

Биология каперсов колючих (*Capparis spinosa* L.) – замечательного растения аридных и полуаридных экосистем. Обзор

Нухимовская Ю. Д.¹, Миронова Л. П.²

¹ Институт проблем экологии и эволюции имени А. Н. Северцова РАН
Москва, Россия
dr.nukhimovskaya@yandex.ru

² Карадагская научная станция имени Т. И. Вяземского – природный заповедник РАН – филиал Института
биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН
Феодосия, Республика Крым, Россия
ludamir2015@mail.ru

Приведен краткий обзор мировой литературы по биологии каперсов колючих (*Capparis spinosa* L.) подготовленный в соответствии с концепцией региональных и государственных «Биологических флор». Растение характеризуется высоким эколого-морфологическим разнообразием, включая биоморфотип. Рассмотрены важные экологические, морфологические, анатомические, физиологические, функциональные, генетические адаптации растений этого вида, способствующие его успешному выживанию в жарких и сухих районах мира, а также описаны консортивные связи и межвидовые биотические отношения. Каперсы колючие являются стабилизатором пустынных и полупустынных экосистем, глинистых, каменистых и песчаных склонов, увеличивают плодородие почвы и улучшают микроклимат, они стойки к огню и перспективны в агролесоводстве стран Средиземноморья. Это ценное хозяйственное растение: пищевое (овощное, пряновкусовое, масличное, медоносное, перганосное, сахароносное; обладает высоким потенциалом для разработки функциональных продуктов питания), а также лекарственное, фармакологическое и косметическое, ароматическое, декоративное, кормовое. Оно используется как фитомелиоратор при рекультивации засоленных почв, известковых грунтов и залежных земель, для улучшения условий эксплуатации инженерных сооружений и перспективно в качестве растения-ремедиатора. В последние десятилетия особенно активно изучают богатый биохимический, микро- и макроэлементный состав *C. spinosa* и многосторонний фармакологический эффект их биологически активных соединений. *C. spinosa* – культивируемый вид, коммерческое и экономически выгодное растение во многих странах Средиземноморья и Центральной Азии, перспективное в условиях глобального потепления климата. Рассмотрены вопросы, связанные с выращиванием вида, влиянием природных и антропогенных воздействий на его состояние. Несмотря на широкое распространение *C. spinosa*, он считается подверженным риску генетической эрозии, в основном из-за чрезмерного выпаса скота, нерегулируемого сбора урожая и уничтожения мест произрастания, поэтому необходима разработка и реализация мер по охране естественных популяций. В России вид занесен в Красные книги Ставропольского края, Республики Крым, города Севастополя, Чеченской Республики. Он произрастает в нескольких заповедниках и на других особо охраняемых природных территориях. Цель обзора – повышение осведомленности и интереса к каперсам колючим отечественного научного сообщества для их разностороннего изучения, организации охраны и выращивания в различных целях.

Ключевые слова: *Capparis spinosa*, *C. herbacea*, аридные и полуаридные экосистемы; адаптации, жизненная форма, биологическая продуктивность, способы размножения, биотические отношения, хозяйственное значение, культивирование, охрана.

ВВЕДЕНИЕ

Каперсы (каперцы) колючие¹ – *Capparis spinosa* L. – вид растений аридных и полуаридных регионов, имеющий не только важные приспособительные свойства к суровым условиям пустынь и полупустынь, но и существенное хозяйственное и экономическое значение во многих странах, расположенных в пределах его ареала. Научный интерес к этому виду неуклонно растет, преимущественно в связи с особым вниманием к естественным средствам лечения и оздоровления человека, а также перспективностью его выращивания в

¹ На рубеже XIX и XX веков в России каперсы иногда называли каперником, каперсом, капорцами, а консервированные бутоны – собственно каперсами.

условиях глобального изменения климата. Поток статей, посвященных каперсам, резко увеличился в последние 2–3 десятилетия, появились многие сотни зарубежных публикаций. С начала 2010-х годов наибольшее число статей зафиксировано в США, Италии, Китае, Турции, Иране и Испании (Annaz et al., 2022).

В России каперсы колючие под названием *C. herbacea* Willd. занесены в Красные книги (Красная книга Ставропольского края, 2013; Красная книга Республики Крым, 2015; Красная книга города Севастополя, 2018; Красная книга Чеченской республики, 2020) и охраняются в нескольких заповедниках и на других особо охраняемых природных территориях.

Обзор написан по схеме, аналогичной принятой в региональных и государственных «Биологических флорах» (Уланова и др., 2021).

Цель обзора – повышение осведомленности и интереса к каперсам колючим отечественного научного сообщества для их разностороннего изучения, оценки ресурсов, организации охраны вида и выращивания в различных целях.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом послужили отечественные и современные зарубежные литературные источники. Электронный поиск литературы проводили вручную и с помощью научных электронных библиотек eLibrary, PubMed, поисковой системы Google Scholar и др. Использовали разные термины: «*Capparis*», «*C. spinosa*», «*C. herbacea*» и уточнения с помощью ключевых слов: «ecology», «morphogenesis», «anatomy», «reproduction», «population», «conservation» и других. Далее при цитировании литературных источников сохранены латинские и русские названия каперсов, используемые авторами публикаций.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Номенклатура, систематическое положение, географическое распространение

В роде *Capparis* L. (сем. *Capparaceae* Juss. – Каперсовые) более 250 видов, встречающихся в различных местах обитания от субтропического до тропического пояса (Флора европейской части СССР, 1979; Fici, Gianguzzi, 1997; Fici, 2001, 2014; Inocencio et al., 2006).

Capparis spinosa L. распространен в Южной Европе, северной и восточной Африке, на Мадагаскаре, в Юго–Западной и Центральной Азии, на Филиппинах, в Индонезии, Папуа – Новой Гвинее, Австралии и Океании (Fici, 2014). С филогенетической точки зрения он характеризуется плезиоморфными признаками внутри всего рода, такими как простые волоски и одиночные цветки в пазухах листьев (Fici, 2001, 2014). Установлено, что каперсы колючие представлены полиплоидными ($2n=38$) и анеуплоидными растениями, то есть число хромосом у них варьирует (Özbek, 2023; Pegiou et al., 2023). Каперсы травянистые (*Capparis herbacea* Willd.), произрастающие в России, являются восточномедиземноморской расой сборного полиморфного линнеевского вида каперса колючего (*Capparis spinosa* L. p.p.) (Вульф, 1947). От средиземноморского *C. spinosa* L., с которым *C. herbacea* нередко объединялся, легко отличается прямыми или почти прямыми (а не крючковидно согнутыми и более мелкими) шипами², сильно выступающими снизу жилками листьев, имеющих на верхушке острие, и значительно более зигоморфными цветками (Флора европейской части СССР, 1979). В России встречается в Крыму (Вульф, 1947; Флора европейской части СССР, 1979), спорадически на Северном Кавказе, преимущественно в Дагестане – на глинистых склонах до среднего горного пояса (Иванов, 2005; Муртазалиев, 2009) (рис. 1).

² Традиционно в морфологии принято называть подобного рода метаморфозы различных органов у растений колючками (Федоров и др., 1956; Жуковский, 1964; Зитте и др., 2007).

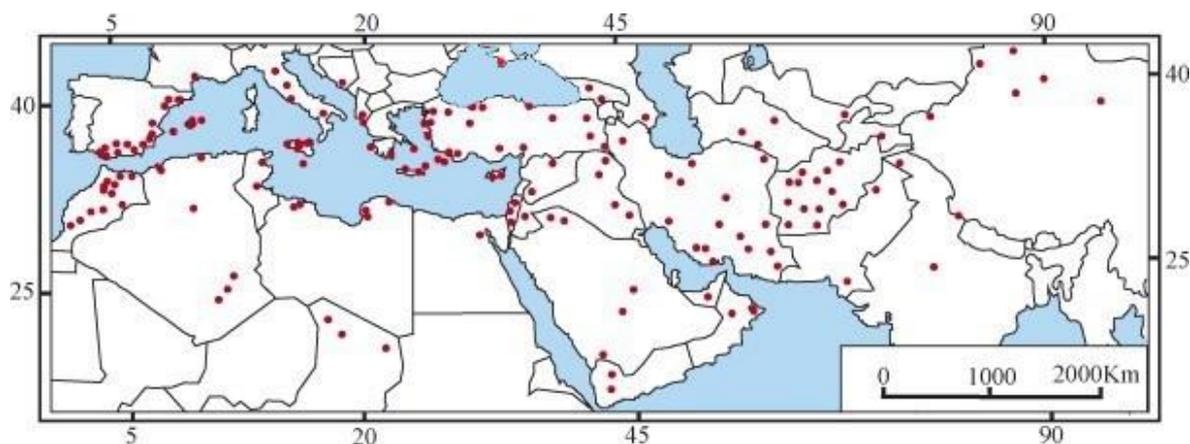


Рис. 1. Естественное распространение *Capparis spinosa* в Евразии и Северной Африке (по: Jiang et al., 2007) с дополнением (точка в Крыму)

Capparis spinosa L. очень вариабильный вид, что отмечают многие исследователи (Fici, Gianguzzi, 1997; Inocencio et al., 2006; Fici, 2014; Gristina et al., 2014; Chedraoui et al., 2017), поэтому до сих пор не стихает обсуждение его таксономической принадлежности. Последний таксономический пересмотр сложной группы *C. spinosa*, широко распространенной от Средиземноморья до Центральной Азии, проведен в Южной Европе, Северной Африке, Западной и Центральной Азии, где выделен отдельный вид *C. spinosa*, представленный на этой территории двумя подвидами: *C. spinosa* subsp. *spinosa* и *C. spinosa* subsp. *rupestris* (Fici, 2014). Исследования на Сицилии (Италия) выявили чёткое парапатрическое распределение и адаптивные различия между подвидами, связанные с типами субстрата, формой роста, развитием листьев и фенологическими циклами. *C. spinosa* subsp. *spinosa* по сравнению с *C. spinosa* subsp. *rupestris* обладает более производными признаками относительно тропических обитателей группы, большим полиморфизмом, имеет широкий естественный ареал, лучше адаптируется к изменению климата и высоте над уровнем моря (Fici, 2001, 2014).

Подвид включил 7 разновидностей, в том числе *C. spinosa* subsp. *spinosa* var. *herbacea* (Willd.) Fici, comb. nov. с главными признаками: «Прилистники прямые, горизонтальные или слегка отогнутые. Распространен: Турция, Украина³, Грузия, Армения, Азербайджан, Узбекистан, Туркменистан, Казахстан, Таджикистан, Дагестан, Афганистан и Китай» (Fici, 2014). Синонимы *C. spinosa* subsp. *spinosa* var. *herbacea* (Willd.) Fici, comb. nov. (по Fici, 2014): *Basionym* – *C. herbacea* Willdenow.

C. ovata Desf. var. *herbacea* (Willd.) Zohary

C. sicula subsp. *herbacea* (Willd.)

C. ovata Marschall von Bieberstein [nom. illeg.]

C. herbacea var. *microphylla* Ledebour

C. ovata Desfontaines var. *microphylla* (Ledeb.) Zohary

C. leucophylla var. *microphylla* (Ledeb.) Täckholm

C. rosanowiana B. Fedtsch.

C. mucronifolia subsp. *rosanowiana* (B. Fedtsch.) Inocencio, D. Rivera, Obón & Alcaraz syn. nov.

При изучении внутривидовой дифференциации и эволюции *C. spinosa* получены генетические и молекулярные характеристики (Inocencio et al., 2005; Özbek, Kara, 2013; Gristina et al., 2014; Chedraoui et al., 2017; Ahmadi, Saeidi, 2018; Wang et al., 2022; Wang, Zhang, 2022; Pegiou et al., 2023; Melzi et al., 2024), которые показали, что вариабельны не только его морфологические признаки, но и генетическая структура, поэтому необходимо продолжение исследований для понимания дифференциации и эволюционной истории группы.

³ Имеется в виду Украина в границах до 2014 года, то есть включая Крым.

Изучение морфологических признаков генотипов в 10 популяциях *C. spinosa* (Китай, провинция Синьцзян) с применением молекулярных маркеров подтвердило его высокое генетическое разнообразие. Генетическая изменчивость внутри и между естественными популяциями имеет решающее значение для долгосрочного выживания вида. Кроме того, генетический анализ может быть использован при определении подходящих условий выращивания и защиты его ресурсов (Liu et al., 2015).

Л. Ван с соавторами (Wang et al., 2022) секвенировали и представили высококачественную эталонную сборку и характеристики генома (последовательности нуклеотидов) семейства *Capparaceae*, а также собрали геном *C. spinosa* var. *herbacea* (Willd.) Fici (NCBI:txid2717819), что может быть основой для прояснения биогеографии, видообразования, эволюции семейства *Capparaceae* и понимания молекулярной основы его устойчивости к засухе и высоким температурам.

Экологические условия произрастания. Фитоценотическая приуроченность

В пределах ареала *C. spinosa* встречается в широком диапазоне высот, степени засушливости климата и продолжительности сухого периода при среднегодовом количестве осадков не менее 200 мм. Он выдерживает температуру, превышающую 40 °С, сильный ветер в сухое средиземноморское лето и зиму при температуре ниже –8 °С, но чувствителен к морозам в вегетационный период (Sozzi, Vicente, 2006; Najafian et al., 2021). *C. spinosa* subsp. *spinosa* проявляет особенно заметную пластичность, поднимаясь в Индии до высоты 3500 м н. у. м. (Fici, 2014).

Capparis spinosa отличается широкой приспособляемостью к различным эдафическим условиям. На всей территории распространения он предпочитает сухие, сильно освещенные солнцем места, часто несколько засоленные, с довольно глубоким залеганием грунтовых вод. Лучше всего развивается на глинистых, солончаковатых и отчасти каменистых почвах пустынь – территориях, считающихся «бросовыми» (Стрельников, 1936). *C. spinosa* subsp. *rupestris* часто селится на карбонатных и вулканических обнажениях (Fici, 2001). В городах Центральной Азии каперсы прекрасно растут, свисая с коколей кирпичных зданий, куполов старинных строений, расщелин кирпичных и цементных стен, с отвесных обрывов (Закиров, Худайберганов, 1972).

В Центральной Азии *C. herbacea* Willd. произрастает главным образом в пустынях, полупустынях и степях. В Казахстане он может быть эдификатором, доминантом и субдоминантом, встречаясь как в кустарниковых сообществах (в Киргизском Алатау), так и в фитоценозах с участием эфемеров и эфемероидов. На нарушенных территориях постепенно увеличивает число своих особей, тем самым создавая условия для восстановления популяций других видов и естественных сообществ (Tleuberlina et al., 2023).

В Узбекистане каперсы колючие могут образовывать самостоятельные фитоценозы, но чаще на глинистых, каменистых почвах и галечниках они встречаются в эфемеровых, эфемероидных и других группировках безотносительно к определенной растительной ассоциации (Закиров, Худайберганов, 1972).

В Дагестане каперсы приурочены к опустыненным разнотравно-полынно-злаковым с участием эфемеров и эфемероидов группировкам низменности и древних морских террас, а также к полосе низких предгорий до 400–500 м н. у. м., поднимаясь и выше по местам, подходящим для их расселения (Алексеев, 1979).

