РАСПРОСТРАНЕНИЕ ЧУЖЕРОДНЫХ ВИДОВ МОКРИЦ (CRUSTACEA, ISOPODA, ONISCIDEA) НА ДАЛЬНЕМ ВОСТОКЕ РОССИИ

© 2020 Гонгальский К.Б.^{а, b, *}, Кузнецова Д.М.^{а, **}

а Институт проблем экологии и эволюции им А.Н. Северцова РАН, Москва 119071, Россия;

Поступила в редакцию 28.05.2020. После доработки 09.10.2020. Принята к публикации 26.10.2020.

В ненарушенных наземных экосистемах Дальнего Востока России не были зарегистрированы мокрицы. Мокрицы 3 видов обитали в этом регионе только на литорали, и были хорошо изучены морскими биологами. В XX в. в наземных экосистемах стали отмечаться отдельные находки мокриц, а в последние годы число точек и видов резко увеличилось. В начале XXI в. фауна этой группы уже достигла 10 видов. Единственным видом, который проник в ненарушенные лесные экосистемы, стал *Porcellio scaber*. Наряду с обычными космополитными видами сюда проник и вид-вселенец *Hyloniscus riparius*, распространение которого в европейской части России стало повсеместным. Проникновение мокриц на территории, где их никогда раньше не было, может быть причиной вытеснения автохтонных видов сапрофагов и вести к снижению уровня биологического разнообразия в почве и устойчивости экосистем в долгосрочной перспективе.

Ключевые слова: мокрицы, картографический анализ, виды-вселенцы, почвенная фауна.

Памяти Геннадия Николаевича Ганина (1959–2019), выдающегося исследователя почвенной фауны Дальнего Востока

Ввеление

Важной проблемой современной экологии и биогеографии является расширение ареалов видов, причём зачастую виды-вселенцы происходят с других континентов [Дгебуадзе, 2000; Stigall, 2019]. Геоботаники и зоологи позвоночных уже довольно давно обозначили эту проблему для своих объектов, однако выявление масштабов переселений видов беспозвоночных находится ещё на начальном этапе [Hanski, 2005]. Тем не менее, почвенные биологи также уже столкнулись с проблемой инвазий видов беспозвоночных [Bohlen et al., 2004; Tiunov et al., 2006]. В основном внимание приковано к заселению почвенных экосистем инородными видами дождевых червей, которые, являясь экосистемными инженерами, в значительной степени трансформируют скорость деструкции опада и потоки углерода и азота в экосистемах [Eijsackers, 2011], что приводит к серьёзным изменениям в их структуре, вплоть до изменения облика ландшафта. Многие другие виды-вселенцы среди

беспозвоночных, не оказывающие в одиночку столь значительного влияния на процессы, протекающие в экосистемах, незаметно для нашего глаза занимают подходящие для них ниши в почвенных экосистемах, зачастую конкурируя с местной фауной. Одной из таких групп являются мокрицы, которые нетребовательны к пище и способны поглощать широкий спектр растительного опада [Hopkin, 1991]. В благоприятных климатических условиях они способны выживать в экосистемах, значительно отличающихся по гидротермическим и почвенно-химическим характеристикам от исходных. Именно для мокриц как неспециализированных сапрофагов отмечено резкое увеличение числа видов с расширившимися ареалами, вплоть до космополитных [Schmalfuss, 2003]. Виды-вселенцы были отмечены среди мокриц во многих экосистемах России, в частности, показано экспансивное расширение ареала Hyloniscus riparius в центре европейской части России [Гонгальский и др., 2013].

^b Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва 119991, Россия; e-mail: *gongalsky@gmail.com; **datakuz@mail.ru

Почвенной фауне Дальнего Востока России посвящено довольно большое количество работ [Гиляров, Перель, 1969, 1973; Молодова, 1973], которые были обобщены как в каталоги видового состава [Курчева, 1977; Ганин, 1997], так и на их основе проанализированы закономерности распространения сообществ в пределах региона [Ганин, 2011]. Ни в одной из перечисленных работ не указано обитание каких-либо видов мокриц на территории Дальнего Востока. Тем не менее, литоральные изоподы были многократно встречены на побережьях Приморского края, Сахалина, Курильских островов [Кусакин, 1976], но они традиционно не включаются в списки, создаваемые почвенными зоологами. Наши собственные наблюдения и материалы коллег показывают, что Дальний Восток России на наших глазах становится ареной проникновения в наземные экосистемы настоящих почвообитающих мокриц.

