История, геология, ботаника, зоология : сб. науч. тр., посвящ. 90-летию Карадаг. науч. станции и 25-летию Карадагского природного заповедника. – Симферополь : СОНАТ, 2004. – Кн. 1. – С. 161–223.
61. Миронова, Л. П. Флора Карадагского природного заповедника (сосудистые растения) / Л. П. Миронова, В. В. Фатерыга // 100 лет Карадагской научной станции им. Т. И. Вяземского : сб. науч. тр. / под ред. А. В. Гаевской, А. Л. Морозовой. – Симферополь : Н. Оріанда, 2015. – С. 160–204.
62. Watson, D. M. Determinants of parasitic plant distribution: the role of host quality / D. M. Watson // Botany. – 2009. – V. 87. – P. 1–6.
63. Ramon, P. Factors influencing the dispersion of *Arceuthobium oxycedri* in Central Spain: evaluation with a new null model for marked point patterns / P. Ramon, M. De la Cruz, I. Zavala, M. A. Zavala // Forest Pathology. – 2016. DOI:10.1111/efp12279
64. Бескаравайный, М. М. Роль древесно-кустарниковых экзотов в зимнем питании черного дрозда на Южном берегу Крыма / М. М. Бескаравайный // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. – 1980. – Вып. 3 (43). – С. 15–18.
65. Muir, J. A. Synthesis of the Literature on the Biology, Ecology and Management of Western Hemlock Dwarf Mistletoe / J. A. Muir, P. E. Hennon // USDA Forest Service Gen. Tech. Rep. PNW-GTR-718, Pacific Northwestern Research Station. – Portland, 2007. – 142 p.
66. Гаркуша, Л. Я. Разнообразие ландшафтов Крыма со средиземноморскими элементами флоры / Л. Я. Гаркуша, Л. А. Багрова, Е. А. Позаченюк // Ученые записки Таврического национального университета им. В. И. Вернадского. – Сер.: Географические науки. – 2012. – Т. 25 (64, 2). – С. 36–47.
67. Каюкова, Е. П. Мезоклимат полигона крымской геологической практики и современные тенденции его изменения / Е. П. Каюкова // Вестник Санкт-Петербургского государственного университета. Сер. 7. – 2010. – № 4. – С. 32–46.
68. Трансформация ландшафтно-экологических процессов в Крыму в XX веке – начале XXI века / под ред. А. В. Бокова. – Симферополь : ДОЛЯ, 2010. – 304 с.
69. Николаева, А. В. Морфометрическая изменчивость шишкоягод и семенная продуктивность *Juniperus oxycedrus* L. в Крыму / А. В. Николаева, Л. А. Калафат, А. В. Егорова // Промышленная ботаника. – 2012. – Вып. 12. – С. 37–42.
70. Hawksworth, F. G. Spread and intensification of dwarf mistletoe in lodgepole pine reproduction / F. G. Hawksworth, D. P. Graham // Journal of Forestry. – 1963. – V. 61. – P. 587–591.

References

1. Hawksworth F. G., Wiens D. *Agriculture Handbook; № 401. USDA Forest Service*. Washington, D. C., 1972, 234 p.
2. Hawksworth F. G., Wiens D. *Agriculture Handbook; № 709. USDA Forest Service*. Washington, D. C., 1996, 410 p.
3. Aukema J. A. *Frontiers in Ecology and the Environment*. 2003, vol. 1 (3), pp. 212–219.
4. Hawksworth F. G., Wiens D., Geils B. W. *US DA Forest Service Gen. Tech. Rep. RMRS–GTR–98, Rocky Mountain Research Station. Ch. 4.* Ogden, UT, 2002, pp. 29–56.
5. Nickrent D. L., Malécot V., Vidal-Russell R., Der J. P. *Taxon*. 2010, vol. 59 (2), pp. 538–558.
6. Gajšek D., Jarni K., Brus R. *Forest Pathology*. 2013, vol. 43 (3), pp. 185–192.
7. Ciesla W. M., Geils B. W., Adams R. P. *USDA Forest Service Research Note RMRS-RN-11WWW, Rocky Mountain Research Station: Fort Collins*, CO, 2004, 60 p.
8. Takhtadzhyan A. L. *Floristicheskie oblasti Zemli* [Floral regions of the Earth]. Leningrad: Nauka, 1978, 248 p.
9. Rögl F. *Geologica Carpathica*. 1999, vol. 50 (4), pp. 339–349.
10. Rios Insua V. *Bol. de Sanidad Vegetal Plagas*. 1987, vol. 13, pp. 53–62.

11. Hawksworth F. G., Wiens D. *Kew Bull*. 1975, vol. 31 (1), pp. 71–80.
12. Friedlender A. *Bull. mensuel de la Société linnéenne de Lyon* [Bulletin of Lyon Linnean Society]. 2015, vol. 84 (9–10), pp. 269–292.