Capparis herbacea в Крыму растет вдоль южного и юго-восточного черноморского побережья, на флишевых обнажениях, береговых клифах, абразионных морских террасах, галечниках, скалах, в местах смыва и эрозии почвы (Миронова, 2019), часто обитает на солонцеватых местах (Аггеенко, 1902). Каперсы встречаются также на открытых, хорошо освещенных каменистых, щебнистых и мелкоземистых склонах со степным разреженным травостоем и нагорно-ксерофитной растительностью (Миронова, 2019). Характерными

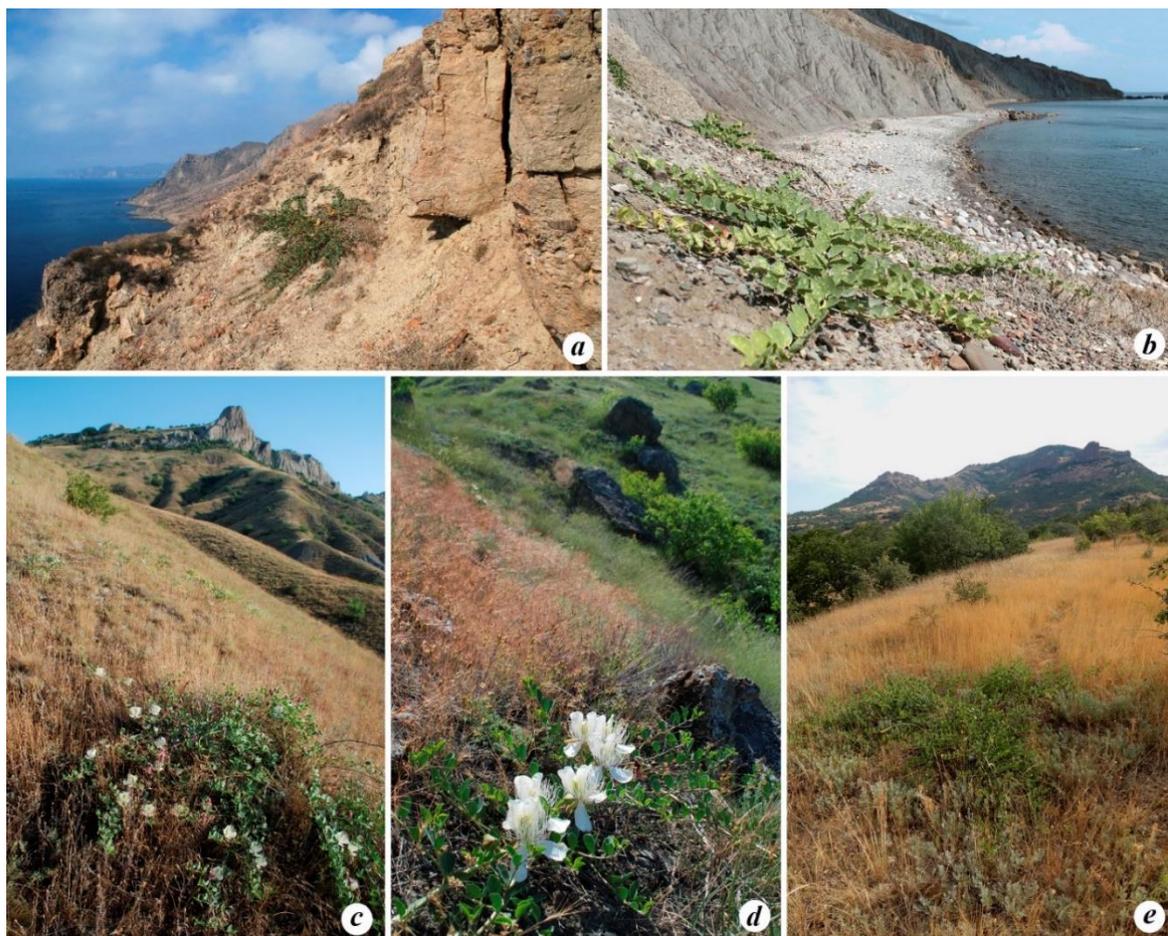


Рис. 2. Типичные местообитания *Capparis herbacea* на южном и юго-восточном побережье Крыма

a – береговые клифы, абразионные морские террасы, скалы, осыпи (п-ов Меганом); *b* – бедленды, галечники, эрозионные участки (Лисья бухта); *c* – щебнистый и мелкоземистый склон с разреженным степным травостоем (хребет Беш-Таш, горный массив Карадаг); *d* – каменисто-щебнистый склон со степной и нагорно-ксерофитной растительностью (мыс Рыбачий, п-ов Меганом); *e* – залежный участок, зарастающий степными травянистыми и древесными растениями (Туманова балка, горный массив Карадаг) (фото *a, c, d, e* – Л. П. Мироновой; фото *b* – Л. В. Знаменской).

местообитаниями *C. herbacea* в Крыму являются нарушенные хозяйственной деятельностью участки: обочины дорог, «бросовые земли», искусственные посадки древесных пород, пустыри, бывшие пашни и выпасы, развалины построек (рис. 2 *a–e*).

Иногда каперсы рассматривают как сорное и рудеральное растение, поскольку они часто произрастают среди богарных культур (возделываемых в засушливых условиях без искусственного орошения), по обочинам дорог, по полотну железных дорог, вблизи человеческого жилья (Акрамов, 1987; Fici, 2014; Vaisova et al., 2021).

Каперсы крайне светолюбивы (*гелиофиты*), при затенении растения дают тонкие побеги с небольшим числом цветочных почек (Дю-Брейль, 1852). В Средиземноморье дождливая весна и жаркое сухое лето с интенсивным дневным светом считаются оптимальными для каперсов (Barbera, 1991; по: Sozzi, Vicente, 2006). На Кавказе, в Кизлярском и Хасаф-Юртском округах Терской области (ныне Дагестан), в особенно дождливые годы (1896), обыкновенно выгоревшая летом растительность начинает пышно развиваться, затеняя и заглушая стелющийся каперсник, задерживая рост побегов и образование цветочных почек, уменьшая его урожайность. Самыми благоприятными в этом регионе так же являются годы с засушливым летом при обильной влаге ранней весной. Наибольший урожай и высокое

качество продукта получают на почвах слабо солончаковых, которые преобладают в указанном районе (Пиралова, 1897).

Каперсы колючие вегетируют с середины апреля до конца сентября, цветут летом, то есть в наиболее жаркий период, когда снижена доступность почвенной влаги (Andrade et al., 1997). Этому способствуют, как будет показано ниже, разнообразные морфологические, анатомические, физиологические, структурные, функциональные, биохимические особенности всех органов, фенотипическая пластичность и генетическая изменчивость, симбиотические отношения и другие свойства растений этого вида.

Морфология. Жизненная форма. Адаптации

Как было отмечено выше, растения *C. spinosa*, особенно subsp. *spinosa*, характеризуются высокой степенью гетерогенности морфологических признаков всех его частей. Морфологические вариации обусловлены различными факторами: фенотипической пластичностью, эколого-географической дифференциацией, топографическими модификациями, процессами гибридизации, возрастными изменениями, климатическими факторами, селекцией культивируемых форм (Москаленко, 1939; Закиров, Худайберганов, 1972; Sozzi, Vicente, 2006; Fici, 2014; Chedraoui et al., 2017; Najafian et al., 2021). Фенотипическая пластичность, по-видимому, имеет адаптивное значение в засушливых, полувзасушливых и континентальных условиях (Fici, 2014).

Изменчива и *жизненная форма*, меняющаяся в зависимости от конкретного местообитания. На основе изучения биоморфологии природных популяций *C. spinosa* на Сицилии установлено, что в соответствии с классификацией К. Раункиера жизненных форм растений по положению и способу защиты почек возобновления в течение неблагоприятного периода (Raunkiaer, 1907), subsp. *spinosa* чаще гемикриптофит, а subsp. *rupestris* – хамефит (Fici, Gianguzzi, 1997; Fici, 2001). По комплексу эколого-морфологических признаков основной тип жизненных форм (биоморфотип) *C. herbacea* в Крыму – безрозеточные стержнекорневые полукустарнички с многоглавым компактным полуподземным каудексом (при относительно постоянном уровне поверхности почвы). Второстепенных биоморфотипов каперсов травянистых в том же районе два: а) полукустарнички с вынужденно надземным каудексом (иногда и надземным основанием главного корня), произрастающие на верхних участках горных склонов, где происходит осыпание или смыв субстрата, и б) полукустарнички с вынужденно подземным каудексом (при погребении особой субстратом на нижних участках горных склонов (Нухимовский, 1997).

Каудекс⁴ как орган вегетативного возобновления и запаса питательных веществ – один из удачных структурных приобретений в процессе эволюционного развития растений, протекавшего в суровых климатических условиях аридных областей (Нухимовский, 1969). Эта увеличенная транзитная область между побегами и корнем улучшает поглощение и способность к накоплению воды (Gan et al., 2013).

Capparis spinosa имеет распростертые, восходящие или свисающие *побеги* от неразветвленных до многоветвленных, длиной до 2(3) м. *Листья* очередные с пластинками округлой, яйцевидной, обратнойяйцевидной, ланцетной или эллиптической формы, усеченные или заостряющиеся на верхушке. *Прилистники* колючие или щетинистые, прямые или загнутые, длиной до 6 мм, в некоторых случаях опадающие. *Бутоны* яйцевидно-овальные, крупные, до 2,5 см длиной. *Цветки* одиночные, пазушные, 4–8 см в диаметре, более или менее зигоморфные, в основном ночные. Чашечка из 4 опадающих при плодах травянистых чашелистиков. Венчик из 4 белых или розовато-белых лепестков. Тычинки многочисленные, до 190, с тычиночными нитями длиной до 5 см и пыльниками длиной 1,3–2,5 мм. *Плоды*

⁴ Термин «каудекс» известен с долиннеевских времен (Нухимовский, 1968). Каудекс – это многолетняя компактная побеговая часть (иногда, при погребении субстратом, вынужденно более-менее удлиняющаяся), как правило, в течение всей жизни мультирепродуктивного растения связанная с главным стержневым корнем (Нухимовский, 1969, 1997).

эллипсоидные или иной формы, раскрывающиеся, на длинном карпофоре, с красной или желто-зеленоватой мякотью и многочисленными семенами (Флора европейской части СССР, 1979; Fici, 2014). У одной и той же особи часто наблюдается поразительная изменчивость размеров и формы цветков (Fici, 2001), а колючек (видоизмененных прилистников) может вовсе не быть (Роллов, 1908; Lozano Puche, 1977).

Capparis spinosa subsp. *spinosa* лучше адаптирован к засушливым континентальным условиям, чем subsp. *rupestris*. Он имеет укороченный период вегетации, всегда высыхающие зимой, более распротёртые и разветвленные побеги большей длины, что свидетельствует о повышенной скорости роста, сохраняющиеся (неопадающие) прилистники и другие особенности (Fici, Gianguzzi, 1997; Fici, 2001). В Средиземноморье кусты каперсов достигают высоты 30–50 см, но старые экземпляры могут вырастать до 80 см и занимать площадь 15 м² (Sozzi, 2001). В Джизакском районе Узбекистана, где сосредоточены большие заросли мощного каперса, его кусты покрывали площадь до 5 м² (Худайбергенов, 1959).

Интересно, что в Узбекистане обнаружены 6 форм вида, отличающихся предпочтительными местами обитания, морфологическими параметрами всех органов, степенью их ксероморфности и вкусовыми качествами плодов. Крупноплодная форма (f. *megacarpa*) характеризовалась мощными кустами, занимающими площадь 5–6 м², имела до 80 побегов длиной до 3 м и каудекс диаметром до 10 см. Такие мощные растения находили на равнинах с буйной растительностью вблизи дорог, рядом с поливными землями, на почве с неглубоким залеганием грунтовых вод (Закиров, Худайбергенов, 1972).

На адырах (холмисто-увалистых предгорьях) южной Ферганы (Арсиф, Саткак, Чимган, Алтыарык) высотой 500–700 м н. у. м. на одном кусте формировалось в среднем 9–14 генеративных побегов (Obidov, 2023a). В той же республике старый, вегетировавший много лет, мощный куст, обитавший на обрыве, обладал 69 побегами (Закиров, Худайбергенов, 1972). В естественных условиях Ташкента в середине июля у средневозрастных генеративных особей длина побегов достигала 4 м (Vaisova et al., 2021).

В холодной пустыне долины Спити (Индия) в среднем растения имели 26 (от 7 до 47) побегов длиной 94,9 см и занимали площадь 4,24 м² (Singh et al., 1992). На Сицилии у *C. spinosa* subsp. *spinosa* среднее число побегов первого порядка на растениях, произрастающих на глинистой почве равнины, было 12,5, на каменистой почве склона – 42,6, а побегов второго порядка – соответственно 38,9 и 19,7 (Fici, 2001).

Capparis spinosa – стеногидрический ксерофит⁵ с высокоспециализированной проводящей тканью, который летом практически не конкурирует за воду с другими видами средиземноморского региона (Rhizopoulou et al., 1997; Psaras, Sofroniou, 1999; Gan et al., 2013).

Корень *C. spinosa* стержневой, деревянистый, ветвистый, покрыт толстой корой. Глубина проникновения корней обычно 8–10 м и более, до 15–18 м, что позволяет получать влагу, как фреатофиту, из глубоких горизонтов; площадь ризосферы 2–4 м² (Закиров, Худайбергенов, 1972; Singh et al., 1992; Özkahraman, 1997; Sozzi, 2001). В Греции корни дикорастущих растений *C. spinosa* проникли в трещины пемзового субстрата, достигли в подземной среде древних катакомб острова Милос глубины 20 м и использовали воду, находящуюся в глубоких слоях почвы (Rhizopoulou, Kapolas, 2015).

В Узбекистане длина корня растений первого года жизни была в 7 раз больше длины стебля, а масса – в 5 раз. Первые 2–3 года подземная часть каперса опережает рост надземных органов, что спасает растения от нарушения гидрологического баланса. Лишь на 4–5(6) год развивается мощная надземная часть (Закиров, 1936). В холодной пустыне долины Спити (Индия) биомасса корневой системы (65,33 %) превышала надземную биомассу (34,66 %). Корневая система одного растения в этом районе может связывать почву на площади до 3,43 м² благодаря сильным боковым корням. Коэффициент конусности (степени сужения боковых

⁵ Г. Вальтер (1968) по возрастающей гидростабильности выделяет ксерофиты малокофильные (мягколистные), склерофильные, стеногидрические и суккуленты.

корней) варьировал от 0,42 до 1,04, что само по себе является показателем мощной корневой системы (Singh et al., 1992).

Для *C. spinosa*, выросшего в пустыне провинции Синьцзян в Китае, показаны (с использованием в качестве контроля семян, культивируемых *in vitro*) *анатомические адаптации* к условиям засухи корней, листьев и стеблей (Gan et al., 2013).

Е. Левизей с соавторами (Levizou et al., 2004) объясняют способность *C. spinosa* поддерживать удовлетворительный водный баланс при ограниченных водных ресурсах в Греции двумя факторами. Во-первых, глубиной (Sozzi, 2001) и плотной (Rhizopoulou, 1990) корневой системой, составляющей летом 65 % от общей биомассы (Singh et al., 1992). Во-вторых, анатомическим строением древесины корня и стебля, способствующим высокой гидравлической проводимости (Psaras, Sofroniou, 1999). Благодаря эффективной системе подачи воды устьица остаются открытыми в течение дня и сезона роста, что приводит к усилению *эвапотранспирации* с сильным охлаждающим эффектом и, в отличие от ксерофитов других типов, позволяет эффективно использовать высокую освещенность в течение всего сезона роста, не проявляя никаких симптомов устойчивого фотоингибирования.

В Китае *C. spinosa*, по сравнению с другими пустынными растениями (*Alhagi sparsifolia*, *Tamarix ramosissima* и *Haloxylon ammodendron*), встречающимися в схожих условиях, так же имеет более высокую устьичную проводимость, скорость транспирации, чистую скорость фотосинтеза и эффективность использования воды; помимо этого, он обладает замечательной способностью поглощать воду из окружающей среды (Zuo et al., 2012).

Для растений рода *Capparis* характерен С3 тип *фотосинтеза* (Sozzi, 2001). В Греции *C. spinosa* усваивает в 3,4 раза больше CO₂ на 1 м² в период роста, чем другие виды в экосистемах Средиземноморья. Таким образом, каперсы показывают исключительную производительность фотосинтеза в самый стрессовый период года, поэтому они играют важную роль в стабильности и динамике средиземноморских экосистем (Levizou et al., 2004).

Основной экологический фактор, влияющий на цветение кустов каперсов, – температура, а также влажность воздуха. В Узбекистане массовое цветение приходится на июль – самый жаркий и сухой месяц (Закиров, Худайберганов, 1972; Vaisova et al., 2021). В Средиземноморье наблюдали положительную корреляцию между температурой и продуктивностью бутонов (Luna Lorente, Pérez Vicente, 1985), она максимальна в самые жаркие периоды и ниже в начале и конце сезона (Barbera et al., 1991).

Исследованы *структурные и функциональные особенности ночных цветков C. spinosa*. Отмечается, в частности, что площадь венчиков каперсов (28±2 см²) больше, чем у других растений, цветущих в Средиземноморье летом, и может считаться улучшенным оптическим сигналом для посещений опылителями (Rhizopoulou et al., 2006).

У *C. spinosa* в Тбилисском ботаническом саду и его окрестностях (Грузия) (Shakarishvili, Osishvili, 2013) и в засушливой пустыне северного Синьцзяна (Китай) (Zhang, Tan, 2008) наблюдали наличие как мужских, так и обоеполюх цветков на одном растении (андромоноэция – редкое явление у цветковых растений). В Грузии число двух цветочных морф, формировавшихся на каждой особи ежедневно, было лабильно, а в пустыне Китая ежедневно образовывалось больше мужских цветков, чем обоеполюх в популяции. Обычно и мужские, и гермафродитные цветки раскрываются вечером после захода солнца. Цветение ночное и длится 16–20 часов, после чего цветки начинают увядать. Андромоноэция привлекает больше опылителей и способствует как самоопылению, так и перекрестному опылению, тем самым увеличивая частоту ауткроссинга (неродственного скрещивания) и обеспечивая репродуктивный успех *C. spinosa* в экстремальных условиях пустыни (Zhang, Tan, 2008, 2009). Именно температура воздуха ниже 30 °С и успешное перекрестное опыление, а не свет и относительная влажность, ограничивают как время и продолжительность ночного цветения, так и соотношение мужских и гермафродитных цветков на одном растении. Соотношение мужских и обоеполюх цветков колеблется от 0,5 до 2,6 в течение периода цветения (Shakarishvili, Osishvili, 2013). Андромоноэцию изучали также у *Capparis ovata* Desf. в Турции (Özbek, 2023).