Нынешняя работа ставит перед собой задачу выявить состав чужеродных видов мокриц и тенденции его расширения на территории Дальнего Востока России.

Материал и методы

Нами создана и пополняется база данных фауны мокриц территории бывшего Советского Союза [Kuznetsova, Gongalsky, 2012]. Для каждого пункта находок мокриц в ней указан вид, источник информации, год и биотоп, если он был известен. Для каждого вида – тип ареала по Г. Шмальфуссу [Schmalfuss, 2003] и список мест находок (локалитетов). Кроме того, в базу данных внесены места находок мокриц с неопределённым таксономическим составом и пункты достоверного отсутствия мокриц в составе почвенной мезофауны. Список локалитетов выложен в открытую международную систему Edaphobase [2020]. Для мест отсутствия мокриц выбирались только источники, свидетельствовавшие о подробном и, желательно, многолетнем изучении почвенной мезофауны. На основании базы данных была составлена кадастровая карта локалитетов присутствия мокриц в составе почвенной фауны Дальнего Востока России для четырёх периодов наблюдений: до 1900 г. (1 наблюдение), 1950 г. (2), 2000 (14) и 2020 г. (53 наблюдения).

Летом 2019 г. в рамках проекта Русского географического общества по изучению заселения почвенными беспозвоночными территории Дальнего Востока России нами собран материал о распространении мокриц, который был также включён в базу данных. Он значительно расширил наш объём знаний о распространении отдельных видов.

Дальний Восток России мы понимаем как Якутию и Амурскую область, а также все регионы страны, лежащие восточнее. Определение видовой принадлежности мокриц вели с помощью специальной литературы [Schmölzer, 1965; Hopkin, 1991], систематика дана по Г. Шмальфуссу [Schmalfuss, 2003].

Картографическая обработка проводилась на основе программного пакета ArcGis 10.6.

Результаты и обсуждение

На территории Дальнего Востока России отмечено 70 локалитетов, где обнаружены мокрицы. В частности, отмечены три вида, населяющие литораль и супралитораль, — Ligia cynerascens, Tylos granuliferus, Detonella papillicornis (табл. 1). Это местные виды, не входящие в сообщества наземных экосистем, и посему не отмечавшиеся почвенными зоологами. Единственный чужеродный вид, отмеченный на данной территории в XIX в., - Porcellio laevis (табл. 1). С середины XX в. в фауне отмечается ещё один чужеродный вид- Porcellio scaber. Этот вид обнаружен в максимальном числе локалитетов (рис. 1). Он распространён от южных районов Приморского края до самой северной точки находок мокриц – в посёлках Лазарев и Де Кастри в Хабаровском крае, а также на островах Большой Курильской гряды: Кунашире, Итурупе и Урупе и Малой Курильской гряды: на Шикотане (рис. 2).

С конца XX в. число находок чужеродных видов начинает резко увеличиваться (рис. 3). Первыми регистрируются практически космополитные *Cylisticus convexus* и *Trachelipus rathkii*. В начале XXI в. происходит многократное увеличение числа находок видов-вселенцев, в основном в южном Приморье (рис.

Таблица 1. Фауна мокриц Дальнего Востока России

Литоральные виды	Чужеродные наземные виды
Detonella papillicornis (Richardson, 1904)	Armadillidium nasatum Budde-Lund, 1885
Ligia cinerascens Budde-Lund, 1885	Armadillidium versicolor Stein, 1859
Tylos granuliferus Budde-Lund, 1885	Cylisticus convexus (De Geer, 1778)
	Hyloniscus riparius (Koch, 1838)
	Porcellio laevis Latreille, 1804
	Porcellio scaber Latreille, 1804
	Porcellio spinicornis Say, 1818
	Porcellionides pruinosus (Brandt, 1833)
	Protracheoniscus sp.
	Trachelipus rathkii (Brandt, 1833)