13. Lazarev M. A., Grigorov L. N. *Byulleten' Gosudarstvennogo Nikitskogo botanicheskogo sada* [Bulletin of Nikitsky State Botanical Garden]. 1980, vol. 1 (41), pp. 64–67.
14. Isikov V. P., Zakharenko G. S. *Ukr. botan. zhurn* [Ukrainian botanical journal]. 1988, vol. 45 (5), pp. 32–36.
15. Ruguzova A. I. *Byulleten' Gosudarstvennogo Nikitskogo botanicheskogo sada* [Bulletin of Nikitsky State Botanical Garden]. 2002, iss. 84, pp. 33–36.
16. Ruguzova G. I. *Biologichni osoblivosti yalivtsyu chervonogo (Juniperus oxycedrus L.) v Krimu u zv'yazku z yogo okhoronoyu : avtoref. dis. kand. biol. nauk* [Biological peculiarities of red juniper (Juniperus oxycedrus L.) in Crimea due to its protection]. Yalta, 2006, 18 p.
17. Ruguzova A. I. *Biologicheskie osobennosti mozhzhevel'nika krasnogo (Juniperus oxycedrus L.) v Krymu v svyazi s ego okhranoy: dis. kand. biol. nauk: 03.00.05* [Biological peculiarities of red juniper (Juniperus oxycedrus L.) in Crimea due to its protection]. Yalta, 2006, 163 p.
18. Sukhareva A. O., Oskol'skaya O. I. *Ekosistemy, ikh optimizatsiya i okhrana* [Ecosystems, its optimisation and protection]. 2009, iss. 20, pp. 212–223.
19. Krasylenko Yu. A., Janošiková K., Kukushkin O. V. *Botany (Canadian Journal of Botany)*. 2017, In press.
20. Elith J., Phillips S. J., Hastie T., Dudík M., Chee J. E., Jates C. J. *Diversity and Distribution*. 2011, vol. 17 (1), pp. 43–47.
21. Korzhenevskiy V. V., Nikiforov A. R. *Byulleten' Gosudarstvennogo Nikitskogo botanicheskogo sada* [Bulletin of Nikitsky State Botanical Garden]. 2015, iss. 115, pp. 17–21.
22. Tsiftsis S., Tsiripidis I., Trigas P. *European Journal of Environmental Sciences*. 2011, vol. 1 (2), pp. 28–37.
23. Lira-Noriega A., Soberón J., Miller C. *Ecosphere*. 2013, vol. 4 (8), art99. DOI:10.1890/ES13-00155.1
24. Ornelas J. F., Gándara E., Vásquez-Aguilar A. A., Ramirez-Barahona S., Ortiz-Rodriguez A. E., González C., Saules M. T. M., Ruiz-Sanchez E. *BMC Evolutionary Biology*. 2016, vol. 16 (78, 1), pp. 1–20. DOI: 10.1186/s12862-016-0648-6
25. Kukushkin O. V., Doronin I. V. *Programma i materialy Mezhdunar. nauch. konf., posvyashch. 50-letiyu Zoologicheskogo muzeya Tavricheskoy akademii Krym. federal'n. un-ta im. V. I. Vernadskogo* [Programme and proceedings of the International scientific conference devoted to 50th anniversary of the Museum of Zoology in Tavrida Academy, V.I. Vernadsky Crimean Federal University]. Simferopol, 2015, pp. 63–65.
26. Phillips S. J., Anderson R. P., Schapire R. E. *Ecological Modelling*. 2006, vol. 190, pp. 231–259.
27. Phillips S. J., Dudik M. *Ecography*. 2008, vol. 31, pp. 161–175.
28. Scheldeman X., van Zonneveld M. *Training manual on spatial analysis of plant diversity and distribution*. Rome : Biodiversity International, 2010, 179 p.
29. *Gerbariï Ukraïni. Index Herbariorum Ucrainicum* [Index Herbariorum Ucrainicum]. Ed. by N. M. Shiyan. Kiev, 2011, 442 p.