В ботаническом саду Турфана (Синьцзян, северо-западный Китай) исследованы репродуктивные характеристики *C. spinosa* на разных стадиях цветения длительностью около пяти месяцев. Выявлены два его пика и значительные различия в морфологии и соотношении тычиночных и обоеполых цветков в разные периоды цветения. Авторы пришли к выводу, что эти адаптации у *C. spinosa* обеспечивают постоянное поступление пыльцы, контроль за плодоношением и объясняют, таким образом, феномен продолжительного цветения вида (Yang et al., 2014).

Онтогенез. Структура ценопопуляций

Изучением биологии развития (онтогенеза) *C. spinosa* и структуры ценопопуляций с разной степенью подробности занимались немногие авторы (Закиров, 1936; Худайберганов, 1959; Нухимовский, 1969, 1997; Закиров, Худайберганов, 1972; Isagaliev et al., 2020; Исагалиев, Обидов, 2021; Vaisova et al., 2021; Obidov, 2023a). Биология прорастания семян, особенности развития ювенильных растений, динамика формирования корневой системы и куста *C. spinosa* 1–3 года вегетации на экспериментальных участках и в природе (Узбекистан) исследованы К. З. Закировым и Р. Худайбергановым (1972), ниже кратко излагаем полученные ими результаты.

Семена одного и того же сбора и плода прорастают в различное время, что рассматривается как приспособление, направленное на сохранение вида при неблагоприятных условиях прорастания. Период появления всходов каперса колючего в год посева длился 3–4 месяца и более как на поливных участках и на экспериментальном богарном участке, так и в естественных условиях. Всхожесть семян в первый год после посева без их предварительной обработки (для повышения всхожести) была очень низкой – 0,5–2 %. Четырехлетние наблюдения показали, что в естественных условиях семена каперса, обработанные разными способами, в первый год прорастают не все (от 3 до 30 %), и прорастание растягивается на 2–4 года и больше. В достаточно влажных условиях комнатного парника из необработанных семян за 4 года эксперимента появилось 73 % всходов. Прорастание семян надземное (Закиров, Худайберганов, 1972).

В возрасте 30 дней стебель несет 5–6(8) листьев, а прилистники, ранее оставшиеся недоразвитыми, постепенно приобретают вид маленьких коллечек. Стебель достигает 8–10 см длины, главный корень углубляется в почву до 23 см, разветвляясь на множество боковых корней 2-го и 3-го порядков. В возрасте 3 месяца корни древеснеют до одной трети своей длины (Закиров, Худайберганов, 1972).

На первом году жизни максимальный прирост побегов приходился на самый жаркий месяц – июль. На втором и третьем году интенсивный рост был в мае; в июне и июле темпы роста снизились. Замедление роста вегетативных органов в указанное время объясняется цветением и плодоношением каперсов, начиная со второго года. В условиях культуры на первом году жизни, в июле, зацвели лишь 5 % особей. На втором году вегетации эти же растения и растения, не цветшие в предыдущий год, начали цвести в первых числах мая. При выращивании каперса на поливных участках растения на первом году жизни не вступали в генеративную фазу (Закиров, Худайберганов, 1972).

В естественных условиях адыров южной части Ферганской долины М. Т. Исагалиев и М. В. Обидов (2021), руководствуясь работой О. В. Смирновой и др. (1976), выделили следующие начальные возрастные состояния *C. spinosa*.

Прегенеративный период. Прорастание семян происходит в начале апреля. *Всходы* имеют 2 семядоли; корни длиной 12–14 см, разветвленные до 2 порядка. В конце мая – начале июня 80–85 % растений высотой 5–7 см переходят в *ювенильную стадию*, характеризующуюся усыханием семядолей и наличием 3–4 листьев, главный корень 20–22 см, разветвленный до 2–3 порядка. С середины июня растения вступают в *имматурную стадию*; они имеют высоту 15–20 см и главный корень до 50 см, разветвленный до 4-го порядка. В конце июня – начале июля 60–70 % имматурных растений переходят в *виргинильную (взрослую вегетативную) стадию*, характеризующуюся наличием шипов

(колючек), длиной главного побега 40–80 см с ветвлением до 2 порядка, длиной главного корня (утолщающегося до 4–5 мм в диаметре) около 1 м с ветвлением до 3–4 порядка. Большинство ювенильных и иммагурных особей, раздавленные скотом, гибнут. После зимнего покоя в начале мая следующего года в виргинильную стадию переходят 10–15 % растений (Исагалиев, Обидов, 2021).

Генеративный период начинается в первый год только у 15–20 % растений, у остальных – на второй год жизни. В естественных условиях у *средневозрастных генеративных* растений в среднем на одном кусте имеется 9–14 генеративных побегов длиной 70–170 см, ветвление до 2–3 порядка. Плодоношение длилось с июня по октябрь (Исагалиев, Обидов, 2021; Obidov, 2023a).

Начальные этапы онтогенеза *C. spinosa* в условиях эксперимента (Ташкентский ботанический сад, Узбекистан) с целью введения в культуру прослежены Г. Б. Ваисовой с соавторами (Vaisova et al., 2021) по методике Т. А. Работнова (1950) и И. Г. Серебрякова (1962). Все прегенеративные состояния рассматриваются ими в составе виргинильного периода. Массовое прорастание семян происходило в середине апреля. Состояние *всхода* (растения только с двумя семядолями) длилось 15–20 дней. В *ювенильной стадии* (середина июня) прилистники начали приобретать вид шипов (колючек). В начале июля растения достигали 5–6 см, разветвление корней длиной 1–3 см до 3 порядка. Ювенильная стадия длилась ровно 4 месяца (с мая по конец августа). В *иммагурном состоянии* растения имели только один главный побег с несколькими ветвями второго порядка. Длина стержневого корня составляла 15–20 см, а нескольких боковых корней 7–10 см, стебля – 30–35 см.

По данным этих авторов, виргинильный период первого года длился 160–165 дней, до конца сентября.

Генеративный период наступил лишь на второй год жизни, в мае, причем только у 30 % растений. Массовое цветение продолжалось 3,5–4 месяца. В начале июля отмечено созревание плодов, которое длилось до конца сентября. На одном растении наблюдали одновременное появление бутонов, цветков и плодов. Длина побегов отдельных двулетних экземпляров была до 70–80 см. В естественных условиях Ташкента, в середине июля, у *средневозрастных генеративных* особей она достигала 4 м. В октябре при температуре +16 °С–17 °С листья усыхали, а надземная часть отмирала (Vaisova et al., 2021).

Основные этапы жизни каперсов травянистых в Крыму (Карадагский горный массив) прослежены Е. Л. Нухимовским (1969, 1997). Отмечается, в частности, что цветение в этом районе происходит, чаще всего, на 3–5 год, в единичных случаях особи зацветают на первом году вегетации, а в отдельные годы в цветении могут быть перерывы.

Заложение и развитие зимующих вегетативных почек – основа формирования куста каперсов. Динамика этого процесса подробно рассмотрена К. З. Закировым и Р. Худайбергановым (1972). Почки возобновления закладываются в пазухах листьев после образования второго и третьего междоузлий, в том числе в пазухах семядолей. В дальнейшем они образуют первые, самые нижние боковые побеги. К концу первого года вегетации куст каперса состоит только из одного основного побега с несколькими, редко до 28, второго, изредка третьего, порядка. В нижней части этого побега у корневой шейки и вокруг нее⁶ мутовкой закладывается 3–5, реже 7, зимующих почек возобновления, а в следующем году из этих почек отрастают новые побеги, однако в рост могут трогаться не все почки. С возрастом число заложённых почек увеличивается: на одно-, двух- и трехлетнем растении одновременно

⁶ Так формируется зона кушения. Однако понятие «зона кушения» в этой публикации не используется. С научной точки зрения термин «корневая шейка» применен неудачно. Корневая шейка – нижняя граница гипокотила, а зона кушения у каперсов – основание побеговой части растения (от семядольного узла и выше) с компактным расположением пазушных почек, формирующаяся с момента образования двух и более побегов возобновления, то есть побегов кушения. Образование придаточных почек на корневой шейке и гипокотиле у каперсов сомнительно.

закладывается 3(10)–15(30) зимующих почек, а на взрослой многолетней особи – до 70 (Закиров, Худайбергганов, 1972). В естественных условиях Ташкента на одном кусте средневозрастных генеративных особей в декабре 2020 года насчитывали до 50 почек возобновления (Vaisova, 2021). Сухие остатки прошлогодних стеблей остаются не отделенными от каудекса. Они через несколько лет могут образовать слой, достигающий высоты более одного метра и препятствовать отрастанию молодых генеративных побегов текущего года (Худайбергганов, 1959).

Надземная часть растений в первый и последующие годы на зиму отмирает почти полностью, остаются лишь незначительные основания побегов (1–3 см), которые зимуют; они несут почки возобновления, заложившиеся летом (июль – август). На каудексе старых экземпляров каперса можно найти десятки остатков неполностью отмерших побегов. Диаметр нижней части каудекса у таких особей достигал 20 см, а средней – 30 см (Закиров, Худайбергганов, 1972).

Во всех возрастах, как в естественных условиях, так и в культуре, на корнях каперса придаточные почки не образуются (Закиров, Худайбергганов, 1972), то есть авторы не наблюдали развития корневых отпрысков.

Продолжительность жизни каперсов свыше 50 лет (Губанов и др., 1976).

Таким образом, семена каперсов обладают свойством растянутого на несколько лет прорастания. *C. spinosa* имеет относительно короткий ювенильный (прегенеративный, или виргинильный, согласно современным представлениям) период (Закиров, Худайбергганов, 1972; Sozzi, Vicente, 2006; Vaisova et al., 2021) и продолжительное (десятилетия) средневозрастное состояние генеративного периода (Вайсова, 2022). В первый год вегетации в природных условиях (то есть при отсутствии полива) быстрое развитие корня сильно контрастирует с крайне малым приростом надземной части. Лишь на 4–5(6) год развивается мощная надземная часть растения (Закиров, 1936; Lozano Puche, 1977). В течение первого года куст каперсов чувствителен к нехватке воды (Barbera, Di Lorenzo, 1984). При увеличении числа поливов усиливается рост надземной и замедляется – подземной части. В естественных условиях генеративный период наступал на втором году жизни (Закиров, Худайбергганов, 1972; Исагалиев, Обидов, 2021; Obidov, 2023a). На поливных экспериментальных участках в первый год жизни растения не вступали в генеративную фазу, а зацвели только на второй год (Закиров, Худайбергганов, 1972; Vaisova et al., 2021).

В ряде областей Узбекистана ценопопуляции *C. spinosa* были нормальные, но неполночленные (Isagaliev et al., 2020; Исагалиев, Обидов, 2021; Вайсова, 2022). Длительное пребывание в средневозрастном генеративном состоянии позволяет считать, что характерный спектр ценопопуляций этого вида – центрированный, с максимумом средневозрастных генеративных растений (Вайсова, 2022). Отсутствие в некоторых ценопопуляциях «молодых» групп и максимум старых генеративных особей связаны с нерегулярностью семенного возобновления, засухами и с интенсивным выпасом скота (Vaisova et al., 2021; Вайсова, 2022). Лишь на адырах южной части Ферганской долины взрослых нецветущих растений было в 5–10 раз больше, чем сенильных, что позволило сделать вывод о возможности регулярного сбора сырья в этом районе (Isagaliev et al., 2020, 2022; Исагалиев, Обидов, 2021).

Способы размножения

Материалы по семенному и вегетативному размножению каперсов колючих, полученные в разных странах, обобщены и проанализированы рядом ученых (Sozzi, Vincente, 2006; Chedraoui et al., 2017; Sottile et al., 2020, 2021).

Семенное размножение. В Средиземноморье каждый плод содержал до 400 семян (Sottile et al., 2021), а тысяча семян весила 6–8 г (Sozzi, Vicente, 2006). В Узбекистане в одном плоде в среднем находили 220–235 семян, масса 1000 семян составляла 7,25 г (Исагалиев, Обидов, 2021; Isagaliev et al., 2022).

Семена *C. spinosa* прорастают через 25–50 дней (Barbera, 1991; по: Chedraoui et al., 2017), их всхожесть низкая. Для прорастания семян в естественных условиях требуется прогревание

почвы до 27–30 °С (но не ниже 18 °С) даже при потере почвой эффективной влажности (Закиров, Худайберганов, 1972). Неудовлетворительное размножение каперсов семенами связано со слабой всхожестью (глубоким физиологическим покоем), твердой оболочкой, степенью зрелости семян, развивающейся слизью при контакте с водой и другими факторами. На всхожесть семян влияют также расположение плодов на растении, масса плода, срок хранения семян. Самый высокий процент всхожести (более 90 %) был получен в течение 30 дней после сбора семян (Pascual et al., 2003; Sottile et al., 2021). Для активизации прорастания семян применяют механическую и химическую скарификацию, холодную стратификацию, различные стимуляторы, замачивание. После холодной стратификации под землей с декабря по март всхожесть составила 70–80 % (Vaisova et al., 2021). Недавно предложенный метод предпосевной обработки семян грибом *Aspergillus terreus*, обладающим целлюлолитической (целлюлозоразрушающей, целлюлазной) активностью, обеспечивает всхожесть семян до 92–93 % (Khamraeva, 2021). Хранение семян при температуре 4 °С и низкой относительной влажности почвы обеспечивает всхожесть некоторых из них и на второй год (Закиров, Худайберганов, 1972; Lozano Puche, 1977; Barbera, Di Lorenzo, 1984; Vaisova et al., 2021), а иногда, по наблюдениям ряда авторов, на третий и более с постепенным ее снижением (Sottile et al., 2021). Для масштабного выращивания каперсов используют в основном семенной способ размножения (Sottile et al., 2020).

Вегетативное размножение. Размножение возможно разделением каудекса на части, черенкованием, окоренением наклоненных ветвей, прививкой и через микроразмножение *in vitro* (культуру тканей). Первый способ проводят в период вегетативного покоя, но при этом требуется полив (Москаленко, 1939; Закиров, Худайберганов, 1972; Lozano Puche, 1977). Более надежно укоренение весной наклоненных и присыпанных землей побегов (то есть отводками) (Дю Брейль, 1852). При культивировании каперсов полуодревесневшие черенки средней твердости можно собирать и высаживать в августе и сентябре, но приживаемость их низкая (менее 30 %) (Lozano Puche, 1977), для повышения эффективности используют специальную обработку черенков (Sottile et al., 2021). Ряд исследователей из разных стран провели успешное микроразмножение *C. spinosa in vitro*, что является перспективным подходом для выделения высокоурожайных линий и может служить потенциальным источником биологически активных веществ. Это важно и для сохранения редких и исчезающих видов природной флоры (Сафразбекян, 1990; Carra et al., 2012; Chedraoui et al., 2017; Sottile et al., 2020; Вахабова и др., 2021; Koufan et al., 2022).

Биологическая продуктивность

Урожайность *надземных частей C. spinosa* в воздушно-сухом состоянии в Ферганской долине (Наманганская область, Узбекистан) в формации *Artemisieta sogdianae* на щебнисто-каменистых почвах составила 269 кг/га, возможная ежегодная заготовка оценена в 50 кг/га (Имомов и др., 2021). Осенью в плотных зарослях каперса скошенные одревесневшие побеги, чаще вместе с каудексами, давали до 10000 кг сухой массы, используемой в качестве топлива (Худайберганов, 1959). Максимальный урожай *кормовой*, то есть поедаемой скотом, сухой массы (Узбекистан) может составлять до 2500 кг/га (Закиров, Худайберганов, 1972).

Дикорастущее растение в Испании дает 2–3 кг *бутонов* в год (Lozano Puche, 1977). В условиях естественного произрастания один взрослый куст образует за лето в среднем 225 г бутонов, что в пересчете на 1 га составляет до 2250 кг зеленых бутонов (Закиров, Худайберганов, 1972). В Крыму, около Судака, в районе Коз (ныне Солнечная Долина, городской округ Судак), один куст каперса в течение лета формировал 50–100 г бутонов, годных для консервирования (Стрельников, 1936). При поливе продуктивность бутонов может быть в 2–3 раза выше, чем в его отсутствие, но растение приобретает склонность к заболеваниям (Sozzi, Vicente, 2006).