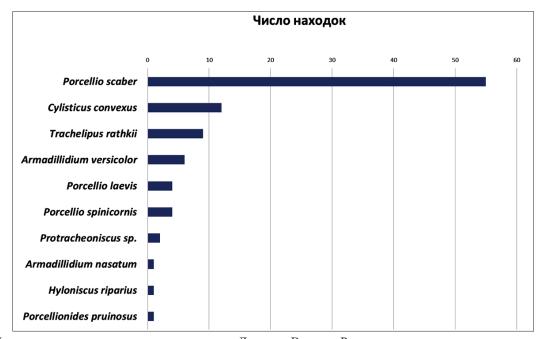


Рис. 1. Число находок наземных видов мокриц на Дальнем Востоке России.

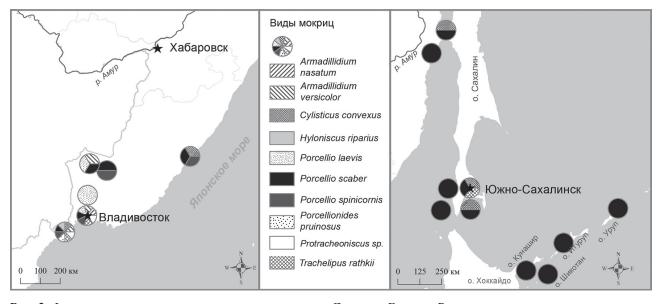


Рис. 2. Фауна чужеродных видов мокриц на территории Дальнего Востока России.

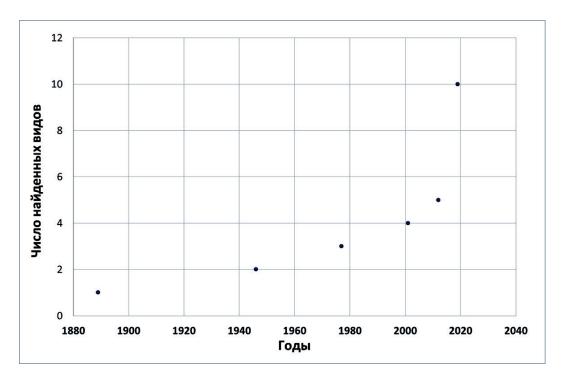


Рис. 3. Кумулятивное число чужеродных видов мокриц в наземных местообитаниях Дальнего Востока России.

4). Во Владивостоке и южнее него отмечаются два вида рода Armadillidium (A. versicolor, A. nasatum), Porcellionides pruinosus, представители рода Protracheoniscus (собраны только самки, не позволяющие достоверно определить вид), а также Hyloniscus riparius, поэтому представляется вероятным нахождение этих видов во многих других сходных местообитаниях на территории южного Приморья. Набор видов в пределах локалитетов представляется случайным. В каждом локалитете южнее Владивостока встречены 2–3 вида, а в посёлках, расположенных на берегах залива Посьета, иногда до 6 видов одновременно (рис. 4).

Несмотря на слабую изученность мокриц в нашей стране и небольшую плотность точек их находок на картах, представляется очевидным всё большее распространение мокриц на Дальнем Востоке России. Наш анализ имеет достаточно большой набор ограничений, в первую очередь в числе точек, относящихся к разным периодам исследований. Невозможно достоверно установить, были ли до 1950 г. лишь единичные находки видов, или их просто не фиксировали в коллекциях. После 1950 г. информация становится количественной с развитием широкомасштабных почвенно-зоологических исследований, начатых

акад. М.С. Гиляровым по всей стране. Исчерпывающий обзор почвенно-биологических исследований, проведённых к концу 1970-х гг., опубликованный Г.Ф. Курчевой [1977], указывает на отсутствие мокриц в списках фауны Дальнего Востока. В то же время, подобные обзоры обычно не затрагивают единичные находки мокриц, данные о которых хранятся лишь в зоологических коллекциях и архивах. Нами было ранее показано [Гонгальский и др., 2012], что для выявления фауны мокриц в пределах биома достаточно 8 локалитетов. В этой связи, избыточное (более 50) точек после 2000 г. не могло пропорционально увеличить число найденных видов.