30. Adams R. P. *Phytology*. 2004, vol. 86 (2), pp. 49–53.
31. Adams R. P. *Phytology*. 2014, vol. 96 (2), pp. 58–62.
32. Boratyński A., Wachowiak W., Dering M., Boratyńska K., Sękiewicz K., Sobierajska K., Jasińska A. K., Klimko M., Montserrat J. M., Romo A., Ok T., Didukh Y. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 2014, vol. 174, pp. 637–653.
33. Beskaravaynyy M. M. *Ekosistemy Kryma, ikh optimizatsiya i okhrana* [Crimea ecosystems, its optimisation and protection]. 2002, iss. 12, pp. 69–76.
34. Didukh Ya. P. *Rastitel'nyy pokrov Gornogo Kryma (struktura, dinamika, evolyutsiya i okhrana)* [Plant cover of the Crimean Mountains (structure, dynamics, evolution and protection)]. Kiev: Nauk. dumka, 1992, 256 p.
35. Gerasimenko N. *Quaternary International*. 2007, vol. 164–165, pp. 207–220.
36. Cordova C. E., Gerasimenko N. P., Lehman P. H., Kliukin A. A. *The Geological Society of America Special Paper*. 2011, vol. 473, pp. 133–164.
37. Kruglikova I. T. *Sel'skoe khozyaystvo Bospora* [Agriculture of the Bosporan Kingdom]. Moscow: Nauka, 1975, 293 p.
38. Maslov S. P., Filin V. R. *Istoriya biogenotsenozov SSSR v golotsene : Sb. nauch. tr.* [History of the USSR biogenocoenosis in Holocene: Proceedings]. Moscow: Nauka, 1976, pp. 175–182.
39. Antipina E. E. *Dinamika ekosistem v golotsene : materialy Vtoroy Ros. nauch. konf.* [Dynamics of ecosystems in Holocene: Proceedings of the II Russian scientific conference]. Ekaterinburg; Chelyabinsk: Rifey, 2010, pp. 10–14.
40. Krasylenko Yu. A. *Ukr. botan. zhurn*. 2014, vol. 71 (5), pp. 599–602.
41. Krasylenko Yu. A. *Procs. of 7th Planta Europa Conf. "Plants for people, People for Plants"*. Chania: Horizon Research Publishing, USA, 2014, pp. 71–80.
42. Voronikhin N. N. *Bolezni rasteniy* [Plant diseases]. 1908, no. 3, pp. 143–162.
43. Isikov V. P. *Ukr. botan. zhurnal* [Ukrainian botanical journal]. 1986, vol. 43 (6), pp. 96–97.
44. Turrill W. B. *Bulletin of miscellaneous information*. Royal Botanic Gardens, Kew. 1920, vol. 8, pp. 264–268.
45. Epikhin D. V. *Krasnaya kniga Respubliki Krym. Rasteniya, vodorosli i griby* [Red list of threatened species in the Republic of Crimea. Plants, algae and fungi]. Simferopol: Arial, 2015, p. 63.
46. *Flora SSSR (Flora unionis rerumpublicarum sovieticarum socialisticarum). T. 5*. [Flora in the USSR (Flora in the Union of Soviet Socialist Republics)]. Ed. by V. L. Komarov. Moscow; Leningrad: Izd-vo AN SSSR, 1936, 762 p.
47. Sarangzali A. M., Khan N., Wahab M., Kakari A. *Pakistan Journal of Botany*. 2010, vol. 42 (6), pp. 3709–3714.

48. Pavlova N. N. *Fizicheskaya geografiya Kryma* [Physical geography of Crimea]. Leningrad: LGU, 1964, 105 p.
49. *Landshaftno-geofizicheskie usloviya proizrastaniya lesov yugo-vostochnoy chasti Gornogo Kryma* [Landscape and geophysical conditions of forests sprouting in the south-eastern part of the Crimean Mountains]. Ed. by V. A. Bokov. Simferopol: Tavriya-Plyus, 2001, 133 p.
50. Gorbunov R. V., Kononova N. K. *Kul'tura narodov Prichernomor'ya* [Culture of Black Sea region peoples]. 2014, vol. 2 (278), pp. 89–94.
51. Farjon A. *IUCN 2013. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2013. 2.* Available at: http://www.iucnredlist.org/details/31305/0
52. Єna A. V., Shevera M. V. *Chornomors'k. botan. zhurn*. [Black Sea botanical journal]. 2011, vol. 7 (2), pp. 113–118.
53. Ena A. V. *Prirodnaya flora Krymskogo poluostrova* [Natural flora of the Crimean Peninsula]. Simferopol: N. Orianda, 2012, 232 p.