В Узбекистане на одном кусте каперса за вегетационный период образуется в среднем 1500 *цветков* (Закиров, Худайберганов, 1972). У средневозрастных генеративных особей в фазе массового цветения в естественных условиях города Ташкента на одном кусте

формируется от 35 до 40 цветков (Vaisova et al., 2021). В крупнотравно-эфемеровых сообществах Узбекистана, в зоне адыр (предгорий), на одно растение за сезон приходилось 299 цветков каперсов (Хамидов, 1987).

По данным С. С. Москаленко (Москаленко, 1939), в Узбекистане на одном кусте *C. spinosa* насчитывали до 300 созревших плодов. На мощных растениях каперсов в той же республике вблизи поливных земель, а также при неглубоком залегании грунтовых вод, на каждом растении имелось до 500 крупных плодов (Закиров, Худайбергенов, 1972).

Интересно, что в Узбекистане упомянутые выше 6 форм вида имели разную урожайность плодов. Так, у формы с эллиптически яйцевидными плодами (f. *elliptica*) урожайность некоторых старых кустов за вегетационный период достигала 3000 плодов. У узкоплодной формы (f. *stenocarpa*) за вегетационный период на одном кусте развивалось до 170 плодов, а экспериментальные растения семенного происхождения на третьем году давали до 100 плодов. Одна особь крупноплодной формы (f. *megacarpa*) образовывала до 5000 плодов. Средний вес плодов этих 6 форм каперса варьировал от 7 до 17 г, максимум – 30 г у f. *megacarpa* (Закиров, Худайбергенов, 1972).

В том же регионе на эродированных аллювиально-пролювиальных каменисто-галечниковых породах Ферганской долины один куст *C. spinosa* с июня по октябрь дал в среднем более 80 плодов на адырах (холмах) Чимион, 180–210 на адырах Арсиф и Саткак (Исагалиев, Обидов, 2021; Obidov, 2023a). В Туркмении число плодов на крупной особи достигало 500 штук, средний вес плода в сухом состоянии без наружной части околоплодника был 5–10 г (Шалыт, 1951). В Индии, в естественных сообществах *C. spinosa*, среднее число плодов на растении было 35,0 (Singh et al., 1992).

Урожайность семян в условиях богарной культуры (Узбекистан) у небольшой части плодоносящих в первый год растений составляла 100 г семян на одну особь; на третьем году вегетации каждое растение давало в среднем 250 г семян. В естественных условиях со старых экземпляров было собрано до 500 г и более семян (Закиров, Худайбергенов, 1972).

Консортивные связи и межвидовые биотические отношения

По наблюдениям К.З. Закирова и Р. Худайбергенова (Закиров, Худайбергенов, 1972), из многочисленных семян каперсов колючих, опадающих под родительский полог в естественных условиях и в опыте грунтовых посевов, прорастает очень небольшая часть (от 0,5 до 2%), и всходы под ним всегда единичные. Это можно объяснить расходом значительной части семян на питание птиц, муравьев и других видов животных. Семена распространяются голубями, горлицами, скворцами, кекликами, ежами, барсуками, шакалами, дикобразами и другими животными, что показало вскрытие их пищеварительного тракта. Мелкие нераскрывшиеся высохшие плоды от самых поздних цветков находили в гнездах диких голубей как материал для устройства гнезд. Муравьи растаскивают эти семена, способствуя их заносу в самые неожиданные места (трещины стен, купола старинных строений и тому подобное). Однажды из муравейника было извлечено до 1,5 кг семян каперса. Некоторые из них прорастают, поэтому возле муравейников часто встречаются его сеянцы. Отмечается, что на одной особи крупноплодной формы (f. *megacarpa*) все развившиеся зрелые плоды (до 5000) уничтожали животные.

В безводной пустыне Южного Устюрта (Туркмения) сочные листья и молодые побеги каперсов отлично поедаются джейранами, благодаря чему животные могут долго обходиться без водопоя на безводных пастбищах. Кормовая масса в рубце джейранов в июле и августе на 50–60% состояла из листьев и веточек каперсов (Кормовые растения..., 1940). Около каперсников, особенно в Восточном Закавказье, «любят ютиться змеи, которые чрезвычайно лакомы до молодых его огурчиков (плодов)» (Пиралова, 1897, с. 103; Роллов, 1908).

По данным разных авторов, в Средиземноморье сочные плоды поедаются птицами, такими как *Sylvia conspicillata*, *Oenanthe leucura* и *Chlamydotis [undulata] macqueenii*, которые разносят семена на значительные расстояния. Муравьи-жнецы, ящерицы, подобные *Lacerta lepida*, крысы и кролики питаются плодами и уносят их фрагменты вместе с твердыми

семенами (Sozzi, Vicente, 2006; Sottile et al., 2021). В Китае (Синьцзян-Уйгурский автономный район) 85 % общей биомассы, потребляемой ящерицей *Teratoscincus roborowskii*, составлял *C. spinosa*. Семена этого растения, прошедшие через пищеварительные тракты ящериц, прорастали быстрее, попадая к тому же непосредственно в микросреды обитания, благоприятствующие их прорастанию (Yang et al., 2021).

В Средиземноморье аромат зрелых каперсов привлекает рабочих ос семейства *Vespidae*. В естественных местах их произрастания осы строят свои гнезда; период жизни ос (только одно лето) совпадает с периодом созревания плодов каперсов. Осы съедают мякоть и уносят ее фрагменты вместе с семенами, таким образом, выступая в качестве агентов распространения. Такую же функцию выполняют муравьи и ящерицы (мирмекохория и зоохория соответственно) (Vigni, Melati, 2013). У непереваренных семян повышается проницаемость семенной оболочки и, в конечном итоге, увеличивается всхожесть (Sottile et al., 2021).

Все каперсовые – перекрестно опыляемые энтомофильные растения. Главными опылителями являются пчелиные, привлекаемые запахом, обилием пыльцы и нектара в цветках. Эти растения опыляются также в ночное время бабочками (Красная книга Республики Крым, 2015).

Цветки *C. spinosa* раскрываются в сумерках, пахнут и остаются открытыми в течение ночи, предоставляя нектар и пыльцу именно в период активности некоторых опылителей (Rhizoroulou et al., 2006). В пустыне северного Синьцзяна (Китай) посетителями цветков были 7 видов перепончатокрылых и чешуекрылых насекомых. Основные опылители *C. spinosa* – крупные пчёлы-плотники (*Xylocopa valga* Gerst и *X. sinensis* Wu) (Zhang, Tan, 2008, 2009).

А. Кантса с соавторами (Kantsa et al., 2023) на основе инструментального анализа сенсорных связей каперсов с посетителями цветков на острове Лесбос (Греция) и обзора многочисленных литературных данных сделали заключение о том, что *C. spinosa* действительно эволюционировал в (суб-)тропической полузасушливой зоне, где ночные бражники были ключевыми опылителями. В дальнейшем система опыления стала бинарная. По данным этих авторов, в настоящее время цветки каперсов опыляются преимущественно крупными пчелами-плотниками (*Xylocopa olivieri* и *X. violacea*), посещающими их в 8 раз чаще, чем бражники (*Theretra alecto* и другие виды). Пчёлы-плотники и медоносные пчёлы (*Apis mellifera*) посещают цветы на закате и на рассвете. Для привлечения пчёл-плотников не потребовалось никаких фенотипических изменений, поскольку цветение *C. spinosa* совпадает по времени с активностью пчел. Интересно, что парадоксальным образом сохранились: а) фенотипическая ориентация цветков на непостоянного опылителя (бражников) и б) сенсорные сигналы (морфология цветка, время цветения, выработка нектара и азотсодержащих летучих органических соединений). Такая расточительность ресурсов в аридных условиях оказалась возможной благодаря экофизиологическим адаптациям (уже указанным выше): глубокой корневой системе, обеспечивающей постоянный доступ к воде и связанности корней с азотфиксирующими бактериями. Все это делает *C. spinosa* необычным растением с точки зрения экологии опыления. Примечательно, что медоносные пчёлы, также посещающие цветки, целенаправленно искали пыльники, не касаясь рыльца, это позволяет их считать похитителями пыльцы, а не опылителями *C. spinosa*. Кроме того, во всех популяциях цветки всю ночь посещали, по меньшей мере, три вида муравьёв, которые собирали нектар, не касаясь репродуктивных органов (Kantsa et al., 2023).

Связь корневой системы *C. spinosa* с азотфиксирующими бактериями позволяет произрастать на почвах с низким плодородием (Andrade et al., 1997). В Марокко, в ризосфере под взрослыми растениями *C. spinosa*, обнаружены многочисленные морфотипы арбускулярных микоризных грибов и экспериментально показана их роль в повышении эффективности роста, усвоении питательных веществ и устойчивости корневой системы каперсов (Bouskout et al., 2025). В последние годы рядом исследователей в Иране из образцов здоровых листьев, стеблей и корней *C. spinosa* выделены несколько видов эндофитных грибов, симбиоз с которыми важен для устойчивости растений к биотическим и абиотическим стрессам (Karimzadeh et al., 2024).

Хозяйственное значение

Характерной особенностью *C. spinosa* является широта его использования в разных областях: в пищевой и косметической промышленности, народной и современной медицине, фармацевтике (Obidov, 2023б).

Пищевое значение. *Capparis* spp. потреблялись человеком в пищу от 18 000 до 17 000 лет назад, чему существуют прямые доказательства (Sozzi, Vicente, 2006). Каперсы – традиционное пищевое растение в кухне Средиземноморья, Ближнего, а также некоторых народов Среднего Востока и Кавказа. С. С. Москаленко (1939) образно назвал каперсы «овощем пустыни». В пищу используют соленые и маринованные нераскрывшиеся цветочные бутоны (собственно коммерческие «каперсы» – наиболее важный продукт), а также молодые и спелые плоды, верхушки побегов. Бутоны и плоды служат пряной приправой в соусах и салатах, из семян извлекают пищевое масло. Существует около 400 рецептов, включающих каперсы и множество описаний технологии повседневного (бытового) и промышленного производства продуктов с их участием (Пиралова, 1897; Sozzi, Vicente, 2006). Они являются источником самых разнообразных ценных питательных веществ: 100 г плодов содержат 67 мг кальция, 65 мг фосфора, 9 мг железа и 24,5 г белка и другие компоненты (Chedraoui et al., 2017). Из одной тонны плодов можно получить около 50 кг сахара и 200 кг пищевого масла (Закиров, Худайберганов, 1972).

Основные заросли каперсов на территории бывшего СССР были сосредоточены в Таджикистане, Узбекистане и в Туркмении. Засоленные в кадучках бутоны в 1900–1915 годы вывозили в Астрахань, Горький (теперь Нижний Новгород), Москву (Москаленко, 1939). По сообщению М. П. Петрова (1942), замаринованные бутоны давно уже употребляются как приправа, являются предметом торговли и поступают из Закавказья, Крыма и Дагестана на рынки Горького, Москвы и прочих городов. А. А. Гроссгейм писал, что до революции в Дагестане (Россия) в районах Кизляра и Хасавюрта заготавливали до 70 т цветочных бутонов, а Консервтрест Армении налажил промышленный выпуск консервов из каперсов. Отмечалась возможность значительного расширения каперсовой промышленности в Закавказье, особенно в Азербайджане и Армении (Гроссгейм, 1952). В 1970–1972 годы Кизлярский консервный завод (Дагестан) сделал попытку выпустить в продажу маринованные каперсы, однако она не была реализована (Алексеев, 1979). В Крыму в конце XIX века каперсы были предметом особого промысла. В больших количествах – до 500 пудов (свыше 8 т) в год их заготавливали в окрестностях Судака (в Козе – ныне Солнечная Долина, городской округ Судак) (Агтеенко, 1902). В настоящее время в пищевых целях используют преимущественно дикорастущие каперсы (Sottile et al., 2021).

Биохимический состав и лекарственное значение. Благодаря богатому биохимическому составу *C. spinosa* рассматривают как растение с высоким потенциалом для разработки функциональных продуктов питания – нутрицевтиков, либо обладающих выраженной биологической активностью (парафармацевтиков) и собственно фармацевтических препаратов (Anwar et al., 2016; Sun et al., 2023). Среди видов растений рода *Capparis*, *C. spinosa* признан наиболее богатым источником широкого спектра лекарственных соединений с доказанным фармакологическим действием (Anwar et al., 2016). Биохимический состав различных частей растения (побегов, листьев, корней, цветочных почек, цветков, плодов, и семян) интенсивно изучают за рубежом особенно в последние два десятилетия. В его состав входят белки, липиды, флавоноиды, алкалоиды, терпеноиды, фенолы, глюкозинолаты, редуцирующие сахара, сапонины, танины, витамин С, фитостерины, фитостеролы, эфирные масла, широкий спектр минералов, микроэлементов и другие соединения (Al-Snafi, 2015; Anwar et al., 2016; Zhang, Ma, 2018; Shahrajabian et al., 2021; Annaz et al., 2022; Archana et al., 2022; Sun et al., 2023). В различных частях растения выделено свыше 150 биологически активных соединений (Sun et al., 2023). Большинство данных о биохимическом составе и биологической активности *C. spinosa* получены на основе результатов анализа частей дикорастущих растений (Chedraoui et al., 2017).

Экологические факторы сказываются не только на морфологических особенностях, но и на химическом составе каперсов, в частности, накопление флавоноидов в органах *C. herbacea* (Дагестан) в основном, связано с влиянием высотного фактора (Вагабова и др., 2021). Микроэлементный состав *C. spinosa*, широко распространенного на известняковых почвах Южной Ферганы (Узбекистан), значительно, иногда в несколько тысяч раз, меняется под влиянием свойств почвы, природно-климатических условий и других факторов, а также зависит от возрастного состояния и органа растений (Исагалиев, Обидов, 2021; Isagaliev et al., 2022; Obidov, 2023a).

Интересно, что исследования последних лет показали – большое количество биологически активных компонентов на самом деле производится ассоциированными растительными микробами или посредством их взаимодействия, например, у каперсов – эндофитными актинобактериями плодов (Wang et al., 2017) и эндофитными грибами (Karimzadeh et al., 2024), с которыми они состоят в симбиозе.

Capparis spinosa – одно из наиболее распространенных лекарственных растений, с древнейших времен широко используемое в разных частях мира для лечения многочисленных заболеваний человека (Nabavi et al., 2016; Давлатова, 2016; Chedraoui et al., 2017). Каперсы применяли в медицинских целях еще 2800 лет до нашей эры в Китае, на это указывают скопления семян *C. spinosa* в Янхайских гробницах (Jiang et al., 2007).

Растение присутствует в Фармакопеях многих азиатских и европейских стран, но не является официальным в России, то есть не включено в Фармакопею РФ (Вагабова, 2019; Вагабова и др., 2021). *C. spinosa* используется фармацевтической промышленностью для приготовления лекарств в аюрведической, китайской, унани, а также в ортодоксальной системах медицины (Sher, Alyemeni, 2010). Экстракт из каперсов входит в состав комплексного препарата ЛИВ-52, производимого в Индии, разрешенного к применению в медицинской практике СССР и используемого в РФ. Препарат выпускается в виде таблеток и назначается при заболеваниях печени (Гаммерман и др., 1990). Огромное разнообразие биоактивных компонентов делают *C. spinosa* перспективным кандидатом на создание новых лекарств (Nabavi et al., 2016).

Литература по лекарственному использованию каперсов обширна, поэтому ограничимся упоминанием лишь нескольких публикаций, в которых сделана попытка в большей или меньшей степени обобщить народный и традиционный опыт (Al-Snafi, 2015; Давлатова, 2016; Anwar et al., 2016; Nabavi et al., 2016; Rahnavard, Razavi, 2017; Chedraoui et al., 2017; Zhang, Ma, 2018; Annaz et al., 2022; Archana et al., 2022; Sun et al., 2023). Согласно этим работам, биоактивные компоненты различных частей растений обладают разнообразными фармакологическими эффектами: антидиабетическим (гипогликемическое), противовоспалительным, антиоксидантным, сердечно-сосудистым, гепатопротекторным, противораковым, нейропротекторным, противогрибковым, антибактериальным, противовирусным (число таких препаратов в настоящее время ограничено), противоопухолевым, антимуtagenным, гиполипидемическим (снижение уровня холестерина), противоаллергическим и антигистаминным, иммуностимулирующим, инсектицидным, в борьбе с ожирением и многими другими эффектами. В Туркменской ССР из каперсов скотоводы изготавливали «кеволь» – лекарственное средство против чесотки (Кормовые растения сенокосов..., 1951).