Второе ограничение связано с тем, что во второй половине XX в. большинство почвенно-зоологических исследований проводилось в ненарушенных наземных экосистемах. Как правило, почвенная фауна изучалась в заповедниках и иных эталонных условиях, где чужеродных видов мокриц наблюдается немного даже в настоящее время. Так, согласно работам Г.Н. Ганина [2011] и нашим [Гонгальский и др., 2014], отмечается проникновение в такие местообитания только одного вида, *Porcellio scaber*. Большинство локаций находок чужеродных видов относится к селитебным территориям, паркам и лесопарковым

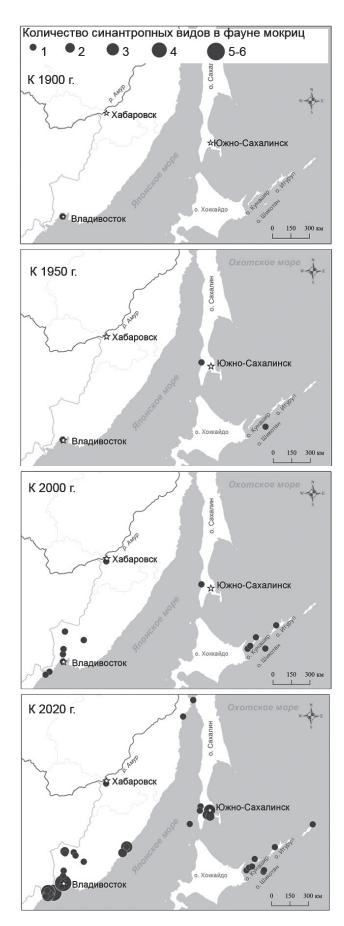


Рис. 4. Число чужеродных видов мокриц в наземных местообитаниях Дальнего Востока России к 1900, 1950, 2000 и 2020 гг. (сверху вниз).

зонам. Во времена работ М.С. Гилярова и его учеников этим экосистемам уделялось гораздо меньшее внимание, и потому многие виды могли не быть выявлены ранее. К сожалению, наша попытка разделить все локалитеты на природные и синантропные не увенчалась успехом, поскольку в старых сборах эта информация практически недоступна.

Тем не менее, несмотря на вынужденные ограничения в методологической части работы, можно отметить тенденцию появления видов-вселенцев исключительно в синантропных местообитаниях (в пределах городских и сельских поселений), лишь иногда в нарушенных лесах вокруг поселений.

Во время работы по изучению почвенной мезофауны о. Кунашир мы смогли проследить распространение единственного на острове наземного вида мокриц – Porcellio scaber. На о. Кунашир обитание *P. scaber* было отмечено как на литорали, так и в наземных экосистемах [Гонгальский и др., 2014]. Среди 11 точек отбора количественных почвенно-зоологических проб мокрицы *P. scaber* были отмечены в четырёх. Численность всегда была невысока: от 2 до 10 экз./м², однако локально можно было обнаружить скопления, где эти мокрицы встречаются сотнями: под корой упавших деревьев, под камнями и т. п. Распространение P. scaber на Дальнем Востоке России связано с присутствием или бывшей деятельностью человека, так как вид был встречен на морских побережьях и в лесах в окрестностях жилых или заброшенных посёлков. Встречен он был также и на территории Курильского заповедника, например, на кордоне Озёрный в кальдере вулкана Головнина, в то время как в остальных исследованных местообитаниях в кальдере и вдоль ручья Озёрного мокриц отмечено не было. Мы предполагаем, что на Кунашире его распространение связано с расположением посёлков во времена принадлежности острова Японии, когда плотность населения и построек была значительно выше. Составленная карта распространения мокриц [Kuznetsova, Gongalsky, 2012] показала потенциальную пригодность о. Кунашир для обитания мокриц. Наши полевые исследования подтвердили правомочность данного предположения. По нашим данным, не толь-