54. Beskaravaynyy M. M. *Rol' pozvonochnykh-karpofagov v nasazhdeniyakh reliktovoy dendroflory Kryma : avtoref. dis. kand. biol. nauk* [Role of spinal fruit culture pests in plantings of Crimean epibiotic dendroflora]. Kiev, 1994, 17 p.
55. Beskaravaynyy M. M. *Ptitsy Krymskogo poluostrova* [Birds of the Crimean Peninsula]. Simferopol: Biznes-Inform, 2012, 336 p.
56. Mikhaylova A. E., Yurakhno V. M., Tamoykin I. Yu. *Ayya – Sarych. Prioritetnaya territoriya № 9* [Ayya – Sarych. Priority territory No. 9]. Simferopol : Assotsiatsiya podderzhki biologich. i landshaft. raznoobraziya Kryma. – 2000, 22 p.
57. Barret T. M., Latta G., Hennon P. E., Eskelson B. N. I., Temesgen H. *Canadian Journal of Forest Research*. 2012, vol. 42, pp. 642–656.
58. Mironova L. P., Shatko V. G. *Zapovedniki Kryma-2007: Materialy IV Mezhdunar. nauch.-prakt. konf., posvyashch. 10-letiyu provedeniya mezhdunar. seminara «Otsenka potrebnostey sokhraneniya bioraznoobraziya Kryma» (Gurzuf-1997). Ch. I. Botanika. Obshchie voprosy okhrany prirody* [Crimean wildlife sanctuaries 2007: Proceedings of the IV International research and practice conference devoted to the 10th anniversary of holding the seminar "Estimation of need to maintain Crimean biological diversity]. Simferopol, 2007, pp. 108–115.
59. Kostina V. P., Bagrikova N. A. *Nauchnye zapiski prirodnogo zapovednika «Mys Mart'yan»* [Scintific records of nature reserve "Cape Martyan"]. 2010, iss. 1, pp. 61–142.
60. Kamenskikh L. N., Mironova L. P. *Karadag. Istoriya, geologiya, botanika, zoologiya: Sb. nauch. tr., posvyashch. 90-letiyu Karadag. nauch. stantsii i 25-letiyu Karadagskogo prirodnogo zapovednika. Kniga 1*. [Karadag. History, geology, botany, zoology: Proceedings devoted to the 90th anniversary of Karadag scientific station and 25th anniversary of Karadag nature reserve. Book 1]. Simferopol: SONAT, 2004, pp. 161–223.
61. Mironova L. P., Fateryga V. V. *100 let Karadagskoy nauchnoy stantsii im. T. I. Vyazemskogo: Sborn. nauch. tr.* [100 anniversary of T.I. Vyazemsky Karadag scientific station: Proceedings]. Simferopol: N. Orianda, 2015, pp. 160–204.
62. Watson D. M. *Botany*. 2009, vol. 87, pp. 1–6.
63. Ramon P., M. De la Cruz, Zavala I., Zavala M. A. *Forest Pathology*. 2016. DOI:10.1111/efp12279
64. Beskaravaynyy M. M. *Byulleten' Gosudarstvennogo Nikitskogo botanicheskogo sada* [Bulletin of Nikitsky State Botanical Garden]. 1980, iss. 3 (43), pp. 15–18.
65. Muir J. A., Hennon P. E. *USDA Forest Service Gen. Tech. Rep. PNW-GTR-718, Pacific Northwestern Research Station*. Portland, 2007, 142 p.
66. Garkusha L. Ya., Bagrova L. A., Pozachenyuk E. A. *Uchenye zapiski Tavricheskogo natsional'nogo universiteta im. V. I. Vernadskogo. Ser.: Geograficheskie nauki* [Scientific records of V.I. Vernadsky Tavrida National University. Series: Geographical sciences]. 2012, vol. 25 (64, 2), pp. 36–47.
67. Kayukova E. P. *Vestnik Sankt-Peterburgskogo gosudarstvennogo universiteta* [Bulletin of Saint Petersburg State University]. 2010, Ser. 7 (4), pp. 32–46.
68. *Transformatsiya landshaftno-ekologicheskikh protsessov v Krymu v XX veke – nachale XXI veka* [Transformation of landscape and ecological processes in Crimea in the XX and early XIX century]. Ed. by A. V. Bokov. Simferopol: DOLYa, 2010, 304 p.
69. Nikolaeva A. V., Kalafat L. A., Egorova A. V. *Promyshlennaya botanika* [Industrial botany]. 2012, iss. 12, pp. 37–42.
70. Hawksworth F. G., Graham D. P. *Journal of Forestry*. 1963, vol. 61, pp. 587–591.