Отсутствуют сведения об острой, подострой и хронической токсичности *C. spinosa*, о чем свидетельствует популярное использование растения в традиционной медицине, его длительное применение в пищевой промышленности и в качестве ароматизатора. Токсичность не наблюдали ни в моделях *in vivo*, ни *in vitro*. Однако сообщалось о пищевой аллергии и об аллергическом контактном дерматите, вызванном *C. spinosa* (Sher, Alyemeni, 2010; Al-Snafi, 2015; Sun et al., 2023), о токсичности растения на пастбищах Туркмении (Советкина, 1938) и при экспериментальном скармливании каперсов овцам (Гусьнин, 1962). Каперсы упоминаются также среди ядовитых алкалоидных растений Каракалпакской части пустынного плато Устюрт (Узбекистан) (Aumuratov et al., 2024).

Capparis spinosa, обладая мощными природными антибактериальными и антиоксидантными свойствами, считается эффективным натуральным консервантом растительного происхождения для пищевых продуктов и поэтому нашел применение также в изготовлении новых материалов для их упаковки (Sun et al., 2023).

Необходимы дальнейшие рандомизированные клинические испытания (Zhan, Ma, 2018; Olas, 2023) с учетом обновленных таксономических данных, чтобы соотнести химический состав и биологическую активность с географическим происхождением и экотипом образцов (Nabavi et al., 2016). Поскольку *C. spinosa* обеспечивает ключевые ресурсы для фармацевтической, пищевой и ароматической промышленности, его иногда называют «растением тысячелетия» (Sher, Alyemeni, 2010; Shahrajabian et al., 2021).

Медоносное и перганосное. Каперсы (*C. spinosa*) – первоклассный медонос и перганос. В условиях Узбекистана среди наиболее продуктивных медоносных растений каперсы стоят на первом месте (990 кг меда на 1 га), а продолжительность непрерывного взятка составляет полные 5 месяцев (Москаленко, 1939; Закиров, Худайбергенов, 1972; Хамидов, 1987; Namidov, Xolikulov, 2020; Ваисова, 2022).

Косметическое. Разработаны натуральные косметические средства, полученные из экстракта плодов *C. spinosa* (например, торговые марки Gatuline® Derma-Sensitive, SKIN MOON®; SKIN SAVE®), применяемые в качестве антивозрастных, защищающих кожу и противовоспалительных средств, сертифицированные ECOCERT и NSF (Annaz et al., 2022).

Кормовое. В Испании, странах Центральной Азии, на Кавказе, в условиях пустынных и предгорных пастбищ, где наблюдается дефицит кормов, каперсник служит для зимней пастбы скота: овец, коз, верблюдов, лошадей, поедающих сухие листья до того, как они сгниют (Роллов, 1908; Lozano Puche, 1977).

Декоративное. Яркая зелень побегов и крупные изящные и душистые цветки *C. spinosa* с весны до осени на фоне выжженной на солнце травы или голой почвы делают растение чрезвычайно эффектным. Его используют как декоративное для садов и стен, а также террас, открытых солнцу. Он не требует полива и может выращиваться на бедных и каменистых почвах (Chedraoui et al., 2017). Еще в XIX веке сообщалось, что «колючий каперс разводится во многих странах Европы на полях и в садах искусственно» (Щеглов, 1828, с. 80). Во Франции, севернее Прованса, где он может страдать от холодов, его выращивали только для украшения садов (Дю Брейль, 1852). На Кавказе каперсник культивировали на границе XIX и XX веков в садах ради красивых белых цветков, для озеленения каменистых участков; была известна разновидность без колючек (Роллов, 1908). В. Н. Аггеенко (1902) писал о посещении в 1900 г. в Крыму имения Форос, где узнал, что каперс «составляет здесь предмет культуры и посеянный два года тому назад, прошлое лето уже цвел» (с. 613). Каперсы внесены в число декоративных растений крымской флоры (Малеев, 1930; Плугатарь, Корженевский, 2017).

Красильное. В корнях каперсов содержится красящее вещество – кверцетин, окрашивающий шелк в темнозеленый и коричневый цвет (Роллов, 1908; Шалыт, 1951; Гроссгейм, 1952).

Фитомелиоративное и фиторемедиационное (мелиорация почв, загрязненных тяжелыми металлами). Благодаря значительной надземной биомассе (одно растение *C. spinosa* ежегодно вносит в почву около 211 г органического вещества) (Singh et al., 1992) с повышенным содержанием азота в листьях (Rhizopoulou, Psaras, 2003; Hosseini et al., 2021) каперсы улучшают плодородие почвы. Мощная разветвленная корневая система, устойчивость к засухе и огню, способность снижать засоление и повышать щелочность почвы, поддерживать ее влажность, расти на эрозионных грунтах и создавать микроклимат – дополнительные великолепные качества каперсов в борьбе с деградацией земель и опустыниванием. Каперсы можно использовать для профессионального закрепления песчаных дюн, крутых каменистых склонов, контроля пыльных бурь в различных регионах, рекультивации засоленных почв, известковых грунтов и залежных земель, в агролесоводстве средиземноморских стран (Singh et al., 1992; Olmez et al., 2006; Sakcali et al., 2008; Chedraoui et al., 2017; Hosseini et al., 2021; Tavakoli et al., 2021). Растения имеют низкую горючесть и могут сыграть положительную роль в борьбе с лесными пожарами (Neyişi, 1987, по: Sozzi,

Vicente, 2006). В Испании каперсы часто высаживают на холмах, склонах и террасах для защиты от водной эрозии (Lozano Puche, 1977). *C. spinosa* – ключевой вид для восстановления маргинальных земель (слишком бедных для сельскохозяйственного использования) в средиземноморском регионе (Bouskout et al., 2025).

В России на основе изучения естественной пионерной растительности придорожных откосов вдоль автотрассы Махачкала – Буйнакск (Предгорный Дагестан) среди видов природной флоры, перспективных для закрепления почвогрунтов, отмечен *Capparis herbacea* (Асадулаев и др., 2020).

Установлено также, что каперсы колючие можно использовать в качестве растений-фиторемедиантов для реабилитации почв, загрязненных такими тяжёлыми металлами как стронций, цинк, никель, хром, марганец, кобальт и ванадий, поскольку это растение их поглощает и накапливает (Умаров, 2022; Annaz et al., 2022).

Культивирование. Экономическое значение

Большую часть продукции каперсов, используемой в коммерческих целях, собирают в дикой природе, так как их выращивание не может удовлетворить растущий спрос на рынке. В Таджикистане, где каперсы колючие широко распространены, разработан план действий, а именно технико-экономическое обоснование по производству естественно произрастающих каперсов, ориентированный на рынки Запада (Абдувохидов, 2009). В Узбекистане начаты работы по культивированию растения с улучшением его агротехнических и сельскохозяйственных показателей (Ниезов, Додаев, 2018; Abdullaeva et al., 2024). Вместе с тем существует несколько районов, где издавна культивируют их местные сорта и этносорты (Inocencio et al., 2005, 2006).

Начало культивирования *C. spinosa* положено, по-видимому, в южной Франции, где его выращивают с 1536 года (Вульф, Малеева, 1969). Во Франции между Тулоном и Марселем ими были покрыты обширные поля, и сбор там производился, «можно сказать, для всего света» (Щеглов, 1828, с. 80). Интересно, что между этими растениями размещали смоквы, вишни и другие деревья (Арефьев, 1842). Ныне в некоторых хозяйствах каперсы выращивают совместно с оливами, миндалем или виноградом (Lozano Puche, 1977; Chedraoui et al., 2017).

Современное промышленное выращивание каперсов началось примерно в 1970 году в Испании и Италии (Chedraoui et al., 2017). Они в настоящее время являются коммерчески ценными и экономически выгодными растениями, возделываемыми в Греции, Турции, Италии, Франции, Испании и Марокко. Эти страны являются крупными экспортёрами, в то время как Великобритания и США – крупными импортёрами (Anwar et al., 2016). *C. spinosa* известен как хозяйственное растение также в Австралии и имеет тенденцию распространяться в Латинской Америке. Экономическая значимость каперсов стимулировала развитие производства и увеличение их урожайности (Chedraoui et al., 2017).

Из всех видов каперсов культивируют преимущественно именно *C. spinosa*, хотя существует мнение, что *C. spinosa* не является истинным видом, а культигеном, полученным из *Capparis orientalis* с некоторой интрогрессией от *Capparis sicula* (Inocencio et al., 2005). Описаны сорта, их продуктивность (в том числе в связи с особенностями морфологии растения), агротехника выращивания, вредители и болезни (*C. spinosa* слабо им подвержен), технология производства продуктов питания, экономическая ценность этого вида (Пиралова, 1897; Lozano Puche, 1977; Sozzi, Vicente, 2006; Aitac, 2009; Chedraoui et al., 2017; Патент Uz № IAP 20150077, 2018; Asatov et al., 2021; Khamraeva, 2021; Sottile et al., 2021; Archana et al., 2022; Эргашев, Раббимов, 2024).

Урожайность бутонов в культуре увеличивается с возрастом от 1 до 9 кг с растения в год. Максимальный урожай ожидается на 4–5(6) год жизни; однако он сильно варьирует в зависимости от возраста, условий произрастания, культурных практик и биотипа (Пиралова, 1897; Lozano Puche, 1977; Chedraoui et al., 2017). Подрезка побегов осенью (неполная) и ранней весной (до основания) приводит к усиленному побегообразованию и, как следствие, высокой урожайности каперсника (Стрельников, 1936; Sozzi, 2001).

Зрелое растение каперсов способно производить 4–5 кг цветочных почек в год. Дикорастущее растение дает в Испании 2–3 кг в год (Lozano Puche, 1977), но тот же куст каперсов потенциально может дать 6–9 кг в год при выращивании на орошаемой плодородной почве. Значительные различия в урожайности объясняются генетическими вариациями (Sozzi, Vicente, 2006). В Южной Франции в условиях культуры образуется от 0,5 до 3 кг бутонов с куста, в среднем 1 кг (Стрельников, 1936).

Современные посадки каперсов старше 25–30 лет все еще продуктивны (Sozzi, Vicente, 2006). Однако еще в конце XIX века были известны плантации, которые давали обильный урожай в течение 50 лет и все-таки находились в прекрасном состоянии. Их производительность сохраняется неопределенное время (Пиралова, 1897).

Коммерческое использование каперсов в виде лекарственных и косметических средств имеет большое значение в экономике ряда стран. По результатам обзоров (Chedraoui et al. 2017; Annaz et al., 2022), в таких странах, как Тунис, Саудовская Аравия, Ливан и Сирия эксплуатация этого вида повышает уровень социально-экономического развития. В Китае его использование вносит ежегодный вклад в экономику страны в размере около 3 миллионов долларов США. В Балканском регионе общие производственные затраты на выращивание каперсов составляют менее 10 % от его продажной цены на рынках США.

Средиземноморские регионы могут серьезно пострадать от глобального потепления, что приведет к серьезным последствиям для агроэкосистем и растениеводства. В этой связи каперсам, адаптированным к засушливым и полусушливым условиям, необходимо уделять особое внимание (Chedraoui et al., 2017; Pleuberlina et al., 2023).

В России *Capparis herbacea* – дикий родич культурных растений и поэтому представляет особый интерес для селекционных работ (Смекалова, Чухина, 2005).

Природные и антропогенные воздействия. Мероприятия по охране

Оценка потенциального воздействия на состояние *C. spinosa* наблюдающегося глобального изменения климата методом моделирования экологических ниш для двух временных периодов (2050 и 2070 гг.) показала, что изменения ареала этого вида в мире будут незначительными. Основные факторы сокращения площадей и численности популяций антропогенные, действующие в большинстве районов его произрастания. К ним относятся нерациональное землепользование и выпас скота, приводящие к эрозии почвы и опустыниванию, а также чрезмерный сбор бутонов и других частей растения для бытовых нужд и коммерческой торговли; требуется минимизация местного антропогенного воздействия (Ashraf et al., 2018; Sottile et al., 2021).

В странах Средиземноморья бесконтрольный сбор бутонов с диких растений отрицательно влияет на их способность к размножению и уменьшает разнообразие популяций. В Греции низкие показатели разнообразия исследованного генетического материала («wild germplasm») каперсов свидетельствуют о необходимости применения стратегий сохранения этого вида (Pegiou et al., 2023).

В Центральной Азии происходит сокращение, деградация и фрагментация наиболее обширных площадей естественного обитания каперсов, ухудшение структуры их популяций. В Узбекистане это вызвано вырубкой каперсов под виноградники и посевы сельскохозяйственных культур, застройкой адыров, сбором бутонов и плодов нелегальными предпринимателями, выпасом скота, раздавливающим молодые растения (особенно с развитием каракулеводства) (Имомов и др., 2021; Исагалиев, Обидов, 2021; Вайсова, 2022; Vaisova et al., 2021; Хожиматов и др., без года).

На Кавказе, в равнинном Дагестане, многие участки, занятые каперсами, распахивают под виноградники (Алексеев, 1979). В Крыму, где популяции каперсов немногочисленны, происходит разрушение мест их произрастания вследствие облесения, рекреации, застройки и сбора бутонов населением (Красная книга Республики Крым, 2015; Красная книга города Севастополя, 2018).

В Центральной Азии (западный Китай) вследствие коммерческой и экономической ценности каперсы так же страдают от длительной чрезмерной эксплуатации, выпаса скота, сельскохозяйственной мелиорации и промышленного загрязнения, что приводит к сокращению ареала с сопутствующей потерей местного биоразнообразия. Это наиболее актуально для небольших изолированных или периферийных популяций *C. spinosa* из-за отсутствия связи с исходными популяциями. Их природные ресурсы особенно подвержены генетическому истощению через генетический дрейф (изменение генных частот в популяции) и инбридинг (родственное скрещивание) (Wang, Zhang, 2022).

На Ближнем Востоке, а именно севере Сирии, *C. spinosa* оказался в числе нескольких лекарственных растений, находящихся под угрозой исчезновения прежде всего из-за усилившегося чрезмерного неуправляемого сбора, а также изменения климата, разрушения среды обитания и социально-политической нестабильности, особенно продолжающегося военного конфликта. Дефицит фармацевтических препаратов в этих условиях вынудил уязвимые слои населения искать иные, доступные методы лечения. Пренебрежение местных властей проблемой охраны лекарственных растений, недостаточная осведомленность о важности и ценности этих видов и неудовлетворительная правоприменительная деятельность усугубляют ситуацию. Сохранение этих растений важно для здравоохранения, поддержки высокого биоразнообразия, устойчивости экосистем и составной части культурного наследия. Существует необходимость в разработке всеобъемлющей национальной стратегии защиты, которая должна включать в себя сохранение семян как *in situ*, так и *ex situ* (Aldarvish et al., 2025).

Интенсивный сбор бутонов *C. spinosa* в коммерческих целях в Восточном Азербайджане (Иран) привел к заметному снижению его распространения в природе и, следовательно, к сокращению рекомбинации⁷ и полового воспроизводства (Nosrati et al., 2012).

Ц. Ван и Х.-С. Чжан (Wang, Zhang, 2022) сформулировали стратегию восстановления генетической целостности, устойчивости метапопуляций и эволюционного потенциала *C. spinosa* на основе выяснения пространственной структуры генетического разнообразия популяций и внутривидовой дивергенции линий этого вида в аридной гористой Центральной Азии (Китай, западные Гималаи) путем секвенирования ДНК самыми современными методами. Она заключается в сохранении центральных исходных популяций *in situ* в соответствии с различными географическими единицами, с приоритетом на генетическом спасении изолированных популяций и восстановлении среды обитания периферийных популяций, минимизации человеческой деятельности в дополнение к рациональному и устойчивому использованию природных ресурсов. Это позволит сохранить баланс экосистем и замедлит процесс опустынивания в засушливых регионах на фоне глобальных экологических и климатических изменений (Wang, Zhang, 2022).

Capparis spinosa в качестве самостоятельного второго вида *Capparis rosanowiana* В. Fedtsch. внесен в Красную Книгу Республики Узбекистан (2019) как редкий эндемик Южного Памиро-Алая (основная часть ареала находится в Южном Таджикистане).

В России, как было отмечено выше, *C. spinosa* включен в несколько Красных книг. Кроме того, он охраняется в Дагестанском природном заповеднике (участок «Сарыкумский бархан») (Аджиева, 2015). В Крыму произрастает в природных заповедниках – Ялтинском горно-лесном, Карадагском, «Мыс Мартыян»⁸ (Крайнюк, 2012; Бондаренко и др., 2015; Миронова, 2019), а также на ряде особо охраняемых территорий более низкого ранга.

⁷ Перераспределение генетического материала (ДНК или РНК) путём разрыва и соединения разных молекул, вызывающих появление новых комбинаций.

⁸ Заповедник «Мыс Мартыян», получивший в 2018 г. более низкий природоохранный статус – природный парк регионального значения Республики Крым (Плугатарь, Папельбу, 2024), восстановлен Постановлением правительства РФ 15 октября 2025, утвержденным 19 октября 2025 года (Постановление Правительства..., 2025).