ко экстразональные местообитания (морская литораль, подвалы домов) населены мокрицами, но и природные местообитания также поддерживают устойчивые популяции мокриц как естественного компонента почвенного населения. Вместе с тем, *P. scaber* пока единственный вид на Дальнем Востоке, обнаруженный в естественных наземных местообитаниях. Его участие в экосистемах вполне соответствует теории удачного колониста [Мауг, 1965], которая гласит, что первый, кто обнаружил подходящие условия, заселил все возможные местообитания. Почему в этих благоприятных для мокриц экосистемах ещё не обитают другие синантропные виды, остаётся неизвестным. Причиной отсутствия эндемичных видов мокриц на Курилах является, вероятно, их молодой геологический возраст со времен последнего поднятия. В это время основное разнообразие мокриц на планете уже сформировалось, и сюда могли быть занесены только существовавшие виды, которые за время обитания на нём ещё не успели дать новые виды за счёт географической изоляции. Можно было ожидать проникновения тропических видов с Японских островов. Однако для таких динамичных территорий кайнозойского возраста, регулярно засыпаемых вулканическим пеплом, уровень эндемизма в почвенных сообществах невысок вообще. Кроме того, закисленность почв и холодные зимы не способствуют высокому разнообразию мокриц. Почему на территории континентальной части Дальнего Востока не было местных видов мокриц, несмотря на довольно богатую фауну Японии и Кореи [Schmalfuss, 2003], предстоит выяснить в будущем.

Также стоит отметить появление на Дальнем Востоке одного из наиболее активно расселяющихся по миру видов мокриц — *Hyloniscus riparius* (см. [Гонгальский и др., 2013] и ссылки в этой работе). Появление этого массового вида в лесах в окрестностях поселений Европейской части России уже вызвало тревогу, поскольку вид вполне может вытеснять местные виды сапрофагов.

Таким образом, Дальний Восток России представляется уникальной природной лабораторией, где происходит активное вселение мокриц. Причём, если на первом этапе про-

исходило освоение природных территорий единственным активным видом, который заселил за несколько десятилетий множество подходящих местообитаний, то в последние годы наблюдается тенденция проникновения на эту территорию множества других видов, которые пока находятся на первых этапах заселения этой территории.

Благодарности

Авторы выражают благодарность администрации и сотрудникам заповедника «Курильский» за помощь в организации полевых работ на о. Кунашир, в особенности заместителю директора по научной работе заповедника М.А. Антипину. Авторы признательны сборщикам мокриц на Дальнем Востоке, предоставившим свои материалы, особенно Л.А. Прозоровой. Авторы признательны А.С. Зайцеву за ценные замечания по рукописи статьи.

Финансирование работы

Исследования на о. Кунашир проведены при поддержке грантов РФФИ 11-04-00245-а, 12-04-10148-к, а на материковой части Дальнего Востока России — гранта РГО 13-2019-Р.

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Статья не содержит никаких исследований с участием животных в экспериментах, выполненных кем-либо из авторов.

Литература

Ганин Г.Н. Почвенные животные Уссурийского края. Владивосток, Хабаровск: Дальнаука, 1997. 160 с.

Ганин Г.Н. Структурно-функциональная организация сообществ мезопедобионтов юга Дальнего Востока России. Владивосток: Дальнаука, 2011. 379 с.

Гиляров М.С., Перель Т.С. Особенности почвенной фауны лесов Южного Приморья // В кн.: Проблемы почвенной зоологии. Мат. III Всес. совещ. / Ред. М.С. Гиляров. М.: Наука, 1969. С. 51–52.

Гиляров М.С., Перель Т.С. Комплексы почвенных беспозвоночных хвойно-широколиственных лесов Дальнего Востока как показатель типа их почв // В