Несмотря на широкое распространение каперсов колючих (в глобальном масштабе они оцениваются как «вызывающие наименьшее беспокойство»), в настоящее время вид считается подверженным риску генетической эрозии. Это особенно касается небольших изолированных популяций (Rankou et al., 2020; Sottile et al., 2021). Генетическое разнообразие вида является основной характеристикой, которую следует учитывать при разработке стратегий его сохранения, поскольку низкое разнообразие подразумевает повышенный риск вымирания (Regiou et al., 2023).

Capparis spinosa широко культивируется в ряде стран, но для защиты диких (природных) субпопуляций этого вида и мест его обитания Красная книга МСОП рекомендует следующие природоохранные меры (Rankou et al., 2020):

- Защита мест обитания дикорастущих видов от бессистемной вырубki и чрезмерного выпаса скота.

- Мониторинг и наблюдение за существующими популяциями и местами их произрастания.

- Рациональное и устойчивое использование и эксплуатация ресурса.

- Увеличение производства сельскохозяйственных культур для удовлетворения рыночного спроса.

- Сохранение *ex situ*: искусственное размножение, реинтродукция, сбор семян.

- Повышение осведомленности общественности.

Программы сохранения должны быть разработаны и для исчезающих культурных форм (Fici, Gianguzzi, 1997).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Обзор литературы, посвященной *C. spinosa* L., свидетельствует о резком повышении интереса в последние десятилетия к этому замечательному виду растений специалистов самого разного профиля во многих странах мира.

Авторы отмечают высокое эколого-морфологическое разнообразие вида, включая его биоморфотип. Описаны важные приспособительные экологические, морфологические, анатомические, физиологические, генетические, функциональные особенности, способствующие успешному выживанию вида в жарких и сухих районах мира, а также консортивные связи и межвидовые биотические отношения. Каперсы колючие являются стабилизатором пустынных и полупустынных экосистем, глинистых, каменистых и песчаных склонов. Они увеличивают плодородие почвы и улучшают микроклимат, стойки к огню и перспективны в агролесоводстве стран Средиземноморья.

Capparis spinosa – ценное хозяйственное растение (пищевое: овощное, масличное, медоносное, перганосное, сахароносное; лекарственное, фармакологическое, косметическое, ароматическое, декоративное, кормовое). Оно используется как фитомелиоратор при рекультивации засоленных почв, известковых грунтов и залежных земель, для улучшения условий эксплуатации дорог и перспективно в качестве растения-ремедиатора.

Различные части *C. spinosa* применяют в качестве традиционного натурального растительного лекарственного средства с древнейших времен. В последние десятилетия особенно активно изучают богатый биохимический, микро- и макроэлементный состав и многосторонний фармакологический эффект его биологически активных соединений. Многочисленные работы этого направления обобщены в ряде обзоров. Исследователи отмечают значительные перспективы *C. spinosa* в разработке функциональных продуктов питания с высокой пищевой ценностью, укрепляющих здоровье, но особенно в создании натуральных и безопасных фармакологических средств.

Необходимы дальнейшие рандомизированные клинические исследования группы *C. spinosa* разными методами (Zhan, Ma, 2018; Annaz et al., 2022; Olan, 2023) с учетом обновленных таксономических данных, чтобы соотнести химический состав и биологическую активность с географическим происхождением и экотипом образцов (Nabavi et al., 2016).

Каперсы колючие – культивируемое растение, коммерческое и экономически выгодное для многих стран Средиземноморья и Центральной Азии, перспективное в условиях глобального потепления климата.

Несмотря на широкое распространение *C. spinosa* в мире, он в настоящее время считается подверженным риску генетической эрозии из-за длительной чрезмерной эксплуатации (сбора урожая), выпаса скота, застройки мест обитания, вырубки, промышленного загрязнения, что особенно касается небольших изолированных популяций, требующих особого внимания и охраны. Генетическое разнообразие вида является основной характеристикой, которую следует учитывать при разработке стратегий сохранения, поскольку низкие показатели разнообразия подразумевают повышенный риск его вымирания и, следовательно, требуют принятия первоочередных мер по охране (Pegiou et al., 2023).

Благодарности. Авторы благодарны д. б. н., проф. Ан. В. Ене (Академия биоресурсов и природопользования Крымского федерального университета имени В. И. Вернадского) за просмотр рукописи, ценные замечания и перевод резюме.

Работа выполнена по теме НИР Института проблем экологии и эволюции имени Н. А. Северцова РАН «Экология и биоразнообразие наземных сообществ» (№ 0109-2019-0006) и в рамках госзадания учреждения «Карадагская научная станция имени Т. И. Вяземского – природный заповедник РАН – филиал Института биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН», в рамках бюджетной темы «Изучение биоразнообразия и ландшафтной структуры Юго-Восточного Крыма, мониторинг биотических и абиотических компонентов региональных экосистем», № ААА-Ф16-116225100087-5.

Список литературы

- Абдувохидов Б. Анализ осуществимости проекта по производству и маркетингу каперсов в Таджикистане». – 2009. – 25 с. https://www.hilfswerk.tj/wp-content/uploads/2020/02/CANDY1_RU_feasibility-study_capers.pdf
- Аггенко В. Л. О культуре в Крыму каперсника, виноградника, мушмулы, айвы, рябины, сладкого каштана, грецкого ореха и лавра // Сельское хозяйство и лесоводство. – 1902. – № 10–12. – С. 611–634.
- Аджиева А. И. Конспект флоры сосудистых растений массива Сарыкум (Дагестан) // Ботанический журнал. – 2015. – Т. 100, № 12. – С. 1298–1309.
- Акрамов А. Р. Основные пряноароматические растения Бухарского оазиса // Культурные и дикорастущие растения Бухарского оазиса (сборник научных трудов). – Ташкент: Ташкентский государственный педагогический институт, 1986. – С. 4–17.
- Алексеев Б. Д. Растительные ресурсы Дагестана (учебное пособие). Часть 2. – Махачкала: ДаГУн-т, 1979. – 106 с.
- Арефьев Ф. О земледелии Франции с XVI века по новейшее время, с двумя статистическими таблицами. – В кн.: Три статьи о земледелии Рима, Франции, Швеции и Норвегии и об отношении последних к северным областям России. – СПб., 1842. – С. 53–80. [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <https://elib.rgo.ru/safe-view/123456789/217955/1/MDAyX1JfMjAxNi0xMC0wNi0xNiczMS5wZGY=> (просмотрено 04.12.2025).
- Асадулаев З. М., Садыкова Г. А., Маллалиев М. М., Рамазанова З. Р., Мищенко Н. В., Десинов С. Л., Асадулаев Ш. З. Группировки пионерной растительности и некоторые подходы к искусственному обрастанию откосов автодорог Предгорного Дагестана // Юг России: экология, развитие. – 2020. – Т. 15, № 2. – С. 61–77. <https://doi.org/10.18470/1992-1098-2020-2-61-77>
- Бондаренко З. Д., Жигалова Т. П., Гавриш Е. А. Аннотированный список сосудистых растений Ялтинского горно-лесного природного заповедника // Научные записки природного заповедника «Мыс Мартыан». – 2015. – Вып. 6. Природа охраняемых территорий. – С. 332–402.
- Вагабова Ф. А. Каперсы колючие (*Capparis spinosa* L.) – пищевое растение во флоре Дагестана // Повышение качества и безопасности пищевых продуктов: Материалы IX Всероссийской научно-практической конференции (с международным участием). – Махачкала: Информационно-Полиграфический Центр ДГУ. – 2019. – С. 188–190.
- Вагабова Ф. А., Раджабов Г. К., Мусаев А. М., Исламова Ф. И. Определение суммарного содержания некоторых вторичных метаболитов в различных органах дагестанских образцов *Capparis herbacea* Willd. // Овощи России (Vegetables crops of Russia). – 2021. – № 1. – С. 105–110. <https://doi.org/10.18619/2072-9146-2021-1-105-110>
- Вайсова Г. Б. Изучение ценопопуляций *Capparis spinosa* L. в адырной зоне Узбекистана // Science and innovation. International scientific journal. – 2022. – Vol. 1, iss. 5. – P. 226–230. <https://doi.org/10.5281/zenodo.7073898>
- Вальтер Г. Растительность земного шара (Эколого-физиологическая характеристика. Тропические и субтропические зоны). Т. 1. – М.: Прогресс, 1968. – 552 с.

- Вахабова Н. А., Кан С. В., Сафарова М. Х. Особенности микрклонального размножения *Capparis spinosa* в условиях *in vitro* // Ученые записки Крымского инженерно-педагогического университета. Серия: Биологические науки. – 2021. – № 1. – С. 88–92.
- Вульф Е. В. Флора Крыма. Т. 2. Вып. 1. Двудольные. – М.–Л.: ОГИЗ–Сельхозгиз, 1947. – 330 с.
- Вульф Е. В., Малеева О. Ф. Мировые ресурсы полезных растений. Пищевые, кормовые, технические, лекарственные и др.: Справочник / [Отв. ред. Ф. Х. Бахтеев]. – Л.: Наука, 1969. – 565 с.
- Гаммерман А. Ф., Кадаев Г. Н., Яценко-Хмельевский А. А. Лекарственные растения (растения-целители). – М.: «Высшая школа». 1990. – 544 с.
- Гроссгейм А. А. Растительные богатства Кавказа / [Ред. А. Л. Тахтаджян]. – М.: Издание Московского общества испытателей природы. (Материалы к познанию фауны и флоры СССР, издаваемые Московским обществом испытателей природы. Новая серия. Отдел ботаники. – Вып. 7 (XV). – 1952. – 632 с.
- Губанов И. А., Крылова И. А., Тихонова В. Л. Дикорастущие полезные растения СССР (Справочники-определители географа и путешественника) / [Ред. Т. А. Работнов]. – М.: Мысль, 1976. – 360 с.
- Гусынин И. А. Токсикология ядовитых растений. – М.: Сельхозгиз, 1962. – 624 с.
- Давлатова М. С. Каперсы колючие как лекарственное растение (обзор литературы) // Электронный научный журнал «Биология и интегративная медицина». – 2016. – № 6 (ноябрь–декабрь). – С. 186–197. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://cyberleninka.ru/article/n/kapersy-kolyuchie-kak-lekarstvennoe-rastenie-obzor-literatury> (просмотрено 30.06.2024).
- Дю-Брейль А. Курс древоводства. Т. 2. – СПб.: Комиссия Министерства государственных имуществ, 1852. – 801 с.
- Жуковский П. М. Ботаника. – М.: Высшая школа, 1964. – 667 с.
- Закиров К. З. К биологии капорцев // Труды Узбекского государственного университета. – 1936. – Т. 5. – С. 35–41.
- Закиров К. З., Худайберганов Р. Каперс и перспективы его использования. – Ташкент: ФАН Узбекской ССР, 1972. – 119 с.
- Зитте П., Вайлер Э. В., Кадерайт Й. В. и др. Ботаника. Учебник для вузов. На основе учебника Э. Страсбургера, Ф. Нолля, Г. Шенка, А. Ф. В. Шимпера. Перевод с немецкого. – Т. 1. Клеточная биология. Анатомия. Морфология. – М.: Издательский центр «Академия», 2007. – 366 с.
- Иванов А. Л. Конспект флоры Ставрополя. – Ставрополь: Изд-во СГУ, 2005. – 175 с.
- Имомов О. Н., Мирзаев С., Шоматова У. Х., Эргашева К. С. Лекарственные свойства, запасы и охрана *Capparis spinosa* L. (Capparidaceae) на северо-западных адырах Ферганской долины // Eurasian Union Scientists. Евразийский Союз Ученых. Серия Медицинские, биологические и химические науки. – 2021. – Т. 4, № 11 (92). – С. 33–36. <https://doi.org/10.31618/ESU.2413-9335.2021.4.92.1521>
- Исагалиев М. Т., Обидов М. В. Биогеохимические особенности светлых сероземов и ценопопуляция *Capparis spinosa* L. // Scientific Review (Научное обозрение). – 2021. – № 4. – С. 89–93.
- Кормовые растения равнинной Туркмении / [Ред. В. Н. Минервин]. – Ашхабад: Туркменгосиздат, 1940. – 322 с.
- Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР [Ред. И. В. Ларин]. – Т. 2. Двудольные (Хлорантовые – Бобовые). – М.–Л.: Сельхозгиз, 1951. – 947 с.
- Крайнюк Е. С. Аннотированный список высших сосудистых растений природного заповедника «Мыс Мартыан» // Научные записки природного заповедника «Мыс Мартыан». – 2012. – Вып. 3. Флора и растительность. – С. 83–105.
- Красная книга города Севастополя / Главное управление природных ресурсов и экологии города Севастополя. – Калининград; Севастополь: ИД «РОСТ-ДООАФК», 2018. – 432 с.
- Красная книга Республики Крым. Растения, водоросли и грибы / [Отв. ред. А. В. Ена, А. В. Фатерьяга]. – Симферополь: ООО «ИТ «АРИАЛ», 2015. – 480 с.
- Красная Книга Республики Узбекистан / [Ред. Ф. Хасанов]. – Ташкент: «Chinor ENK», 2019. – Т. 1. – 357 с.
- Красная книга Ставропольского края. Т. 1. Растения / [Ред. А. Л. Иванов]. – Ставрополь: Андреев Игорь Владимирович, 2013. – 399 с.
- Красная книга Чеченской республики (второе издание). Т. 1. Растения. Ростов-на-Дону: ООО «Южный издательский дом», 2020. – 480 с.
- Малеев В. П. Декоративные растения крымской флоры. Ялта: Издание Никитского Государственного ботанического сада, 1930. – 67 с.
- Миронова Л. П. Редкие сосудистые растения во флорах природных комплексов Юго-Восточного Крыма: состояние, степень изученности, проблемы охраны // Труды Карадагской научной станции им. Т. И. Вяземского – природного заповедника РАН. – 2019. – Вып. 1 (9). – С. 3–60.
- Москаленко С. С. Капарис как овощ пустынь // Социалистическая наука и техника. – 1939. – № 9. – С. 53–57.
- Муртазалиев Р. А. Конспект флоры Дагестана. Т. 1 (Lycoperidaceae – Urticaceae). [Ред. Р. В. Камелин]. – Махачкала: Издательский дом «Эпоха». – 2009. – 320 с.
- Ниезов Х. Н., Додаев К. О., Ахмедова З. Р. Пищевые достоинства, предпосылки промышленной переработки каперсов // Universum: Технические науки: электронный научный журнал. – 2018. – № 8 (53). – [Электронный ресурс]. Режим доступа: URL: <http://7universum.com/ru/tech/archive/item/6270> (просмотрено 30.06.2024).

Нухимовский Е. Л. О термине и понятии «каудекс». Сообщение 1. Обзор значений термина // Вестник Московского университета. Биология, почвоведение. – 1968. – № 5. – С. 36–43.

Нухимовский Е. Л. 1969. О термине и понятии «каудекс». Сообщение 3. Многообразие каудексов и отличие их от других структурных образований // Вестник Московского университета. Биология, почвоведение. – 1969. – № 2. – С. 71–78.

Нухимовский Е. Л. Основы биоморфологии семенных растений. Т. 1. Теория организации биоморф. – М.: ОАО «Изд-во «Недра», 1997. – 630 с. https://vk.com/wall-184903207_3538, <https://djvu.online/file/wYelhSvvW0yAt>, <https://herba.msu.ru/shipunov/school/sch-ru.htm>

Патент Uz № IAP 20150077. Способ выращивания растения каперсы (*Capparis spinosa* L.) / А. Т. Мерганов, С. А. Солихов, Х. Б. Шоумаров и др. – Ташкент. – 2018.

Петров М. П. Важнейшие дикие полезные растения Туркмении. – Ашхабад: изд-во ТуркменФАН, 1942. – 67 с.

Пиралова А. С. Каперсник и его эксплуатация на Кавказе // Сборник сведений по культуре ценных растений на Кавказе. – 1897. – Вып. 3. – Тифлис: Типография К. П. Козловского. – С. 83–116.

Плугатарь Ю. В., Корженевский В. В. Цветочное вдохновение флоры Крыма // Сборник научных трудов Государственного Никитского Ботанического Сада. – 2017. – Т. 145. – С. 34–39.

Плугатарь Ю. В., Папельбу В. В. Сравнительная оценка покрытых лесом земель природного парка регионального значения «Мыс Мартыян» // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. – 2024. – Вып. 152. – С. 103–110.

Постановление Правительства РФ от 15 октября 2025 г. № 1606 «О создании государственного природного заповедника «Мыс Мартыян». [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://static.government.ru/media/files/T0AshMwBAkvACDedxgqHHCDS7o5Frcgq.pdf> (просмотрено 22.10.2025).

Работнов Т. А. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии // Проблемы ботаники. – М. – Л.: Изд-во АН СССР, 1950. – Вып. 1. – С. 465–483.

Роллов А. Х. Дикорастущие растения Кавказа, их распространение, свойства и применение. – Тифлис: тип. К. П. Козловского, 1908. – С. 97–98.

Сафразбекян С. А. Морфофизиология каперса (*Capparis spinosa* L.) in vitro и клональное микроразмножение: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М.: Институт физиологии растений им. К. А. Тимирязева, 1990. – 19 с.

Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. – М.: Советская наука, 1952. – 392 с.

Смекалова Т. Н., Чухина И. Г. Дикие родичи культурных растений России // Каталог мировой коллекции ВИР. – 2005. – Вып. 76. – 54 с.

Смирнова О. В., Заугольнова Л. Б., Ермакова И. М., Богданова Н. М., Григорьева В. Н., Егорова В. Н., Жукова Л. А., Матвеев А. П., Михайлова Н. Ф., Сугоркина Н. С., Уранов А. А., Чебураева А. Н. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура) / [Отв. ред. А. А. Уранов, Т. И. Серебрякова]. – М.: Наука, 1976. – 217 с.

Советкина М. М. Пастбища и сенокосы Средней Азии. – М.: Госиздат УзССР, 1938. – 439 с.

Стрельников П. Г. Каперсник и его значение при освоении пустынь // Труды прикладной ботаники. Серия А. Социалистическое производство. – 1936. – № 20. – С. 145–147.

Уланова Н. Г., Онипченко В. Г., Хомутовский М. И., Соколов Д. Д. Биологическая флора России: прошлое, настоящее и перспективы // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 2021. Т. 126, вып. 6. – С. 3–17. <https://cyberleninka.ru/article/n/biologicheskaya-flora-rossii-proshloe-nastoyashee-i-perspektivy>

Умаров Н. Н. Исследования содержания тяжелых металлов в почве и растениях каперса колючего (*Capparis spinosa* L.) и полыни горькой (*Artemisia absinthium* L.) методом рентгенофлуоресцентного анализа // Экосистемы. – 2022. – № 29. – С. 43–50. <https://ekosystems.cfuv.ru/wp-content/uploads/2022/06/4.pdf>

Федоров Ал. А., Кирпичников М. Э., Артюшенко З. Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Лист. – М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1956. – 303 с.

Флора европейской части СССР. Т. 4. Покрытосеменные двудольные, однодольные / [Ред. Ан. А. Федоров]. – Л.: Наука, Ленинградское отделение, 1979. – 355 с.

Хамидов Г. Х. Медоносные растения Узбекистана и пути их рационального использования / [Ред. Д. К. Саидов]. – Ташкент: ФАН, 1987. – 128 с.

Хожиматов О. К., Хамраева Д. Т., Мальцев И. И. и др. // Атлас дикорастущих лекарственных растений Узбекистана. *Capparis spinosa* L. – каперсы колючие [Электронный ресурс]. – *Planta Medica*. – Режим доступа: <https://planta-medica.uz/capparis-spinosa-l-kapersy-kolyuchie/> (просмотрено 27.11.2024).

Худайберганов Р. Биология каперса // Ученые записки Термезского государственного педагогического института. – 1959. – Вып. 2. Термез. – С. 85–154.

Шалыт М. С. Дикорастущие полезные растения Туркменской ССР. М.: Изд-во Моск. об-ва испытателей природы, 1951. – 223 с.

Щеглов Н. Хозяйственная ботаника: Описание и изображение полезных и вредных для человека растений. Ч. I–II // С.-Петербург: Типогр. Медицинского департамента Министерства внутренних дел, 1828. – 483 с. [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <https://kp.rusneb.ru/item/reader/vrachebnye-i-yadovitye-rasteniya> (просмотрено 04.12.2025).

Эргашев Ш. М., Раббимов А. Агротехнические принципы выращивания каперсов колючих (*Capparis spinosa* L.) в условиях адырной зоны Узбекистана // Актуальные проблемы современной науки. – 2024. – № 1 (136). – С. 20–23.

- Abdullaeva K. Z., Bo'stonov Z. T., Homidov J. J., Ismatullaeva M., Parpiyeva M. The Scientific Basis of Cultivation of the Medicinal Plant Caperbush (*Capparis spinosa* L.) // *Naturalista Campano*. – 2024. – Vol. 28, iss. 1. – P. 454–462.
- Ahmadi M., Saeidi H. Genetic diversity and structure of *Capparis spinosa* L. in Iran as revealed by ISSR markers // *Physiology and Molecular Biology of Plants*. – 2018. – Vol. 24, № 3. P. 483–491. <https://doi.org/10.1007/s12298-018-0518-3>
- Al-Snafi A. E. The chemical constituents and pharmacological effects of *Capparis spinosa* – an overview // *Indian Journal of Pharmaceutical Science & Research*. – 2015. – Vol. 5, iss. 2. – P. 93–100. https://www.researchgate.net/publication/313677692_THE_CHEMICAL_CONSTITUENTS_AND_PHARMACOLOGICAL_EFFECTS_OF_CAPPARIS_SPINOSA_AN_OVERVIEW
- Aldarvish M., Al Kaddour A., Bourgol A., Ramazan Y., Hallak, Y., Cavers, S., Cottrell, J. Survey on threatened medicinal plants diversity of Northwestern Syria // *Genetic Resources*. – 2025. – Vol. 6, N 11. – P. 14–23. <https://doi.org/10.46265/genresj.GBCL6863>
- Andrade G., Esteban E., Velasco L., Lorite M. J., Bedmar E. J. Isolation and identification of N₂-fixing microorganisms from the rhizosphere of *Capparis spinosa* (L.). – *Plant and Soil*. – 1997. – Vol. 197. – P. 19–23. <https://doi.org/10.1023/A:1004211909641>
- Annaz H., Sane Y., Bitchagno G. T. M., Bakrim W. B., Drissi B., Mahdi I., El Bouhssini M., Sobeh M. // *Caper (Capparis spinosa L.): An Updated Review on Its Phytochemistry, Nutritional Value, Traditional Uses, and Therapeutic Potential // Frontiers in Pharmacology. Sec. Ethnopharmacology*. – 2022. – Vol. 13. – P. 1–22. <https://doi.org/10.3389/fphar.2022.878749>
- Anwar F., Muhammad G., Hussain M. A., Zengin G., Alkharfy Kh.M., Ashraf M., Gilani A.-H. *Capparis spinosa* L.: A Plant with High Potential for Development of Functional Foods and Nutraceuticals/Pharmaceuticals // *International Journal of Pharmacology*. – 2016. – Vol. 12, iss. 3. – P. 201–219. https://www.researchgate.net/publication/298353072_Capparis_spinosa_L_A_Plant_with_High_Potential_for_Development_of_Functional_Foods_and_NutraceuticalsPharmaceuticals
- Archana B., Bharath P., Deepika G., Kiran, Dharani M., Pavani B. Pharmacological, Pharmacognostic and Phytochemical Review of *Capparis spinosa* L. // *Future Journal of Pharmaceuticals and Health Sciences*. – 2022. – Vol. 2, iss. 1. – P. 9–21. https://www.researchgate.net/publication/358987941_Test_title
- Asatov I., Merganov A., Abdullaev Z. Technology of caper (*Capparis spinosa*) seed preparation for cultivation and cultural growth // *E3S Web of Conferences*. Vol. 244. XXII International Scientific Conference Energy Management of Municipal Facilities and Sustainable Energy Technologies (EMMFT-2020), Article 02022. – [Электронный ресурс]. – 2021. – Режим доступа: https://www.researchgate.net/publication/350183179_Technology_of_caper_capparis_spinosa_seed_preparation_for_cultivation_and_cultural_growth (просмотрено 04.12.2025).
- Ashraf U., Chaudhry M. N., Ahmad S. R., Ashraf I., Arslan M., Noor H., Jabbar M. Impacts of climate change on *Capparis spinosa* L. based on ecological niche modeling // *PeerJ*. – 2018. – Vol. 6. – e5792. <https://doi.org/10.7717/peerj.5792>
- Aymuratov R., Abduraimov O., Shomurodov H., Abduraimov A., Adilov B. Poisonous Plants of the Karakalpak Part of the Ustyurt Plateau (Uzbekistan) // *American Journal of Plant Sciences*. – 2024. – Vol. 15. – P. 83–94. <https://doi.org/10.4236/ajps.2024.152006>
- Barbera G. “Le câprier (*Capparis* spp.)” in *Programme de Recherche Agrimed*, ed B. Guiseppe. – 1991. – Luxembourg: Commission des Communautés européennes L- 2920). – 62 p.
- Barbera G., Di Lorenzo R. The caper culture in Italy // *Acta Horticulture*. – 1984. – Vol. 144. IV International Symposium on Spice and Medicinal Plants. – P. 167–172. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.1984.144.21>
- Barbera G., Di Lorenzo R., Barone E. Observations on *Capparis* populations cultivated in Sicily and on their vegetative and productive behavior // *Mediterranean Agricultural Sciences*. – 1991. – Vol. 121. – P. 32–39. <https://www.researchgate.net/publication/237286783>
- Bouskout M., ElJebri S., Khan Y., Saleh I. A., Okla M. K., Al-Amri S. S., Ahmed S., Dounas H., Ouahmane L. Unveiling native mycorrhizal fungi diversity: insights into growth performance, nutrient uptake, and root system robustness in caper-bush (*Capparis spinosa* L.) seedlings // *Journal of Agriculture and Food Research*. – 2025. – Vol. 21. – 101984. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://doi.org/10.1016/j.jafr.2025.101984> (просмотрено 04.12.2025).
- Carra A., Sajeva M., Abbate L., Siragusa M., Sottile F., Carimi F. In vitro plant regeneration of caper (*Capparis spinosa* L.) from floral explants and genetic stability of regenerants // *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*. – 2012. – Vol. 109. – P. 373–381. <https://doi.org/10.1007/s11240-011-0102-9>
- Chedraoui S., Abi-Rizk A., El-Beyrouthy M., Chalak L., Ouaini N., Rajjou L. *Capparis spinosa* L. in A Systematic Review: A Xerophilous Species of Multi Values and Promising Potentialities for Agrosystems under the Threat of Global Warming // *Frontiers in Plant Science*. – 2017. – Vol. 8, Article 1845. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01845> (просмотрено 04.12.2025).
- Fici S. Intraspecific variation and evolutionary trends in *Capparis spinosa* L. (Capparaceae) // *Plant Systematics and Evolution*. – 2001. – Vol. 228, iss. 3/4. – P. 123–141. <https://doi.org/10.1007/s006060170024>
- Fici S. A taxonomic revision of the *Capparis spinosa* group (Capparaceae) from the Mediterranean to Central Asia // *Phytotaxa*. – 2014. – Vol. 174, N 1. – P. 1–24.
- Fici S., Gianguzzi L. Diversity and conservation of wild and cultivated *Capparis* in Sicily. – *Bocconea*. – 1997. – Vol. 7. – P. 437–443. <https://herbmedit.org/storage/2049/7-437.pdf>

Gan L., Zhang C., Yin Y. et al. Anatomical adaptations of the xerophilous medicinal plant, *Capparis spinosa*, to drought conditions // Horticulture, Environment and Biotechnology. – 2013. – Vol. 54, N 2. – P. 156–161. DOI: 10.1007 / s13580-013-0162-3

Gristina A. S., Fici S., Siragusa M., Fontana I., Garfi`a G., Carimi F. Hybridization in *Capparis spinosa* L.: molecular and morphological evidence from a Mediterranean island complex // Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants. – 2014. Vol. 209, iss. 12. – P. 733–741. <http://dx.doi.org/10.1016/j.flora.2014.09.002>

Hamidov G. H., Xolikulov M. R. The herb (*Capparis spinosa* L.) is an important honey plant // Scientific and Technical Journal of Namangan Institute of Engineering and Technology. – 2020. – Vol. 2, iss. 3. – Article 31. (На узб., аннот. рус., англ.).

Hosseini S. A., Tavakoli M., Rostaminy M., Fathizad H. Investigating the Effects of *Capparis spinosa* on Desert Areas' Soil Characteristics: A Case study of Eyn-Khosh, Dehloran // Desert Ecosystem Engineering Journal [Internet]. – 2021. – Vol. 10, iss. 30. P. 31–50. (На перс., аннот. англ.). <https://sid.ir/paper/392133/en>

Inocencio C., Cowan R. S., Alcaraz F., Rivera D., Fay M. F. AFLP fingerprinting in *Capparis* subgenus *Capparis* related to the commercial sources of capers // Genetic Resources and Crop Evolution. – 2005. – Vol. 52, N 2. – P. 137–144. <https://doi.org/10.1007/s10722-003-4432-2>

Inocencio C., Rivera D., Obón M^a C., Alcaraz F., Barreña J.-A. A systematic revision of *Capparis* section *Capparis* (Capparaceae) // Annals of the Missouri Botanical Garden. – 2006. – Vol. 93. – P. 122–149. DOI:10.3417/0026-6493(2006)93[122:ASROCS]2.0.CO;2

Isagaliev M., Makhmudov V. and Obidov M. Cenopopulation and biogeochemical features of *Capparis spinosa* L. in the conditions of stony-Peble light serozems of the Ferghana valley // Scientific and Technical Journal of Namangan Institute of Engineering and Technology. – 2020. – Vol. 2, iss. 3. – Article 35. (На узб., аннот. рус., англ.).

Isagaliev M., Abakumov E., Turdaliev A., Obidov M., Khaydarov M., Abdulkhakimova K., Shermatov T., Musaev I. *Capparis spinosa* L. Cenopopulation and Biogeochemistry in South Uzbekistan // Plants. – 2022. – Vol. 11. – P. 1628. [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <https://doi.org/10.3390/plants11131628> (просмотрено 04.12.2025).

Jiang H.-E., Wang Y.-F., Liu C.-J., Li C.-S., Li X., Ferguson D. K. The discovery of *Capparis spinosa* L. (Capparidaceae) in the Yanghai Tombs (2800 years b.p.), NW China, and its medicinal implications // Journal of Ethnopharmacology. – 2007. – Vol. 113, N 3. – P. 409–420. <https://doi.org/10.1016/j.jep.2007.06.020>

Kantsa A., Garcia J. E., Raguso R. A., Dyer A. G., Steen R., Tscheulin T., Petanidou T. Intrafloral patterns of color and scent in *Capparis spinosa* L. and the ghosts of its selection past // American Journal of Botany. – 2023. – Vol. 110, iss. 1. – e16098. [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <https://www.sci-hub.ru/10.1002/ajb2.16098> (просмотрено 04.12.2025).

Karimzadeh S., Safaie N., Mojerlou S., Ebrahimi L. Two new endophytic *Microascus* species from *Capparis spinosa* L. in Iran // Journal of Crop Protection. – 2024. – Vol. 13, N 1. – P. 89–99. URL: <http://jcp.modares.ac.ir/article-3-72950-en.html>

Khamraeva N. T. Biologization of the cultivation of the medicinal plant *Capparis spinosa* L. in the arid zones of the Republic of Uzbekistan using biostimulants of microbial origin // Journal of Natural Sciences. – 2021. – N 2. – P. 26–35.

Koufan M., Belkoura I., Mazri M. A. In Vitro Propagation of Caper (*Capparis spinosa* L.): A Review // Horticulturae. – 2022. – Vol. 8, N 8. – P. 737. [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <https://doi.org/10.3390/horticulturae8080737> (просмотрено 04.12.2025).

Levizou E., Drilias P., Kyparissis A. Exceptional photosynthetic performance of *Capparis spinosa* L. under adverse conditions of Mediterranean summer // Photosynthetica. – 2004. – Vol. 42, iss. 2. – P. 229–235. <https://ps.ueb.cas.cz/pdfs/ps/2004/02/12.pdf>

Liu C., Xue G. P., Cheng B., Wang X., He J., Liu G. H., Yang W. J. Genetic diversity analysis of *Capparis spinosa* L. populations by using ISSR markers // Genetic and Molecular Research. – 2015. – Vol. 14, iss. 4. – P. 16476–16483. [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <https://www.geneticsmr.org/articles/genetic-diversity-analysis-of-capparis-spinosa-l-populations-by-using-issr-markers.pdf> (просмотрено 04.12.2025).

Lozano Puche J. El alcaparro. Madrid: Publicaciones de Extensión Agraria. – 1977. – HD N 19/77. Ministerio de Agricultura. – 16 p.

Luna Lorente F., Pérez Vicente M. La Tapenera o Alcaparra: Cultivo y Aprovechamiento. Madrid: Publicaciones de Extensión Agraria, Colección Agricultura Práctica. Vol. 37, Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. – 1985. – 127 p.

Melzi Y., La Bella F., Gristina A. S., Zerbo M., Khelifi D., Bechkri S., Puccio G., Carimi F., Fici S., Mercati F. Genetic differentiation of the *Capparis spinosa* group in the Mediterranean area // Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics. – 2024. – Vol. 63. – P. 125794. [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2024.125794> (просмотрено 04.12.2025).