- кн.: Экология почвенных беспозвоночных. / Ред. М.С. Гиляров. М.: Наука, 1973. С. 40–59.
- Гонгальский К.Б., Емельянова Л.Г., Кузнецова Д.М. Пространственное разнообразие фауны мокриц (Crustacea, Isopoda, Oniscidea) на равнинной части территории Северной Палеарктики // Вестник МГУ. Сер. 5. Геогр. 2012. №5. С. 77–83.
- Гонгальский К.Б., Кузнецова Д.М., Елагин А.Д., Малявин С.А., Зайцев А.С. Почвенная мезофауна юга острова Кунашир (Курильские острова) // Доклады Академии наук. 2014. Т. 457. С. 370–373.
- Гонгальский К.Б., Кузнецова Д.М., Филимонова Ж.В., Шахаб С.В. Распространение и экология инвазивного вида мокриц *Hyloniscus riparius* (С. Koch, 1838) (Isopoda, Oniscida, Trichoniscidae) в России // Российский журнал биологических инвазий. 2013. № 1. С. 2–7.
- Дгебуадзе Ю.Ю. Экология инвазий и популяционных контактов животных: общие подходы // Виды-вселенцы в Европейских морях России. / Ред. Г.Г. Матишов. Апатиты: ММБИ КНЦ РАН, 2000. С. 35–50.
- Курчева Г.Ф. Почвенные беспозвоночные советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1977. 132 с.
- Кусакин О.Г. Отряд Равноногие ракообразные Isopoda // В кн.: Животные и растения залива Петра Великого / Ред. А.В. Жирмунский. Л: Наука, 1976. С. 362.
- Молодова Л.П. Фауна почвенных беспозвоночных южного Сахалина // В кн.: Экология почвенных беспозвоночных. / Ред. М.С. Гиляров. М.: Наука, 1973. С. 60–74.
- Bohlen P.J., Scheu S., Hale C.M., McLean M.A., Migge S., Groffman P.M., Parkinson D.N. Non-native invasive earthworms as agents of change in northern temperate

- forests // Frontiers in Ecology and the Environment. 2004. Vol. 2. P. 427–435.
- Edaphobase (Электронный ресурс) // (https://portal.eda-phobase.org/). Проверено 28.09.2020.
- Eijsackers H. Earthworms as colonizers of natural and cultivated soil environments // Applied Soil Ecology. 2011. Vol. 50. P. 1–13.
- Hanski I. The shrinking world: Ecological consequences of habitat loss. Oldendorf; Luhe: International Ecology Institute, 2005. 307 pp.
- Hopkin S. A key to the woodlice of Britain and Ireland // Field Studies. 1991. Vol. 7. P. 599–650.
- Kuznetsova D.M., Gongalsky K.B. Cartographic analysis of woodlice fauna of the former USSR // ZooKeys. 2012. Vol. 176. P. 1–11.
- Mayr E. Summary // In: The genetics of colonizing species. / Eds H.G. Baker, G.L. Stebbins. N.Y.: Academic Press, 1965. P. 553–562.
- Schmalfuss H. World catalog of terrestrial isopods (Isopoda: Oniscidea) // Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde. Serie A. 2003. Bd. 654. S. 1–341.
- Schmölzer K. Ordnung Isopoda. Berlin: Akademie Verlag, 1965. 189 s.
- Stigall A.L. The invasion hierarchy: ecological and evolutionary consequences of invasions in the fossil record // Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics. 2019. Vol. 50. P. 355–380.
- Tiunov A.V., Hale C.M., Holdsworth A.R., Vsevolodova-Perel T.S. Invasion patterns of Lumbricidae into the previously earthworm-free areas of northeastern Europe and the western Great Lakes region of North America // Biological Invasions. 2006. Vol. 8. P. 1223–1234.

DISTRIBUTION OF ALIEN SPECIES OF WOODLICE (CRUSTACEA, ISOPODA, ONISCIDEA) ON THE RUSSIAN FAR EAST

© 2020 Gongalsky K.B.a,b,*, Kuznetsova D.M.a,**

^a Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow 119071, Russia;

^b Lomonosov Moscow State University, Moscow 119991, Russia; e-mail: *gongalsky@gmail.com; **datakuz@mail.ru

Woodlice were not recorded in the fauna of undisturbed terrestrial ecosystems of the Russian Far East. Initially, in this region, three species of this group lived only on the littoral, and were well studied by marine biologists. In the XXth century, separate records of woodlice began to appear in terrestrial ecosystems, and in recent years the number of finding points and species has increased. Since the beginning of the XXIst century, fauna of synanthropic woodlice has already reached 10 species. The only species successively invaded untouched forest ecosystems is *Porcellio scaber*. Along with other cosmopolitan species, the alien species *Hyloniscus riparius* also penetrated here, the distribution of which in the European part of Russia became widespread. Penetration of woodlice in the territory where they never existed may cause the extinction of the indigenous saprophagous species and lead to a decrease in the level of biological diversity in the soil and the sustainability of ecosystems in the long term.

Keywords: woodlice, cartographic analysis, alien species, soil fauna.