Nabavi S. F., Maggi F., Daglia M., Habtemariam S., Rastrelli L., Nabavi S. M. Pharmacological Effects of *Capparis spinosa* L. // Phytotherapy Research. – 2016. – Vol. 30, N 11. – P. 1733–1744. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/27406313/>
Najafian S., Mehregan I., Iranbakhsh A., Assadi M., Fici S. *Capparis spinosa* (Capparaceae); a survey on morpho-ecologic variation for different populations of Iran // Journal of Genetic Resources. – 2021. – Vol. 7, N 2. – P. 56–165. https://sc.journals.umz.ac.ir/article_3302_d931cfbff872280b8320ea9964180277.pdf

Neysiçi T. A study on the slow burning plant species suitable for controlling forest fires // Doğa Türk tarım ve ormancılık dergisi (The Turkish Journal of Agriculture and Forestry). – 1987. – Vol. 11. – P. 595–604. (На турец., аннот. англ.).

- Nosrati H., Hosseinpour Feizi M. A., Mazinani M., Haghghi A. R. Effect of population size on genetic variation levels in *Capparis spinosa* (Capparaceae) detected by RAPDs. // EurAsian Journal of BioSciences. – 2012. – Vol. 6. – P. 70–75. https://www.researchgate.net/publication/261648366_Effect_of_population_size_on_genetic_variation_levels_in_Capparis_spinosa_Capparaceae_detected_by_RAPDs
- Obidov M. V. Biogeochemical characteristics and senopopulation of *Capparis spinosa* L. // Science and Innovation. International scientific Journal. – 2023a. – Vol. 2, iss. 3. – P. 98–108. <https://doi.org/10.5281/zenodo.7775307>
- Obidov M. V. Morphogenetic characteristics and biogeochemistry of the medicinal *Capparis spinosa* // Science and Innovation. International scientific Journal. – 2023b. – Vol. 2, iss. 4. – P. 195–199. <https://doi.org/10.5281/zenodo.7880808>
- Olas B. The Current State of Knowledge about the Biological Activity of Different Parts of Capers // Nutrients. – 2023. – Vol. 15. – P. 623. [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <https://doi.org/10.3390/nu15030623> (просмотрено 04.12.2025).
- Olmez Z., Gokturk A., Ozalp M. Determining Growth of Caper (*Capparis ovata* Desf.) Plantations with Eleven Different Provenances on an Erosion Control Area in Turkey // Pakistan Journal of Biological Sciences. – 2006. Vol. 9, iss. 5 – P. 880–884. <https://scialert.net/fulltext/citedby.php?doi=pjbs.2006.880.884&linkid=cite>
- Özbek Ö. Flower morphology and sexual phenotype of *Capparis ovata* Desf. // International Journal of Agriculture, Environment and Food Sciences. – 2023. – Vol. 7, iss. 4. – P. 770–777. [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <https://doi.org/10.31015/jaefs.2023.4.6> (просмотрено 04.12.2025).
- Özbek Ö., Kara A. Genetic variation in natural populations of *Capparis* from Turkey, as revealed by RAPD analysis // Plant Systematics and Evolution. – 2013. – Vol. 299, iss. 10. – P. 1911–1933. <https://doi.org/10.1007/s00606-013-0848-0>
- Özkahraman I. Caper. Forest Ministry, Various publications. Series Nos 2. Ankara: AGM publications, 1997.
- Pascual B., San B. A., Ferreros N., López-Galarza S., Maroto J. V. Analysis of germination of caper seeds as influenced by the position of fruit on the mother plant, fruit maturation stage and fruit weight // The Journal of Horticultural Science and Biotechnology. – 2003. – Vol. 78. – P. 73–78. DOI:10.1080/14620316.2003.11511590
- Pegiou S., Raptis P., Zafeiriou I, Polidoros A.N., Mylona P.V. Genetic diversity and structure of *Capparis spinosa* L. natural populations using morphological and molecular markers // Journal of Applied Research on Medicinal and Aromatic Plants. – 2023. – Vol. 34. – P. 100487. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://doi.org/10.1016/j.jarmap.2023.100487> (просмотрено 04.12.2025).
- Psaras G. K., Sofroniou I. Wood anatomy of *Capparis spinosa* from an ecological perspective // IAWA Journal. – 1999. – Vol. 20, iss. 4. – P. 419–429. https://brill.com/view/journals/iawa/20/4/article-p419_10.xml
- Rahnavard R., Razavi N. A review on the medical effects of *Capparis spinosa* L. // Advanced Herbal Medicine. – 2017. – Vol. 3, iss. 1. – P. 44–53. <https://fnp.skums.ac.ir/Archive/3/1>
- Rankou H., M'Sou S., Diarra A., Ait Babahmad R.A. *Capparis spinosa*, Caper. The IUCN Red List of Threatened Species 2020: E.T137745831A139593491. – 2020. – [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://www.mblaassociation.org/wp-content/uploads/2018/12/Capparis-spinosa-Caper.pdf> (просмотрено 18.12.2024).
- Raunkiaer C. Planterigetets Livsformer og deres Betydning for Geografien. – Kjøbenhavn og Kristiania: Gyldendalske boghandel. Nordisk forlag, 1907. – 132 p. На датс. [Электронный ресурс]. Режим доступа: https://static1.squarespace.com/static/5657eb54e4b022a250fc2de4/t/566f9d430e4c117c7c652b3c/1450155331534/1907_Raunkier_Planterigetets+Livsformer.pdf
- Rhizopoulou S. Physiological responses of *Capparis spinosa* L. to drought // Journal of Plant Physiology. – 1990. – Vol. 136, iss. 3. – P. 341–348. [https://doi.org/10.1016/S0176-1617\(11\)80060-X](https://doi.org/10.1016/S0176-1617(11)80060-X)
- Rhizopoulou S., Heberlein K., Kassianou A. Field water relations of *Capparis spinosa* L. // Journal of Arid Environments. – 1997. – Vol. 36. – P. 237–248. <https://doi.org/10.1006/jare.1996.0207>
- Rhizopoulou S., Loannidi E., Alexandres N., Argiropoulos A. 2006. A study on functional and structural traits of the nocturnal flowers of *Capparis spinosa* L. // Journal of Arid Environments. – 2006. – Vol. 66. – P. 635–647. <https://doi.org/10.1016/J.JARIDENV.2005.12.009>
- Rhizopoulou S., Kapolas G. In situ study of deep roots of *Capparis spinosa* L. during the dry season: Evidence from a natural “rhizotron” in the ancient catacombs of Milos Island (Greece) // Journal of Arid Environments. – 2015. – Vol. 119. – P. 27–30. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2015.03.010>
- Rhizopoulou S., Psaras G. Development and structure of drought-tolerant leaves of the Mediterranean shrub *Capparis spinosa* L. // Annals of Botany. – 2003. – Vol. 92, iss. 3. – P. 377–383. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/12853284/>
- Sakcali M. S., Bahadir H., Ozturk M. Ecophysiology of *Capparis spinosa* L.: a plant suitable for combating desertification // Pakistan Journal of Botany. – 2008. – Vol. 40, N 4. – P. 1481–1486. <https://www.researchgate.net/publication/26541995>
- Shahrajabian M. H., Sun W., Cheng Q. Plant of the Millennium, Caper (*Capparis spinosa* L.), chemical composition and medicinal // Bulletin of the National Research Centre. – 2021. – Vol. 45, Article Number 131. 9 p. [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <https://doi.org/10.1186/s42269-021-00592-0> (просмотрено 04.12.2025).
- Shakarishvili N., Osishvili L. Sexual phenotype of *Capparis herbacea* (Capparaceae) // Turkish Journal of Botany. – 2013. – Vol. 37, N 4. – P. 682–689. <https://doi.org/10.3906/bot-1209-10>
- Sher H., Alyemeni M. Ethnobotanical and pharmaceutical evaluation of *Capparis spinosa* L. validity of local folk and Unani system of medicine // Journal of Medicinal Plants Research. – 2010. – Vol. 4, N 17. – P. 1751–1756. <https://www.researchgate.net/publication/268341532>
- Singh R. P., Bahar N., Chand P. Autecology of *Capparis spinosa* Linn. in Cold Desert of Spiti Valley in Himachal Pradesh // Annals of Arid Zone. – 1992. – Vol. 31, N 4. – P. 291–293. <https://epubs.icar.org.in/index.php/AAZ/article/view/66178>

Sottile F., Caltagirone C., Peano C., Del Signore M. B., Barone E. Can the caper (*Capparis spinosa* L.) still be considered a difficult-to-propagate crop? // Horticulturae. – 2021. – Vol. 7, iss. 9. – P. 316. https://www.researchgate.net/publication/354662698_Can_the_Caper_Capparis_spinosa_L_Still_Still_Be_Considered_a_Difficult-to-Propagate_Crop

Sottile F., Giuggioli N. R., Marinoni D. T., Peano C., Del Signore M. B. Selection and micropropagation of valuable caper genotypes // Horticultural Science (Prague). – 2020. – Vol., 47, iss. 2. – P. 110–116. <https://doi.org/10.17221/40/2019-HORTSCI>

Sozzi O. G. Caper bush: botany and horticulture // Horticultural Reviews. – 2001. – Vol. 27. – P. 125–188.

Sozzi O. G., Vicente A. R. Capers and caperberries // Handbook of Herbs and Spices (Peter KV. eds). Boca Raton, FL: Woodhead Publishing Limited, CRC Press. – 2006. – P. 230–256. <https://doi.org/10.1533/9781845691717.3.230>

Sun Y., Yang T., Wang C. *Capparis spinosa* L. as a potential source of nutrition and its health benefits in foods: A comprehensive review of its phytochemistry, bioactivities, safety, and application // Food Chemistry. – 2023. – Vol. 409, N 10. – Article 135258. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2022.135258>

Tavakoli M., Rostaminia M., Fathizad H. Investigating the Effects of *Capparis spinosa* on Desert Areas' Soil Characteristics: A Case study of Eyne-Khosh, Dehloran // Desert Ecosystem Engineering Journal. – 2021. – Vol.10, iss.30. – P. 31–50. (На перс., аннот. англ.). https://www.researchgate.net/publication/352934791_Investigating_the_Effects_of_Capparis_spinosa_on_Desert_Areas'_Soil_Characteristics_A_Case_study_of_Eyne-Khosh_Deherlan

Tleuberlina O. B., Mamurova A. T., Osmonali B. B., Omarova G. K. Distribution and geobotanical studies of the medicinal plant *Capparis herbacea* Willd. in the southern regions of Kazakhstan // Experimental Biology. – 2023. – N 1 (94). – P. 40–55. <https://doi.org/10.26577/eb.2023.v94.i1.04>

Vaisova G. B., Rakhimova T., Matkarimova A. Initial Stages of Ontogenesis of *Capparis spinosa* L. in the Conditions of the Tashkent Botanical Garden (Uzbekistan) // American Journal of Plant Sciences. – 2021. – Vol. 12. – P. 1613–1623. https://www.researchgate.net/publication/355935565_Initial_Stages_of_Ontogenesis_of_Capparis_spinosa_L_in_the_Coonditions_of_the_Tashkent_Botanical_Garden_Uzbekistan

Vigni I. L., Melati M. R. Examples of seed dispersal by entomochory // Acta Botanica Gallica. – 2013. – Vol. 146. – P. 145–156. <https://doi.org/10.1080/12538078.1999.10515813>

Wang H.-F., Li Q.-L., Xiao M., Zhang Y.-G., Zhou X.-K., Narsing Rao M. P., Duan Y.-Q., Li W.-J. *Streptomyces capparisidis* sp. nov., a novel endophytic actinobacterium isolated from fruits of *Capparis spinosa* L. // International journal of systematic and evolutionary microbiology. – 2017. – Vol. 67, iss. 1. – P. 133–137. <https://doi.org/10.1099/ijsem.0.001586>

Wang L., Fan L., Zhao Z. et al., The *Capparis spinosa* var. *herbacea* genome provides the first genomic instrument for diversity and evolution study of Capparaceae family // GigaScience. – 2022. – Vol. 11, iss. 1. – P. 1–14. https://www.researchgate.net/publication/364941992_The_Capparis_spinosa_var_herbacea_genome_provides_the_first_genomic_instrument_for_a_diversity_and_evolution_study_of_the_Capparaceae_family

Wang Q., Zhang H.-X. Population Genetic Structure and Biodiversity Conservation of a Relict and Medicinal Subshrub *Capparis spinosa* in Arid Central Asia // Diversity. – 2022. – Vol. 14. – P. 146. [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <https://doi.org/10.3390/d14020146> (просмотрено 04.12.2025).

Yang M.-L., Yin L.-K., Yan C., Zhang M.-L., Kong, F. K., Li S. J. The characteristics variation of the flowers of *Capparis spinosa* L. during the extended flowering process and the influence of the rate of seed-setting // Pakistan Journal of Botany. – 2014. – Vol. 46, iss. 1. – P. 95–100. <https://www.researchgate.net/publication/286330354>

Yang Y., Lin Y., Shi L. The effect of lizards on the dispersal and germination of *Capparis spinosa* (Capparaceae) // PLoS ONE – 2021. – Vol. 16, N 2. – e0247585. [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0247585> (просмотрено 04.12.2025).

Zhang H., Ma Z.F. Phytochemical and Pharmacological Properties of *Capparis spinosa* as a Medicinal Plant // Nutrients. – 2018. – Vol. 10, iss. 2. P.116. <https://doi.org/10.3390/nu10020116>

Zhang T., Tan D.-Y. Adaptive significances of sexual system in andromonoecious *Capparis spinosa* (Capparaceae) // Journal of Systematics and Evolution. – 2008. – Vol. 46, iss. 6. – P. 861–873. (На китайс., аннот. англ.). <https://www.jse.ac.cn/EN/Y2008/V46/I6/861>

Zhang T., Tan D.-Y. An Examination of the Function of Male Flowers in an Andromonoecious Shrub *Capparis spinosa* // Journal of integrative Plant Biology. – 2009. – Vol. 51, iss. 3. – P. 316–324. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/19261075/>

Zuo W., Ma M., Ma Z., Gao R., Guo Y., Jiang W. et al. Study of photosynthetic physiological characteristics of desert plant *Capparis spinosa* L. // Journal of Shihezi University. – 2012. – Vol. 3. – N 006.

Nukhimovskaya Yu. D., Mironova L. P. Biology of Caper Bush (*Capparis spinosa* L.) – a remarkable plant of arid and semi-arid ecosystems: an overview // Ekosistemy. 2025. Iss. 44. P. 90–118.

A brief review of global scientific literature on the biology of *Capparis spinosa* L. is given according to a scheme close to that adopted in regional and state "Biological floras". The plant is characterized by strong ecological and morphological polymorphism, including its biomorphotype. Important ecological, morphological, anatomical, physiological, functional, genetic adaptations of plants of this species are highlighted, explaining its successful survival in hot and dry regions of the world, and consortial connections and interspecific biotic relationships. The caper bush is a stabilizer of desert and semi-desert, clay, rocky and sandy slopes ecosystems, increases soil fertility and improves the microclimate; it is fire-resistant and promising in agroforestry in the Mediterranean countries. This is a valuable economic plant utilized as food (vegetable, spice-flavoring, oilseed, honey- and bee pollen-bearing, sugar-bearing; has a high potential for the development of functional food products), medicinal, pharmacological and cosmetic, aromatic, ornamental, fodder. It is used as a phytomeliorator in the recultivation of saline soils, calcareous soils and fallow lands, to improve the operating conditions of engineering structures and is promising as a mediator plant. In recent decades, research has intensified on the caper bush rich biochemical, micro- and macroelement composition and the multifaceted pharmacological effects of its bioactive compounds. *C. spinosa* is a cultivated species, an economically profitable plant in many Mediterranean and Central Asian countries, considered promising in the context of global warming. The article addresses issues related to the cultivation of the species, the influence of natural and anthropogenic factors on the species. Despite the wide distribution of *C. spinosa*, it is considered to be at risk of genetic erosion, mainly due to excessive grazing, unregulated harvesting and habitat destruction. Therefore, it is necessary to develop and implement measures to protect its natural populations. In Russia, the species is listed in the Red Data Books of the Stavropol Krai, the Republic of Crimea, the City of Sevastopol, and the Chechen Republic. It grows in several nature reserves and other Protected Areas. The purpose of the review is to raise awareness and stimulate interest in the caper bush within the domestic scientific community for comprehensive study, organization of protection and cultivation of the caper bush for various purposes.

Key words: *Capparis spinosa*, *C. herbacea*, arid and semi-arid ecosystems; adaptations, life form, biological productivity, reproduction methods, biotic relations, economic importance, cultivation, protection.

Поступила в редакцию 12.08.25

Принята к печати 02.11.25